

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM PALEONTOLOGIA**

**TAXONOMIA, PALEOECOLOGIA
E PALEOFITOGEOGRAFIA
DE FRONDES PECOPTERÍDEAS
DO NEOPALEOZÓICO
DA AMÉRICA DO SUL**

Carlos Eduardo Lucas Vieira

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Margot Guerra-Sommer

Coorientador: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

Comissão Examinadora:

Prof. Dr. Carlos Azcuy

Prof^a. Dr^a. Rosemarie Rohn Davies

Prof. Dr. Ubiratan Faccini

**Tese de Doutorado Apresentada como Requisito Parcial para Obtenção do
Título de Doutor em Geociências**

2004

*D*edico este trabalho à minha mãe, pela força, carinho, confiança e esperança, bem como a meu pai, cuja memória me norteia e muito me orgulha.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer imensamente à Profa. Dra. Margot Guerra-Somer não só pela orientação sem a qual o presente trabalho seria, indiscutivelmente, impossível, mas também pela confiança depositada e amizade conferida. Agradeço ao Prof. Dr. Roberto Iannuzzi, pela participação ativa ao longo de todo o “processo criativo”, cuja natureza transcendeu a mera função burocrática inerente a sua função nesta tese.

Agradeço também aos Prof. Drs. Ramiro Suarez-Soruco, Hugo A. Carrizo, Carlos Azcuy e Rosemarie Rohn Davies, por cederem gentilmente parte do material estudado e fornecerem apoio logístico para estudo das amostras.

Pela amizade, auxílio e exemplos pessoais, agradeço aos Profs. Drs. Valesca Brasil Lemos (nossa “Dinda” por empréstimo), João Carlos Coimbra (nosso eterno “Chefe” e “Mecenas”), Tânia Lindner Dutra, Michael Holz, César Leandro Schultz, Vítor Paulo Pereira, Paulo Alves de Souza.

À Dra. Miriam Cazzulo-Klepzig, cuja amizade, embora tardiamente descoberta, muito me orgulha. A Roberto Martins Pereira, pela ajuda e “barabadas”, a Luis Flávio Pereira Lopes (nosso “Robert Capa”), cuja excelência do trabalho pode ser vista nas pranchas do presente trabalho, Hugo Luis da Silva de Araújo, Ivo Oliveira da Silva, Telmo Ramos da Rocha, Zélia da Silva Zaghetto e Jorge Fernando “Mancha” Ramos, pela ajuda e amizade.

Aos amigos e companheiros, Vladimir (“Dilúvio”), Núscia (“Lontra Mor”), Cristianini (“Nini”), Protásio (“Ancião”), Cláudia (“Hamster Cervejeiro”), Luciane (“Gringa”), Denise (“Bombomzinho”), Etiene (Tina), Lu (“Master”), Luciane (“Pikachú”), Anibal (“Véio”), Sara (“Sarão”), Eduardo (“Chef”), Karen Adami (“Mãe de todos”), Nelsa, Leonel, Karen B. Costa, Felipe Toledo, Karen Meyer, Marina, Ana Karina, Eduardo (“Engenheiro Fel...”), Lilian Timm, Cristina, Eliseu, Sérgio (“Paulista”), Leo (“das cavernas”), Graciela, Daiane, etc...

À Binha, por tudo o que só nós sabemos.

Ao Jorge “Zarolho” pelo apoio logístico, imprescindível à saúde “ambiental” do trabalho.

Por fim, agradeço ao CNPq pela bolsa concedida.

“Da vida ao meio da jornada, tendo perdido o caminho verdadeiro, achei-me embrenhado em selva escura. Descrever qual fosse tal aspereza umbrosa, é tarefa assaz penosa, que a memória reluta em relembrar. Tão triste era, que na própria morte não haverá muito mais tristeza. Mas, desejando celebrar o bem que ali encontrei, também direi a verdade sobre as outras coisas vistas.

Não posso dizer como chegara até ali, pois quando (inadvertidamente) abandonei o caminho certo, o sono me embotava os sentidos por completo. Ao fim (de aflições inúmeras) aproximei-me de colina sobre a qual esmaecia a escuridão do vale, que me causara profundo pavor. Levantei o olhar e vislumbrei as encostas banhadas pela luz daquele planeta que por toda a parte é aclarador do caminho certo. Com isso diminuiu a inquietação que durante a sobressaltada noite agitara o lago do meu coração. Então, como o naufrago que já desesperançado é afinal recolhido e posto em segurança, mas que, ainda temeroso volve o olhar para as ondas em que perigava, assim o meu ânimo, embora trêmulo, ansioso, voltou-se sobre o espaço percorrido e que nenhum ser vivente atravessara ileso.”

Dante Alighiere - A Divina Comédia– O Inferno - Canto I

RESUMO

Os estudos desenvolvidos com amostras pecopterídeas do Eopermiano (Formação Rio Bonito) e Neopermiano (Formação Rio do Rastro), da Bacia do Paraná (Brasil), bem como do Eopermiano (Formação Copacabana) e Neopermiano (Formação Chutani) do Grupo Titicaca (Bolívia), produziram importantes resultados taxonômicos, paleoecológicos e fitogeográficos, ressaltando o papel destes elementos nas paleofloras do Neopaleozóico sul-americano. As análises taxonômicas permitiram estabelecer novos padrões espaciais de ocorrência, um novo modelo de evolução morfológica às frondes pecopterídeas polimórficas, bem como corrigir alguns erros nomenclaturais. *Asterotheca* PRESL é considerado um morfo-gênero de pecopterídea fértil e não um gênero natural como proposto originalmente. *A.* tem *Pecopteris* BRONGNIART como estágio estéril obrigatório, mas *A.* não é necessariamente o único estágio fértil possível de *P.* As diagnoses de *A. piatnitzkyi* FRENGUELLI e *P. pedrasica* READ são aqui emendadas. *A. piatnitzkyi* é registrada pela primeira vez no Brasil (na Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná) e *A.* cf. *A. anderssonii* HALLE e *P. anderssonii* são registradas na Bolívia (na Formação Copacabana, Eopermiano do Grupo Titicaca). Embora sejam taxonomicamente indefinidos, a presença de *Asterotheca* sp. 1, *P.* sp. 1, *P.* sp. 2, *P.* sp. 3 e *P.* sp. 4 em estratos eopermianos da Bolívia (Formação Copacabana, Grupo Titicaca) e de *A.* sp. 2, *A.* sp. 3, *P.* sp. 5, *P.* sp. 6 e *P.* sp. 7 em estratos neopermianos do Brasil (Formação Rio do Rastro, Bacia do Paraná) estabelecem novos padrões de diversidade pecopterídea para o Neopaleozóico sul-americano. Análises tafonômicas possibilitaram a proposição de dois modelos distintos de preservação de pecopterídeas, no qual espécies férteis correspondentes a *Asterotheca* e estéreis correspondentes a *Pecopteris*, acabam simulando a aparência de *Dizeugotheca*. Foram reconhecidas diferenças ecomorfológicas qualitativas entre associações pecopterídeas do Eopermiano e Neopermiano da América do Sul, bem como diferenças quantitativas entre as associações Neopermianas. Nas associações pecopterídeas do Eopermiano predominam os caracteres hidromórficos, enquanto que nas do Neopermiano predominam

caracteres xeromórficos. Neste último caso, há também uma diferença qualitativa entre as associações pecopterídeas da margem oeste e do interior do Gondvana. Tais distinções estão de acordo com os modelos paleoecológicos e paleoambientais vigentes. A estrutura demográfica homogênea observada nas associações pecopterídeas estudadas concordam com o modelo vegetacional decidual proposto historicamente à Flora *Glossopteris*. As pecopterídeas estrearam na América do Sul no Neocarbonífero, na Flora Euroamericana existente em sua região norte, mas alcançaram a região sul ainda neste tempo. A evolução das pecopterídeas ao longo do Eopermiano da América do Sul indica um aumento no grau de endemismo, sendo diretamente proporcional à distância que tais elementos encontrem-se da Flora Euro-americana e ao tempo. Na Flora *Glossopteris* da América do Sul é possível reconhecer quatro regiões distintas: Área Andina; Área Patagônica; Área Sul-Brasileira; e Área Norte. Durante o Neopermiano da América do Sul, as altas taxas de diversidade inter-específica foram mantidas, mas a maioria das antigas pecopterídeas foram completamente substituídas por novos elementos. Como resultado destes re-arranjos florístico, mas somente duas distintas regiões puderam ser reconhecidas: Área Norte e Área Sul.

ABSTRACT

Studies made herein with pectopterid samples from Eopermian (Rio Bonito Formation) and Neopermian (Rio do Rasto Formation) of Paraná Basin (Brazil) and from Eopermian (Copacabana Formation) and Neopermian (Chutani Formation) of Titicaca Group (Bolivia) brought important taxonomical, paleoecological and phytogeographical results. The taxonomic analyses allowed establish new spatial occurrence patterns, new model of morphologic evolution to polymorphic pectopterid fronds and solve some nomenclatural mistakes. In this sense, *Asterotheca* PRESL is here considered as a fertile pectopterid morpho-genus and not a natural genus as originally proposed. *A.* have obligatory *Pecopteris* BRONGNIART as your sterile stage, but *A.* is not necessarily the only fertile stage of *P.* The diagnosis of *A. piatnitzkyi* FRENGUELLI and *P. pedrasica* READ are here enlarged. For the first time, *A. piatnitzkyi* is recorded in Brazil (in Rio Bonito Formation, Eopermian of Paraná Basin), and *A. cf. A. anderssonii* HALLE and *P. anderssonii* BRONGNIART are recorded in Bolivia (in Copacabana Formation, Eopermian of Titicaca Group). Although they are taxonomically undefined, the presence of *Asterotheca* sp. 1, *Pecopteris* sp. 1, *P.* sp. 2, *P.* sp. 3 e *P.* sp. 4 in Bolivian Eopermian beds (Copacabana Formation, Titicaca Group), and of *A.* sp. 2, *A.* sp. 3, *P.* sp. 5, *P.* sp. 6 and *P.* sp. 7 in Brazilian Neopermian beds (Rio do Rasto Formation, Paraná Basin) establish new pectopterid diversity patterns to South-American Neopaleozoic. Taphonomic analyses permitted propose two distinct models of pectopterid preservation, in which fertile specimens of *Asterotheca* and sterile specimens of *Pecopteris* simulated the *Dizeugotheca* ARCHANGELSKY & De La SOTA appearance. There is predominance of hidromorphic features in Eopermian pectopterid associations and of xeromorphic features in Neopermian pectopterid associations. In this last case, there are also quantitative differences between the xeromorphic features observed in western and inner pectopterid Gondvana associations. These distinctions deal with current paleoecological and paleoenvironmental models. The homogeneous demographic structure

observed in the studied pectopterid associations deal with the decidual model historically proposed to *Glossopteris* Flora. The pectopterids debut in South America during the Neocarboniferous, in the Euroamerican Flora existent in its north region, but they reach the south region evens in this time. The evolution of pectopterids throughout South American Permian shown an increase in endemism levels, which are directly proportional to its Euroamerican Flora distance and to the time. Four distinct regions are recognised in the Eopermian of South America *Glossopteris* Flora: the Andean Area, the Patagonian Area, the South-Brazilian Area and the North Area. During the Neopermian of South America, the inter-specific diversity persisted high but a lot of ancient pectopterids are replaced by new elements. As a result of this floristic rearrangement, only two distinct regions were distinguished: the North Area and the South Area.

SUMÁRIO

1. Introdução.....	1
2. Objetivos.....	6
2.1. Objetivos Gerais.....	7
2.2. Objetivos Específicos.....	7
3. Material e Métodos.....	9
3.1. Material.....	10
3.2. Métodos.....	15
4. Evolução Foliar.....	19
4.1. Evolução Foliar: Fase Pré-pecopterídeas.....	24
4.2. Evolução Foliar: Fase Pecopterídea.....	32
5. Caráter Taxonômico e Sistemático das Pecopterídeas.....	34
5.1. Pecopterídeas e <i>Pecopteris</i>	39
5.2. <i>Asterotheca</i>	41
6. Contexto Geológico.....	45
6.1. Bacia do Paraná.....	46
6.1.1. Grupo Guatá.....	50
6.1.1.1. Formação Rio Bonito.....	51
6.1.1.1.1. Afloramento Morro do Papaléo.....	52
6.1.1.1.2. Afloramento São João do Triunfo.....	54
6.1.2. Grupo Passa Dois.....	54
6.1.2.1. Formação Rio do Rasto.....	55
6.1.2.1.1. Membro Serrinha.....	56
6.1.2.1.1.1. Afloramento AF/GP 197.....	57
6.1.2.1.2. Membro Morro Pelado.....	57
6.1.2.1.2.1. Afloramento Km 32,2 PR 239.....	57
6.1.2.1.2.2. Afloramento Serra dos Doze.....	58
6.2. Grupo Titicaca.....	62
6.2.1. Formação Copacabana.....	65
6.2.1.1. Afloramento Appillapampa.....	66
6.2.2. Formação Chutani.....	67
6.2.2.1. Afloramento San Pablo de Tiquina.....	69
7. Resultados Taxonômicos e Sistemáticos.....	71
7.1. <i>Asterotheca piatnitzkyi</i>	72
7.2. <i>Asterotheca</i> cf. <i>A. anderssonii</i>	81
7.3. <i>Asterotheca</i> sp. 1.....	85
7.4. <i>Asterotheca</i> sp. 2.....	90
7.5. <i>Asterotheca</i> sp. 3.....	93
7.6. <i>Pecopteris pedrasica</i>	96
7.7. <i>Pecopteris dolianitii</i>	103
7.8. <i>Pecopteris anderssonii</i>	106
7.9. <i>Pecopteris</i> sp. 1.....	110
7.10. <i>Pecopteris</i> sp. 2.....	113
7.11. <i>Pecopteris</i> sp. 3.....	115
7.12. <i>Pecopteris</i> sp. 4.....	117
7.13. <i>Pecopteris</i> sp. 5.....	120
7.14. <i>Pecopteris</i> sp. 6.....	123
7.15. <i>Pecopteris</i> sp. 7.....	125
8. Discussões.....	129
8.1. Taxonomia.....	131
8.1.1. Espécimes Férteis.....	135
8.1.2. Espécimes Estéreis.....	143
8.2. Paleobiologia.....	144
8.3. Tafonomia de Frondes Fósseis.....	147
8.4. Paleoecologia.....	153
8.4.1. Ecomorfologias.....	153
8.4.1.1. Eopermiano.....	153
8.4.1.2. Neopermiano.....	157

8.4.2. Modelos Vegetacionais.....	165
8.4.3. Pecopterídeas e Paleoclimas.....	169
8.5. Paleofitogeografia.....	172
8.5.1. Neocarbonífero.....	175
8.5.2. Eopermiano.....	181
8.5.3. Neopermiano.....	199
9. Conclusões.....	203
10. Referências Bibliográficas.....	208
11. Anexos.....	245
1. Carta Estratigráfica Internacional.....	246
2. Evolução paleoclimática e paleogeográfica do Neopaleozóico.....	247

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

FIGURAS

1. Pecopterídeas atuais e fósseis.....	3
2. Parâmetros descritivos.....	18
3. Relações filogenéticas entre Lycophytina e Euphylllophytina.....	27
4. Relações filogenéticas de Euphylllophytina.....	30
5. Principais tipos de pteridófilas Neopaleozóicas.....	37
6. Estruturas reprodutivas de pecopterídeas.....	42
7. Perfis dos afloramentos Eopermianos.....	59
8. Perfis dos afloramentos Neopermianos 1.....	60
9. Perfis dos afloramentos Neopermianos 2.....	61
10. Desenho em câmara-clara de <i>Asterotheca</i> cf. <i>A. anderssonii</i>	84
11. Feições preservacionais de <i>Scolecoperis incisifolia</i>	88
12. Desenho em câmara-clara de <i>Asterotheca</i> sp. 2.....	91
13. Desenho em câmara-clara de <i>Asterotheca</i> sp. 3.....	94
14. Reconstituição de <i>Pecopteris pedrasica</i>	101
15. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris dolianitii</i>	104
16. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris anderssonii</i>	108
17. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris</i> sp. 1.....	111
18. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris</i> sp. 4.....	118
19. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris</i> sp. 5.....	121
20. Desenho em câmara-clara de <i>Pecopteris</i> sp. 7.....	127
21. Modelos preservacionais de pecopterídeas.....	141
22. Modelo de desenvolvimento de frondes polimórficas.....	146
23. Frondes jovens X Frondes maduras.....	148
24. Aspectos xeromorfias de frondes pecopterídeas.....	158
25. Análise de agrupamento de pecopterídeas eopermianos da América do Sul.....	197

MAPAS

1. Localização dos afloramentos.....	12
2. Localização dos afloramentos na Bolívia.....	13
3. Localização dos afloramentos no Brasil.....	14
4. Localização da Bacia do Paraná na América do Sul.....	47
5. Superseqüências Depositionais da Bacia do Paraná.....	50
6. Localização do Grupo Titicaca.....	63
7. Ocorrências de pecopterídeas na América do Sul.....	174
8. Distribuição pecopterídea durante o Neocarbonífero.....	180
9. Distribuição pecopterídea durante o Eopermiano.....	198
10. Distribuição pecopterídea durante o Neopermiano.....	201

QUADROS

1. Sistema de classificação adotado.....	23
2. Coluna estratigráfica da Bacia do Paraná.....	48
3. Episódios tectonosedimentares da Bolívia.....	64
4. Coluna estratigráfica do Grupo Titicaca.....	65

TABELAS

1. Pteridófilas e seus prováveis grupos produtores.....	38
2. Valores paramétricos de <i>Asterotheca piatnitzkyi</i>	80
3. Valores paramétricos de <i>Asterotheca</i> cf. <i>A. anderssonii</i>	83
4. Valores paramétricos de <i>Asterotheca</i> sp. 1.....	89
5. Valores paramétricos de <i>Asterotheca</i> sp. 2.....	92
6. Valores paramétricos de <i>Asterotheca</i> sp. 3.....	95
7. Valores paramétricos de <i>Pecopteris pedrasica</i>	102
8. Valores paramétricos de <i>Pecopteris dolianitii</i>	105
9. Valores paramétricos de <i>Pecopteris anderssonii</i>	109
10. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 1.....	112
11. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 2.....	114
12. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 3.....	116
13. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 4.....	119
14. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 5.....	122
15. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 6.....	124
16. Valores paramétricos de <i>Pecopteris</i> sp. 7.....	128
17. Valores paramétricos de todas as pecopterídeas aqui estudadas.....	159
18. Pecopterídeas endêmicas e cosmopolitas da América do Sul.....	183
19. Biozonas associadas a pecopterídeas eopermianas da América do Sul.....	192

GRÁFICOS

1. Relação entre os valores paramétricos das pecopterídeas aqui descritas.....	133
2. Relação entre os valores paramétricos de pecopterídeas previamente descritas...	134

PRANCHAS

1. <i>Asterotheca piatnitzkyi</i>	226
2. <i>Asterotheca</i> cf. <i>A. anderssonii</i>	228
3. <i>Asterotheca</i> sp. 1.....	230
4. <i>Asterotheca</i> sp. 2, <i>Asterotheca</i> sp.	232
5. <i>Pecopteris pedrasica</i>	234
6. <i>Pecopteris dolianitii</i>	236
7. <i>Pecopteris anderssonii</i>	238
8. <i>Pecopteris</i> sp. 1, <i>Pecopteris</i> sp. 2, <i>Pecopteris</i> sp. 3 e <i>Pecopteris</i> sp. 4.....	240
9. <i>Pecopteris</i> sp. 5, <i>Pecopteris</i> sp. 6 e <i>Pecopteris</i> sp. 7.....	242

1. INTRODUÇÃO

Folhagens como as frondes, ou seja, folhas megáfilas compostas, pinadas ou pinatífidas, estão dentre os tipos mais comuns de folhas do reino vegetal. Atualmente, são típicas às pteridófitas (BOWER, 1923), mas ocorrem também em outras plantas atuais e/ou fósseis, tais como pteridospermas, cicadas, cicadeoidas e angiospermas (GIFFORD & FOSTER, 1989). Muitos tipos de frondes são específicos de um ou outro destes grupos, mas alguns são comuns a dois ou mais. Nestes casos, torna-se impossível descobrir a qual grupo pertence um determinado tipo de fronde com base apenas nestas estruturas.

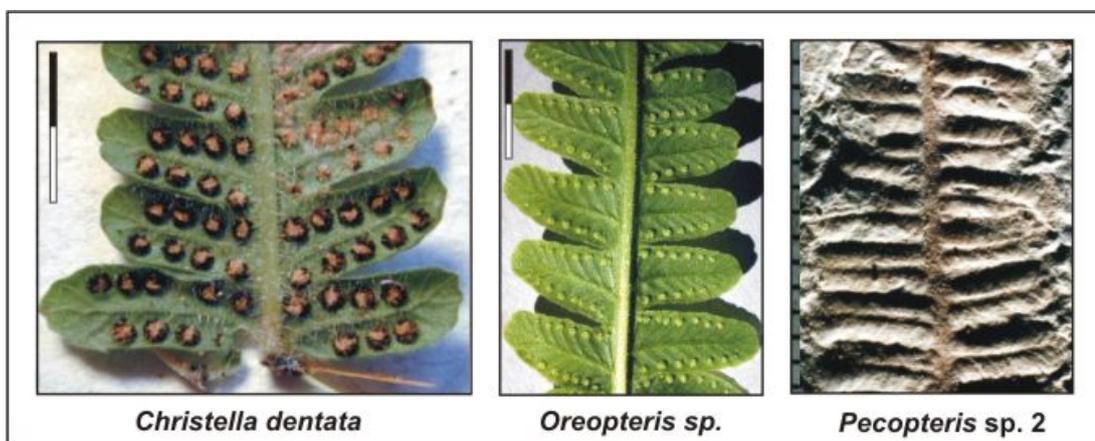
Nos fósseis estas dificuldades são amplificadas, uma vez que são, por natureza, fragmentários. Em função disto, NATHORST cunhou o termo “Pteridophylla” (pteridófila) para englobar todos os restos fósseis que sejam como as frondes de pteridófitas, porém, sem alusão alguma a qual(is) grupo(s) de fato corresponde(m) cada tipo (*in* BOUREAU & DOUBINGER, 1975). Deste modo, pteridófilas formam um grupo artificial de plantas, cujos constituintes são morfológicamente similares, mas que são filogeneticamente muito distantes entre si.

A ocorrência de pteridófilas nas paleofloras neopaleozóicas é tão expressiva, que o Carbonífero já foi chamado de “A Era das Samambaias”, uma vez que se acreditava que apenas pteridófitas produziam este tipo de folhagem. Com a descoberta das pteridospermas, verificou-se que muitas destas pteridófilas pertenciam a este grupo, e não às pteridófitas como pensava-se. Independentemente disto, a participação de plantas com frondes nas paleofloras paleozóicas é de fato tão grande, que este intervalo de tempo poderia ser chamado de “A Era das Frondes”.

Considerando-se que dentre os inúmeros tipos de pteridófilas neopaleozóicas existentes, o pecopterídeo é um dos mais comuns (eclipsado somente pelo esfenopterídeo), então torna-se evidente o valor paleontológico e paleoecológico deste tipo de folhagem. De fato, pecopterídeas exerceram um papel ativo na notável diversificação e reestruturação ecológica ocorrida no Neopaleozóico, sendo registradas nos mais variados habitats e com os mais variados hábitos (DIMICHELE & HOOK, 1992; GASLTALDO & DIMICHELE, 2001).

Pecopterídeas são registradas quase ininterruptamente em todos os períodos geológicos, desde sua origem, no Serpukhoviano da Euro-américa (BOUREAU & DOUBINGER, 1975), até o Recente, quando ainda são encontradas (BOWER, 1935). No Neopaleozóico, sua história está associada às plantas popularmente conhecidas como pteridófitas (samambaias) e pteridospermas. A partir do Mesozóico, esta ambigüidade taxonômica dá lugar à uma relação exclusiva com o grupo das pteridófitas, a qual é mantida até os dias de hoje (Fig. 1).

FIGURA 1 – Exemplos de folhagens pecopterídeas atuais e fósseis.



A ambigüidade taxonômica registrada no Neopaleozóico torna as pecopterídeas um grupo não natural de plantas, ou seja, tal como com as pteridófilas, os elementos que constituem o grupo das pecopterídeas não possuem relação de parentesco ordenada, sendo agrupados apenas pelas suas semelhanças foliares. Por este motivo, são classificadas segundo um sistema alternativo de taxonomia e variável de acordo com o estágio ontogenético em que se encontrem. Assim, frondes estéreis recebem nomes diferentes daqueles de frondes com o mesmo tipo de folhagem mas que apresentem também estruturas reprodutivas, ou seja, de frondes férteis.

Isto tem gerado freqüentes mal entendidos e erros taxonômicos, o que termina por dificultar ou mesmo inviabilizar a utilização de pecopterídeas em estudos bioestratigráficos e paleoecológicos. Além disso, estes problemas nomenclaturais podem gerar uma “inflação” (MEYEN, 1987) ou “deflação” de espécies, resultando na superestimação ou subestimação da diversidade

Carlos Eduardo Lucas Vieira - Frondes Pecopterídeas do Neopaleozóico da América do Sul

taxonômica de determinadas associações fossilíferas e, conseqüentemente, na deturpação das características paleoecológicas destas.

A julgar por algumas abordagens ecológicas atuais, o fato de que frondes pecopterídeas não correspondem a um grupo taxonômico natural torna-se irrelevante. De fato, abordagens como a de Tipos Funcionais, tem identificado estruturas morfológicas, anatômicas e/ou fisiológicas compartilhadas por distintos grupos taxonômicos de plantas, cuja existência são respostas comuns a condições ambientais semelhantes. Neste sentido, o padrão morfológico de muitas folhas tem sido arrolado como um tipo funcional ambiente dependente (DÍAZ *et al.*, 1999; PILLAR, 1999a).

Outra característica comum às frondes que potencializa seu valor ecológico e paleontológico é o fato de que, salvo exceções, habitam o interior de formações vegetais. Considerando-se que os depósitos fitofossilíferos são formados predominantemente por elementos do dossel florestal, então a presença de elementos interiores, como as plantas com frondes, ainda que escassa, fornece mais informações acerca do paleoambiente original do que as inúmeras folhas de um dossel florestal (FERGUSON, 1985; DiMICHELE & WING, 1988; GASTALDO, 1988; MARTÍN-CLOSAS & GÓMEZ, 2004).

A despeito disto, pouco tem sido feito neste sentido e a maioria das reconstruções paleoambientais limitam-se a meras listagens dos fósseis ocorrentes num determinado sítio ou região e/ou listagens das proporções em que ocorrem na associação fossilífera. Embora estas listagens sejam de extrema valia, e não devam ser abandonadas, o paleoambiente assim reconstruído assemelha-se a um colcha de retalhos em que os elementos se relacionam entre si apenas em termos espaciais, sem qualquer interação biótica. Se, por um lado, estas abordagens não tem sido usadas porque são ainda muito recentes, por outro lado, faltam iniciativas neste sentido.

Na América do Sul, o registro de frondes pecopterídeas é relativamente diverso e abundante no Permiano, mas ainda é bastante inferior àquele registrado no Carbonífero da Euro-américa, por exemplo. Entretanto, a julgar pelo número crescente de registros, esta condição parece ser mais um reflexo da escassez de estudos do que da real representatividade do grupo na América do Sul. É possível também, que a representatividade pecopterídea na América

do Sul esteja subestimada em função das particularidades inerentes ao registro geológico do Gondvana.

De fato, ao final do Carbonífero, a porção oeste do Gondvana experimentava profundas transformações tectono-sedimentares (ROGERS, 1996; UNRUG, 1996; BRITO-NEVES, 1999), e grande parte da América do Sul estava sob a influência de extensas geleiras, que em muitos casos implicaram na diminuição ou mesmo inibição de deposição sedimentar, bem como erosão dos depósitos pré-existentes (CAPUTO & CROMWELL, 1985). Da mesma forma, os ciclos de glaciação e deglaciação responsáveis pelo avanço e recuo destas geleiras são também responsáveis pelo predomínio de sedimentação marinha no Gondvana (GOLONKA & FORD, 2000), condições bastante desfavoráveis à preservação de organismos terrestres, incluindo as pecopterídeas.

Face a estas constatações, estabeleceu-se um amplo projeto que envolve a verificação da utilidade destes novos conceitos ao estudo de pecopterídeas. Procurou-se integrar os dados ecomorfológicos e ambientais disponíveis em frondes pecopterídeas com aqueles geológicos e estratigráficos disponíveis nas camadas estudadas, visando auxiliar na pesquisa sobre a evolução das pecopterídeas nas províncias paleoflorísticas sul-americanas e verificar sua utilidade para as hipóteses paleoclimatológicas, paleoecológicas e paleofitogeográficas do Neopaleozóico.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVOS GERAIS

Tendo em vista o material disponibilizado, objetiva-se:

1. Classificar taxonômica e sistematicamente novos espécimes de pecopterídeas de estratos permianos da Bolívia (Grupo Titicaca) e Brasil (Bacia do Paraná);
2. Reavaliar taxonômica e sistematicamente alguns espécimes pecopterídeos previamente descritos em trabalhos inéditos provenientes de depósitos permianos da Bacia do Paraná;
3. Identificar, sempre que possível, caracteres ecomorfológicos representados nas pecopterídeas descritas;
4. Identificar, sempre que possível, os caracteres paleoecológicos que estão relacionados às ecomorfologias identificadas;
5. Integrar dados paleontológicos obtidos com os dados geológicos a fim de identificar paleoambientes e paleoclimas relacionados ao contexto paleoecológico determinado a partir da análise dos caracteres paleoecológicos;
6. Integrar os dados estratigráficos, paleoambientais e paleoclimáticos para um refinamento paleofitogeográfico das pecopterídeas da América do Sul.
7. Caracterizar a evolução fitogeográfica das pecopterídeas do Neopaleozóico da América do Sul, de modo integrado com os dados paleogeográficos, paleoclimatológicos e paleoambientais existentes.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever e classificar espécimes da coleção de entrada do Museu de Paleontologia da USP, referentes a pecopterídeas de estratos da Formação Rio Bonito, na Bacia do Paraná, provenientes do estado do Paraná, Brasil;
- Descrever e classificar espécimes do Museu de História Natural de Cochabamba, referentes a pecopterídeas provenientes de estratos da Formação Chutani, no estado de La Paz, e da Formação Copacabana, no estado de Cochabamba, ambas pertencentes ao Grupo Titicaca, na Bolívia;

- Revisar espécimes da coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia da UNESP Rio Claro, referentes a pecopterídeas previamente descritas como *Dizeugotheca* sp. I, provenientes de estratos da Formação Rio do Rasto, na Bacia do Paraná, no estado do Paraná, Brasil;
- Revisar espécimes da coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia da UFRGS, referentes a pecopterídeas previamente descritas como *Dizeugotheca bortoluzzi*, provenientes de estratos da Formação Rio do Rasto, na Bacia do Paraná, no estado de Santa Catarina, Brasil;
- Revisar espécimes da coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia da UFRGS, referentes a pecopterídeas previamente descritas como *Pecopteris* sp. II, provenientes de estratos da Formação Rio Bonito, na Bacia do Paraná, no estado do Paraná, Brasil;
- Revisar espécimes da coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia da USP, referentes a pecopterídeas previamente descritas como *Pecopteris pedrasica*, *Pecopteris cambuhyensis*, e *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis*, provenientes de estratos da Formação Rio Bonito, na Bacia do Paraná, no estado do Paraná, Brasil;
- Caracterizar em termos ecomorfológicos os espécimes descritos, a fim de reconstruir os ambientes em que as pecopterídeas se desenvolveram durante a deposição das seqüências analisadas, inferindo possíveis correspondências paleoclimáticas e paleoambientais com as outras ocorrências sul-americanas contemporâneas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. MATERIAL

O material estudado é constituído de impressões (*sensu* SCHOPF, 1975) de frondes pecopterídeas provenientes das seguintes fontes e localidades (Mapa 1):

Coleção de Paleobotânica do Museu de História Natural de Cochabamba (MHNC), Cochabamba, Bolívia.

Material inédito correspondente a 23 amostras identificadas pela sigla MHNC. As amostras estão preservadas em pelitos carbonosos escuros provenientes de estratos da Formação Copacabana, Eopermiano do Grupo Titicaca, e amostras de dolomitos esbranquiçados provenientes de estratos da Formação Chutani, do Neopermiano do Grupo Titicaca. No primeiro caso, os níveis amostrados localizam-se em Apillapampa, na província de Capinota, departamento de Cochabamba, na Bolívia (Mapas 1 e 2a) e, no segundo caso, os níveis em questão localizam-se a aproximadamente 80 metros encosta acima do cemitério da província de San Pablo de Tiquina, no estreito de Tiquina, departamento de La Paz, também na Bolívia (Mapas 1 e 2b).

Coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil.

Material inédito correspondente a 25 amostras identificadas pela sigla GP/3E, da coleção de entrada do referido museu. As amostras estão preservadas em siltitos argilosos, provenientes de estratos da Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná. Os níveis amostrados localizam-se nas imediações da cidade de São João do Triunfo, no estado do Paraná, Brasil (Mapas 1 e 3b).

Coleção de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim”, do Departamento de Geologia Sedimentar do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista (UNESP), no Campus de Rio Claro, São Paulo, Brasil.

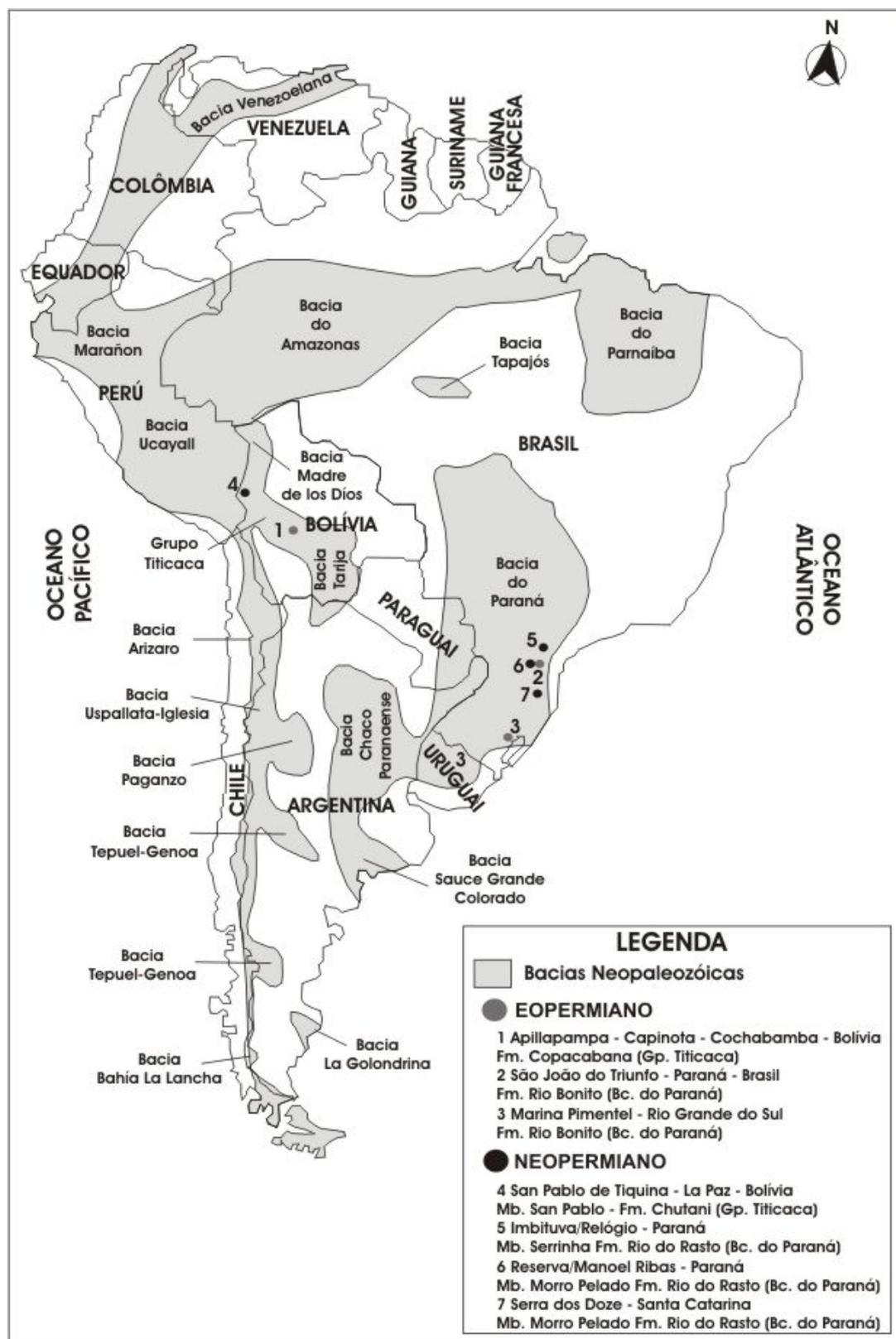
Material correspondente a 5 amostras com espécimes previamente descritos como *Dizeugotheca* sp. 1 (OLIVEIRA, 1997), identificado pela sigla URC/PT. Os espécimes estão preservados em siltitos vermelhos a acizentados, provenientes de estratos do Membro Serrinha e Membro Morro Pelado, ambos da Formação Rio do Rasto, Neopermiano da Bacia do Paraná. Os níveis

correspondentes ao Membro Serrinha localizam-se no Km 103,7 da rodovia BR – 373, entre as cidades de Imbituva e Relógio, no estado do Paraná, Brasil (Mapas 1 e 3b). Os níveis correspondentes ao Membro Morro Pelado localizam-se no Km 32,2 da rodovia PR 239, entre as cidades de Reserva e Manuel Ribas, também no Paraná, Brasil (Mapas 1 e 3a).

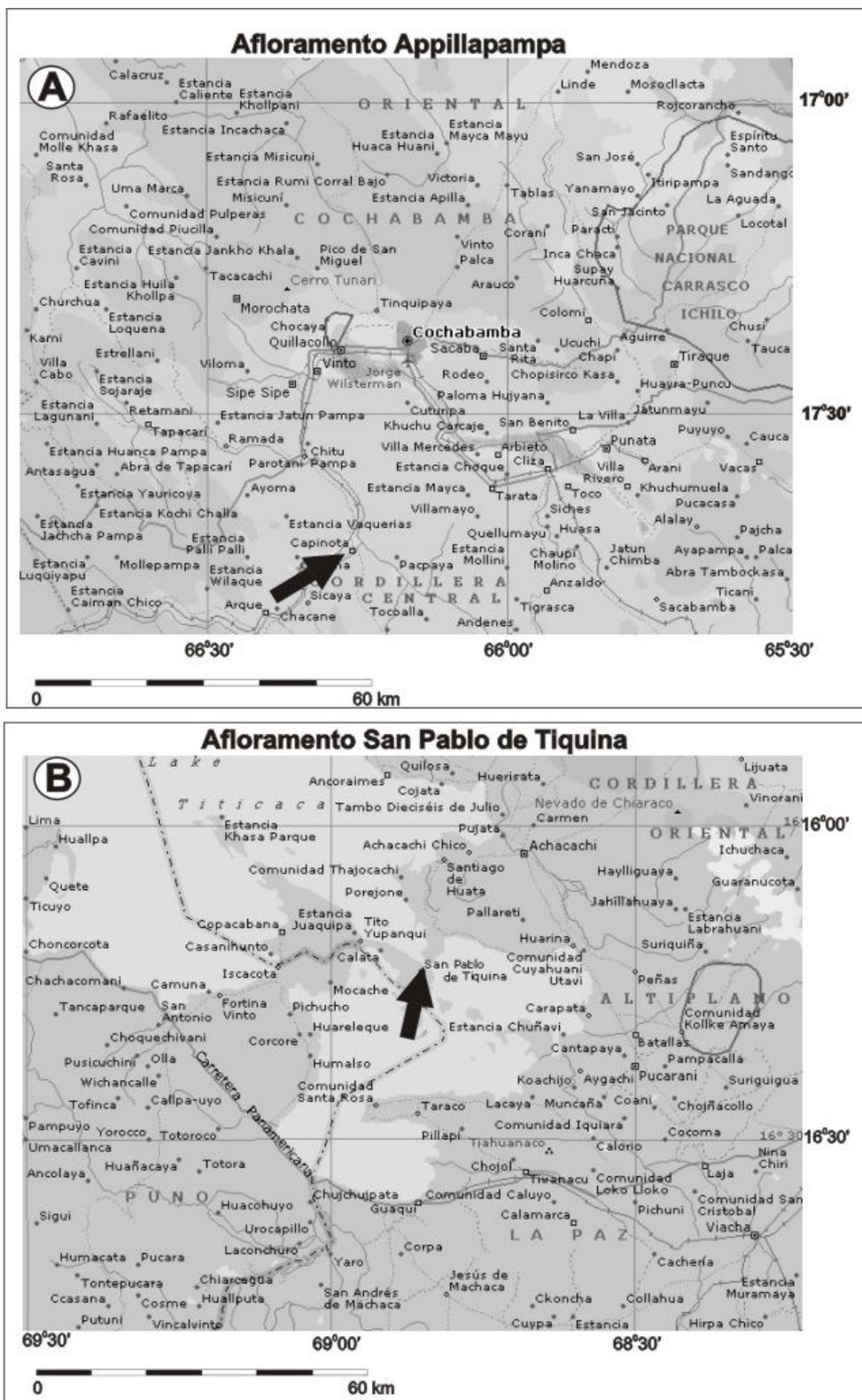
Coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE), Instituto de Geociências (IG) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Rio Grande do Sul, Brasil.

Material correspondente a 6 amostras inéditas e 7 amostras com espécimes previamente descritos como *Dizeugotheca bortoluzzii* (CAZZULO-KLEPZIG, 1978), todas identificadas pela sigla MP-Pb. No primeiro caso, os espécimes estão preservados em siltitos finos com incipiente laminação plano-paralela, provenientes de estratos da Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná, em níveis do topo do afloramento do Morro do Papaléo, no município de Mariana Pimentel, no Rio Grande do Sul, Brasil (Mapas 1 e 3d). No segundo caso, os espécimes estão preservados em siltito com laminação espessa e de cor vermelha, provenientes de estratos da Formação Rio do Rasto, Membro Morro Pelado, Neopermiano da Bacia do Paraná. Os níveis amostrados localizam-se nas imediações do Km 19 da estrada Lauro Muller – São Joaquim, próximo ao município de Orleães, na Serra dos Doze, em Santa Catarina, Brasil (Mapas 1 e 3c).

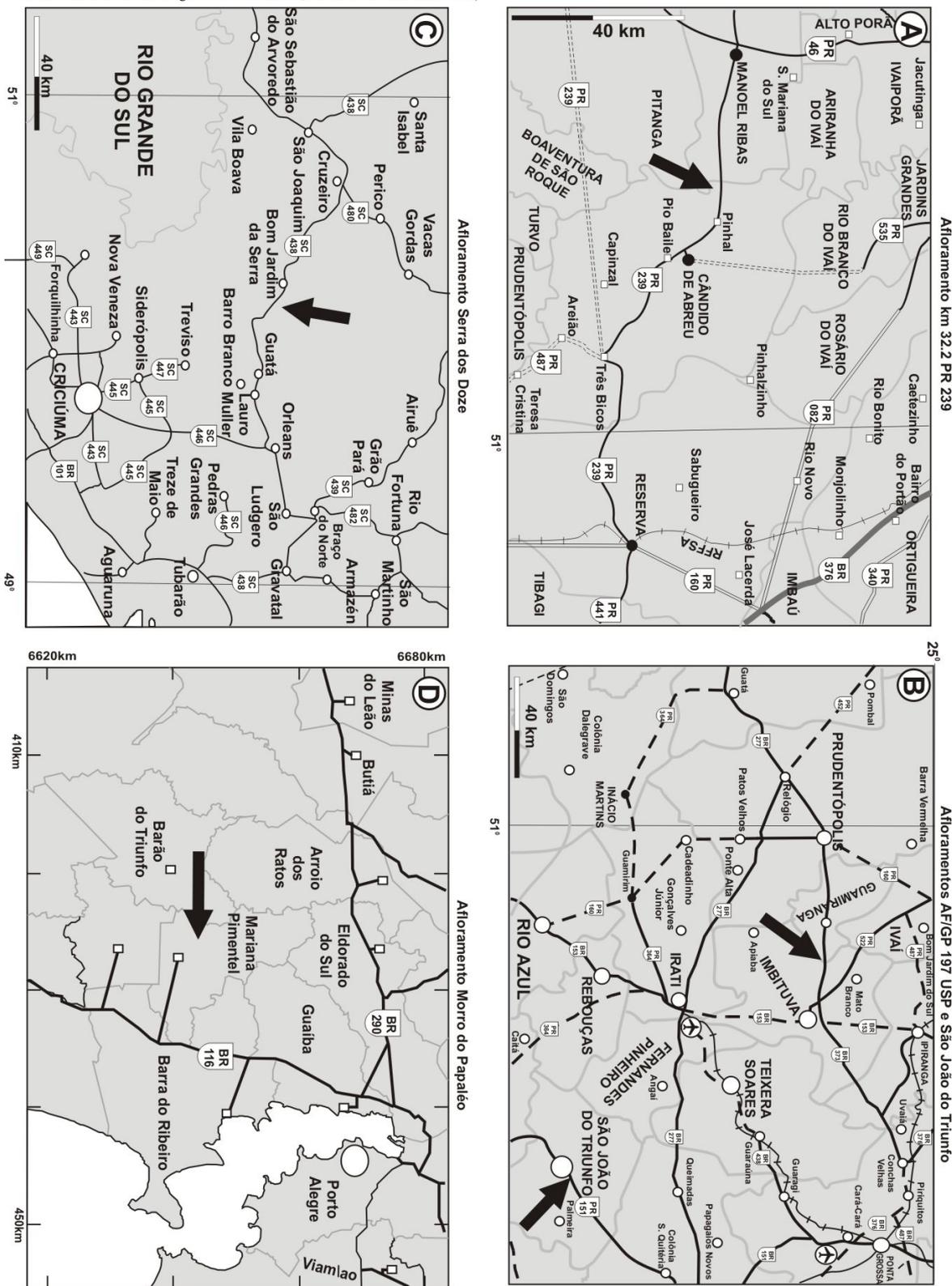
MAPA 1 – Localização dos afloramentos estudados na América do Sul. As áreas contínuas das bacias Neopaleozóicas representadas resultam de um arredondamento das ocorrências descontínuas já registradas para cada unidade litoestratigráfica em questão (Adaptado de Azcuy *et al.*, 1999).



MAPA 2 – Localização dos afloramentos na Bolívia (indicados pelas setas). A. Detalhe do Departamento de Cochabamba, cujo afloramento corresponde ao número 1 indicado no MAPA 1. B. Detalhe do Departamento de La Paz, cujo afloramento corresponde ao número 4 indicado no MAPA 1. (Mapas retirados de www.boliviaweb.com/mapgallery/)



MAPA 3 - Localização dos afloramentos brasileiros. As Linhas pretas correspondem a estradas rodoviárias pavimentadas, linhas vazadas estradas não pavimentadas e linhas pontilhadas indicam estradas planejadas. Linhas cinzas correspondem a limites intermunicipais ou estaduais. As principais cidades estão indicadas. **A.** Detalhe do estado do Paraná, com a localização aproximada do afloramento Km 32,2 PR 239, (seta) correspondente ao número 6 do MAPA 1. **B.** Detalhe do estado do Paraná, com a localização dos afloramentos AF/GP 197 e São João do Triunfo (setas), correspondentes, respectivamente, aos números 5 e 2 do MAPA 1. **C.** Detalhe do estado de Santa Catarina, com a localização do afloramento da Serra dos Doze (seta), correspondente ao número 7 do MAPA 1. **D.** Detalhe do estado do Rio Grande do Sul, com a localização do afloramento do Morro do Papaléo (seta), correspondente ao número 3 do MAPA 1. A, B e C foram retirados de <http://www.dner.gov.br/>. Mapa D elaborado pelo Centro IDRSI do Centro de Ecologia da UFRGS. Neste, as coordenadas estão em UTM.



3.2. MÉTODOS

Em laboratório, as amostras mais frágeis ao manuseio direto foram fixadas em suportes de gesso ou de papel cartão. A fixação em gesso constituiu-se no procedimento mais adequado, mas mostrou-se inviável para as amostras mais delgadas, onde o umedecimento dos espécimes pelo gesso fresco seria inevitável. Por isso o emprego de dois diferentes métodos de fixação. As amostras mais resistentes foram mantidas *in natura*. Algumas amostras foram desbastadas com o auxílio de broca giratória, a fim de melhor expor os espécimes contidos.

As observações foram efetuadas em lupas. Os espécimes mais representativos de cada tipo identificado foram fotografados. Os exemplares que encontravam-se em bom estado de preservação foram desenhados em câmara-clara. Os demais espécimes, ou seja, aqueles em mal estado de preservação, foram apenas fotografados. A metodologia empregada na descrição do material foi adaptada de ROHN & RÖSLER (1986), envolvem os seguintes parâmetros: forma e dimensões da fronde e de sua ráquis principal, densidade de pinas por centímetro, padrão de inserção das pinas na ráquis principal (ângulos e distâncias), forma e dimensões das pinas, densidade de pínulas por centímetro, padrão de inserção das pínulas na ráquis da pina (ângulos e distâncias), forma e dimensões das pínulas, padrão de venação das pínulas, densidade de nervuras por milímetro, forma e dimensões das estruturas reprodutivas, bem como a relação entre alguns destes parâmetros (Fig. 2).

De posse destas informações, os espécimes aqui descritos foram comparados com as seguintes pecopterídeas, dos locais citados abaixo:

- Coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia (DPE), Instituto de Geociências (IG) da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Rio Grande do Sul, Brasil. Pecopterídeas estudadas: *Pecopteris* sp. 1, *Pecopteris* sp. 2 (CAZZULO-KLEPZIG, 1978); *Asterotheca* sp. (VIEIRA & IANNUZZI, 200a) *Pecopteris* sp. 1, *Pecopteris* sp. 2, *Asterotheca* sp. 1 e *Asterotheca* sp. 2 (VIEIRA & IANNUZZI, 2000b). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla MP-Pb;

- Coleção de Paleontologia e Estratigrafia “Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim”, do Departamento de Geologia Sedimentar do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista (UNESP), no *Campus* de Rio Claro, São Paulo, Brasil. Pecopterídeas estudadas: *Dizeugotheca* sp. 2 (OLIVEIRA, 1994). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla URC/PT;
- Coleção de Paleobotânica do Museu de Paleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (USP), São Paulo, Brasil. Pecopterídeas estudadas: *Asterotheca* (*Pecopteris*) *cambuhyensis*, *Asterotheca derbyi* (RÖSLER, 1972); *Pecopteris dolianitii*, *P. bracinguensis*, *P. taguaiensis*, *P. cadeadensis*, *P. esperancensis*, *Pecopteris* sp. 1, *Pecopteris* sp. 2, *Pecopteris* sp. 3, *?Dizeugotheca bortoluzzii*, *Dizeugotheca* sp. (ROHN & RÖSLER, 1986). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla GP/3T;
- Coleção de Paleobotânica do Museu de História Natural de Cochabamba (MHNC), Cochabamba, Bolívia. Pecopterídeas estudadas: *Pecopteris dolianitii*, *P. cf. P. cadeadensis*, *P. cf. P. pedrasica*, *Asterotheca* sp. (VIEIRA *et al.*, 2004). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla MHNC;
- Paleobotanical Section of National Museum of Natural History of Smithsonian Institute, Washington DC, Estados Unidos. Pecopterídeas estudadas (através de fotografias e informações verbais fornecidas pelo Prof. Dr. Roberto Iannuzzi): *Pecopteris pedrasica*, *P. cambuhyensis* e *P. paranaensis* (READ, 1941). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla NMNH;
- Coleção de Paleobotânica do Museo Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. Pecopterídeas estudadas: *Asterotheca anderssonii*, *A. piatnitzkyi*, *A. singeri*, *Dizeugotheca waltonii*, *D. neuburgiae*, *Pecopteris unita*, *P. (Dactylothea) hirundinis*, *Pecopteris* sp. 1, *Pecopteris* sp. 3 e *Pecopteris* sp. 4 (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960). Estes espécimes estão armazenados sob as siglas LIL, LIL NF3, LIL NF5 LIL NF6, LIL NFVII, LIL NFb, LIL NFc, LIL NFd, LIL NFe, LIL NFg;

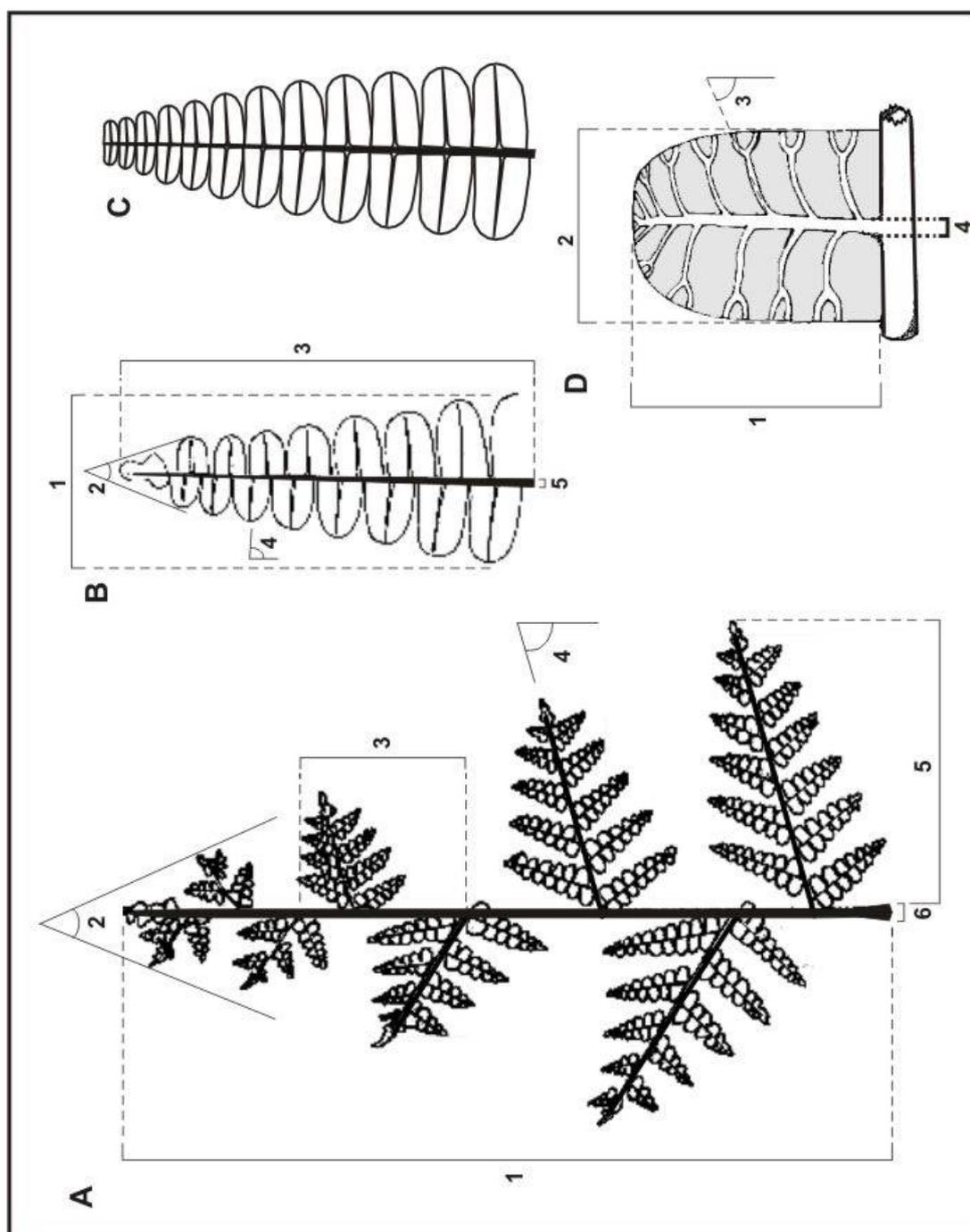
- Coleção de Paleobotânica da Faculdade de Ciências da Universidade de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pecopterídeas estudadas: *Asterotheca feruglioi*, *A. piatnitzkyi* (AZCUY & CÉSARI, 1980). Estes espécimes estão armazenados sob a sigla BAFCPb.

As pecopterídeas Eopermianas que puderam ser classificadas foram acrescentadas à lista de espécies pecopterídeas existentes no Eopermiano da América do Sul. Dada a quantidade de espécies e morfo-espécies já descritas para esta época, bem como a grande dispersão espacial das pecopterídeas que alcançaram, foi possível tratá-las estatisticamente.

Assim, as espécies eopermianas levantadas para as formações Copacabana (Grupo Titicaca, Bolívia), Rio Bonito (Bacia do Paraná, Brasil), Arroyo Totoral e Tasa Cuna (Bacia Paganzo, Argentina), Mojón de Hierro e Río Genoa (Bacia Central Patagónica, Argentina) e La Golondrina (Bacia La Golondrina, Argentina) foram submetidas a análise multivariada utilizando-se o aplicativo MULTIV (PILLAR, 1997, 2000).

No MULTIV foram conduzidos testes de nitidez de grupos em análises de agrupamento ou “*análise de cluster*” (PILLAR, 1999b), baseadas em medidas de semelhança que, objetivamente, estimaram a similaridade e dissimilaridade entre cada par de variáveis (espécies e morfo-espécies) das unidades amostrais (unidades litoestratigráficas). Na análise de agrupamento das unidades amostrais, se utilizou o critério da distância euclidiana e seus resultados foram apresentados sob a forma de dendograma. A nitidez dos grupos foi estimada a partir de procedimento “*bootstrapping*”, conforme descrito em PILLAR (1999b). As probabilidades geradas permitiram avaliar a significância da associação entre as unidades amostrais e as variáveis consideradas, ou seja entre as unidades litoestratigráficas e suas respectivas composições pecopterídeas.

Figura 2 – Parâmetros empregados na descrição de pteridófilas (adaptados de ROHN & RÖSLER, 1986). A. Fronde: 1. Comprimento da fronde; 2. Ângulo do ápice da fronde; 3. Distância entre pinas; 4. Ângulo de inserção das pinas na ráquis da fronde; 5. Comprimento das frondes secundárias; 6. Largura da ráquis das frondes. B. Pina imparipinada: 1. Largura da pina; 2. ângulo do ápice da pina; 3. Comprimento da pina; 4. Ângulo de inserção das pínulas na ráquis da pina; 5. Largura da ráquis da pina; C. Pina paripinada, cujos parâmetros descritivos são os mesmos de uma pina imparipinada; D. Pínula pecopterídea: 1. Comprimento da pínula; 2. Largura da pínula; 3. Ângulo de inserção das nervuras secundárias nas nervuras médias; 4. Largura das nervuras médias.



4. EVOLUÇÃO FOLIAR

Dentre os inúmeros tipos de frondes existentes ao longo do Neopaleozóico, o pecopterídeo é um dos mais diversos já registrados, seja em termos taxonômicos, seja em termos paleogeográficos e paleoecológicos. Em sua distribuição e dispersão, é possível distinguir pelo menos dois momentos distintos, um inicial, de origem e dispersão das pecopterídeas e um final, de fixação e diversificação ecológica. Seu local de origem está, obviamente, condicionado à distribuição de seus ancestrais, porém, suas particularidades naturais logo lhes conferiram uma capacidade de dispersão diferenciada, o que resultou numa distribuição final própria e não apenas a mera sobreposição das áreas outrora ocupada por seus ancestrais.

O padrão pecopterídeo de folhagem ocorre ainda hoje (Fig. 1), porém, apenas em pteridófitas, uma vez que pteridospermas estão extintas desde o Mesozóico (STEWART & ROTHWELL, 1993; TAYLOR & TAYLOR, 1993). Infelizmente, as pteridófitas atuais com este tipo de folhagem são bastante derivadas em termos filogenéticos, ou seja, são remotamente aparentadas às pteridófitas pecopterídeas do Neopaleozóico. Isto tem dificultado a pronta classificação taxonômica dos elementos envolvidos. Estas dificuldades são aumentadas quando os fósseis em questão são por demais fragmentados e/ou carentes de caracteres diagnósticos para sua classificação e sistematização. Em função disto, existem pelo menos três distintas abordagens filogenéticas para as plantas, aqui chamadas de “fóssil excludente”, “fóssil exclusiva” e “fóssil adaptada”.

Na filogenia fóssil excludente são empregados apenas caracteres presentes nas plantas atuais, pois estas possibilitam um volume de informações muito superior aos fósseis. Ultimamente, uma maior ênfase é dada aos caracteres genéticos e moleculares, que, salvo exceções, são praticamente inexistentes em fósseis. O restante dos caracteres presentes nestes táxons, ou seja, morfológicos, fisiológicos, etc., obedecem passivamente à ordem ditada pelos resultados moleculares, baseado no princípio de que são meras expressões fenotípicas do genótipo. Desta forma, o grau de similaridade observado entre as unidades gênicas, nem sempre é vista no restante dos caracteres, revelando freqüentes casos de convergência evolutiva e/ou homologies, insuspeitas através de outros métodos (GOLENBERG *et al.*,

1990; KIDWELL & FLESSA, 1996; JUDD *et al.*, 1999). Porém, esta mesma vantagem pode transformar-se em desvantagem quando táxons irmãos não deixam pistas acerca dos passos genéticos envolvidos até a forma final com que se encontram. Além disso, os resultados de análises cladísticas, moleculares ou não, variam em maior ou menor grau de acordo com o algoritmo dos programas de computadores utilizados.

Na filogenia fóssil exclusiva, são empregados apenas os caracteres presentes em plantas fósseis (STEWART, 1989; TAYLOR & TAYLOR, 1993). Dada a natureza fragmentar do registro paleontológico, de todas as informações existentes num dado organismo vivo, apenas uma pequeníssima parte é preservada quando este é fossilizado e, salvo raríssimas exceções, são essencialmente morfológicas. Estas imperfeições acarretam em dificuldades, ou mesmo impossibilidade de classificação e sistematização de muitos fósseis (KIDWELL & FLESSA, 1996). Independentemente disto, o registro fóssil é de extrema valia para o estudo da evolução vegetal, pois pode trazer a tona caracteres ou mesmo grupos taxonômicos que, de outra forma, seriam impossíveis de se conhecer. Além disso, ele funciona também como um *datum* mínimo para o aparecimento de vários caracteres ou grupos de plantas atuais (DOYLE, 1998; ROTHWELL, 1999; DILCHER *et al.*, 2002; SOLTIS & SANDERSON, 2002).

Por fim, na filogenia fóssil adaptada, procura-se integrar os dados provenientes de plantas fósseis e atuais, ainda que isto restrinja a análise aos poucos caracteres compartilhados por ambos (KENRICK & CRANE, 1997a,b; DOYLE, 1998; ROTHWELL, 1999). Esta abordagem justifica-se ante a conjugação das vantagens obtidas separadamente pelas filogenias fóssil excludente e fóssil exclusiva, mesmo que seus resultados difiram radicalmente entre si (DILCHER *et al.*, 2002; HERENDEEN *et al.*, 2002; SOLTIS *et al.*, 2002; SOLTIS & SANDERSON, 2002). Por levar em consideração plantas fósseis e atuais, esta será a abordagem utilizada aqui no estudo da origem e dispersão das pecopterídeas.

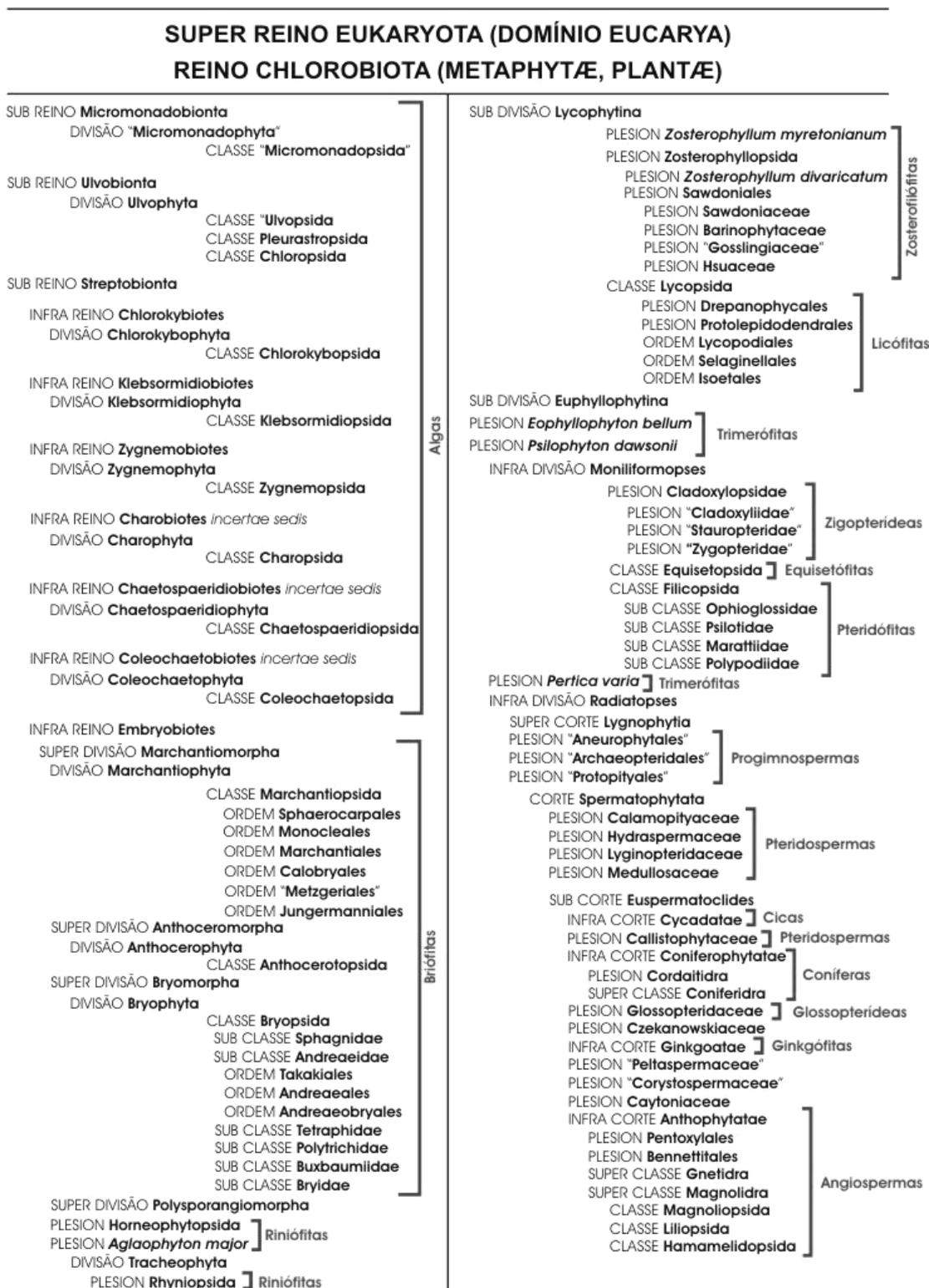
Até o presente momento, pecopterídeas são encontradas em pteridófitas atuais e fósseis, bem como nas extintas pteridospermas (BOUREAU & DOUBINGER, 1975; TAYLOR & MILLAY, 1981). Em termos morfológicos,

estes grupos assemelham-se muito entre si, pois ambos possuem frondes como padrão típico de folhagem. Porém, se distinguem por sua anatomia interna e seus respectivos métodos de reprodução. Pteridófitas possuem esporófitos com reprodução por esporos livres e sistema vascular primário, enquanto que as pteridospermas possuem esporófitos com reprodução por sementes e sistema vascular primário e secundário (GIFFORD & FOSTER, 1989).

Estas diferenças morfológicas eclipsam as semelhanças existentes e justificam a separação de pteridófitas e pteridospermas em grupos diferentes. Entretanto, o caráter taxonômico natural destes grupos só pode ser assegurado às pteridófitas, pois as pteridospermas constituem-se num plexo morfológico de plantas bastante heterogêneas. Em outras palavras, pteridófitas constituem-se em um clado monofilético (KENRICK & CRANE, 1997a,b; DOYLE, 1998; ROTHWELL, 1999; PRYER *et al.*, 1995; 2001) e pteridospermas um grado polifilético (STEWART & ROTHWELL, 1993; KENRICK & CRANE, 1997a). É possível reconhecer alguns padrões morfológicos dentre esta heterogeneidade pteridospérmica, o que permite separar seus constituintes em subgrupos, porém, também de natureza polifilética. Dentre estes subgrupos, até o presente momento, folhagens pecopterídeas só são conhecidas em pteridospermas “liginopterídeas” (TAYLOR & MILLAY, 1981).

Embora pteridófitas componham um grupo monofilético e possam ser facilmente subdivididas em grupos internos, o nível taxonômico correspondente ao seu conjunto total variará de acordo com a metodologia empregada e/ou os distintos autores. De fato, o grupo já foi classificado como divisão, classe e ordem e, por extensão, já foi nomeado como Filicopsida, Filicophyta, Pteropsida, Pteridophyta, Pterophyta, Pteridophytata, etc (PICHISERMOLLI, 1984). À luz da abordagem fóssil adaptada, escolhida para o presente trabalho, será empregada a classificação e sistematização do reino Plantæ propostas por KENRICK & CRANE (1997a). Assim, por pteridófitas entende-se aqui todas as plantas pertencentes à classe Filicopsida, e por pteridospermas, as plantas pertencentes aos seguintes Plesions da coorte Spermatophytata: Calamopityaceae, Hidraspermaceae, Lyginopteridaceae, Medullosaceae e Callistophytaceae (Quadro 1).

QUADRO 1 – Sistema de classificação adotado no presente estudo (adaptado de Kenrick & Crane, 1997a).



4.1. EVOLUÇÃO FOLIAR: FASE PRÉ-PECOPTERÍDEAS

Os primeiros registros fósseis de plantas terrestres datam do Mesordoviciano, e se restringem a esporos triletes sem afinidades taxonômicas definidas, mas cuja natureza os distingue cabalmente dos esporos produzidos por algas e fungos (GRAY, 1993). Por se tratarem de microfósseis, a forma e estrutura das plantas que produziram tais esporos são inteiramente desconhecidas, mas propostas filogenéticas recentes, baseadas tanto em dados morfológicos quanto moleculares, sugerem uma natureza briofítica aos mesmos (KENRICK & CRANE, 1997a,b; DOYLE, 1998; KAROL *et al.*, 2001; PRYER *et al.*, 2001).

Aceitando-se estas sugestões, as primeiras plantas se caracterizariam por serem totalmente avasculares, com gametófitos arquegoniados e/ou anteridiados e esporófitos pluricelulares, cuticulados, esporangiados e produtores de esporos com esporopolenina (GIFFORD & FOSTER, 1989; KENRICK & CRANE, 1997a). A indeterminação taxonômica de tais esporos permanece até pelo menos o Eosiluriano, quando então, são encontrados esporos classificados como *Dyadospora* (TAYLOR, 1997), tentativamente classificado na Classe Marchantiopsida, da Divisão Marchantiophyta, Superdivisão Marchantiomorpha (KENRICK & CRANE, 1997a).

A partir do Mesosiluriano, além de microfósseis, são encontrados também macrofósseis de plantas, o que permite a verificação direta de sua forma e estrutura. Assim, verifica-se a existência de um padrão morfológico significativamente diferente do briofítico: as cooksoniales (EDWARDS *et al.*, 1983). Antigamente, estas plantas eram enquadradas na Divisão Rhyniophyta (BANKS, 1980), razão pela qual ficaram conhecidas informalmente como “riniófitas”.

De acordo com as abordagens filogenéticas adotadas aqui, não há mais tal divisão, pois as plantas que a constituíam são mais diversificadas do que originalmente imaginado, compondo então grupos taxonômicos bastante distintos (KENRICK & CRANE, 1997a). Apesar disso, o termo “riniófita” foi retido para designar informalmente todas as plantas que apresentam um mesmo padrão morfológico geral. Este padrão pode ser caracterizado por gerações alternantes e totalmente independentes, com esporófitos eretos,

dicotomizados, áfilos e terminados por esporângios, além de gametófitos com arquegônios submersos (GIFFORD & FOSTER, 1989; KENRICK & CRANE, 1997a).

Em termos taxonômicos, as riniófitas são atualmente classificadas nos Plesions Horneophytopsida, *Aglaophyton major*, Rhyniopsida e Cooksoniales, todos considerados grupos basais da Superdivisão Polysporangiomorpha. Destes, Cooksoniales, Horneophytopsida, *Aglaophyton major* não possuem vascularização propriamente dita, por isso são conhecidos informalmente como "prototraqueófitas". Diferentemente destas, as Rhyniopsidas possuem um sistema de vascularização verdadeiro, razão pela qual, são enquadradas na Divisão Tracheophyta, cujo monofiletismo é perfeitamente suportado por análises cladísticas (KENRICK & CRANE, 1991; 1997a,b; DOYLE, 1998; KAROL *et al.*, 2001; PRYER *et al.*, 2001).

A partir do Neosiluriano, são encontrados microfósseis atribuíveis à Classe Anthoceropsida (Divisão Anthocerophyta, Superdivisão Anthocerotomorpha) e macrofósseis atribuíveis ao Plesion Horneophytopsida (*Caia*), evidenciando assim, especializações morfológicas dentro dos padrões briofítico e riniofítico pré-existentes (RICHARDSON, 1985; FANNING *et al.*, 1990). Porém, a diversificação iniciada nesta época não limitou-se aos grupos pré-existentes, uma vez que há, também, o registro de formas totalmente inéditas, tais como zosterofilófitas, trimerófitas e licófitas (GARRATT *et al.*, 1984; TIM & CHAMBERS, 1984; HUEBER, 1992).

O termo zosterofilófito deriva da classificação na Divisão Zosterophyllophyta em que tais plantas eram incluídas (BANKS, 1980), mas serve atualmente para designar informalmente um padrão morfológico comum a todas as plantas classificadas nos Plesions *Zosterophyllum myretonianum* e Zosterophyllopsida. Zosterofilófitas apresentam sinapomorfias como crescimento circinado, arranjo esporangial em duas fileiras, feixes xilemáticos elípticos, além de projeções teciduais laterais, planadas. Tais projeções são chamadas de enações, e são virtualmente idênticas à folhas verdadeiras, particularmente a micrófilos, porém, diferenciam-se destes por não possuírem vascularização (GIFFORD & FOSTER, 1989; KENRICK & CRANE, 1997a).

O termo trimerófitas provém de Trymerophyta (BANKS, 1980), antiga divisão a qual estavam englobadas as plantas que atualmente estão classificadas nos Plesions *Eophyllophyton bellum*, *Psilophyton dawsonii* e *Pertica varia*. Trimerófitas apresentam sinapomorfias como padrão de ramificação pseudo-monopodial ou monopodial, ramos laterais afilos, helicoidais, de ápices recurvados, traqueídeos com pontuações escalariformes, xilema disposto radialmente nos maiores ramos, esporângios agrupados em telomas terminais e com deiscência ao longo de uma única fenda (KENRICK & CRANE, 1997a). Outra característica bastante importante de trimerófitas são suas pré-frondes, que consistem em ramos laterais bastante divididos, dispostos primeiramente em três dimensões e, posteriormente, em duas (STEWART & ROTHWELL, 1993).

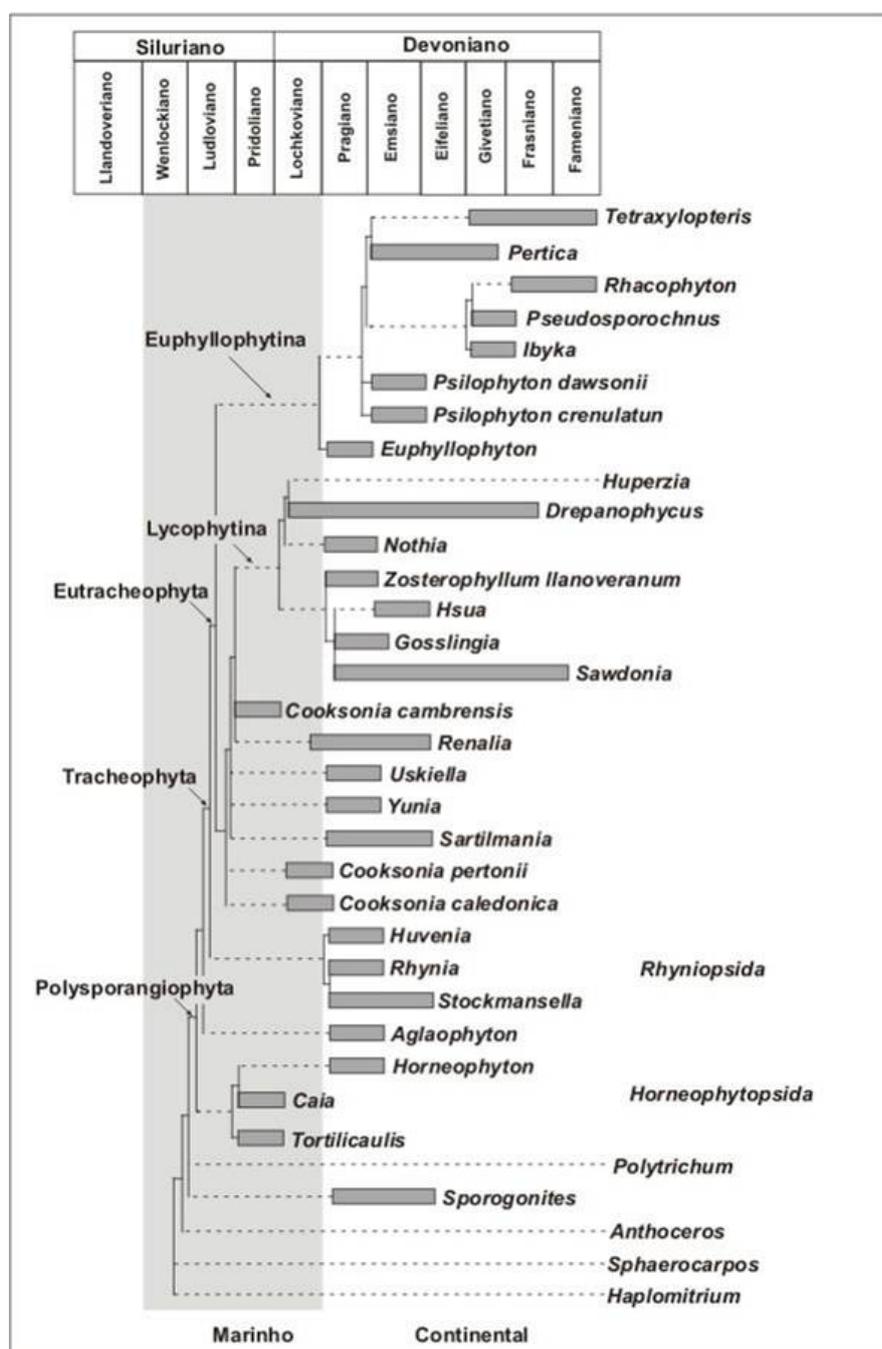
Licófitas são assim designadas, também como uma derivação de sua antiga classificação, no caso, na Divisão Lycophyta (BANKS, 1980), porém, atualmente são classificadas como Classe Lycopsidea, cuja natureza monofilética é demonstrada em análises filogenéticas morfológicas e moleculares (KENRICK & CRANE, 1997a,b; DOYLE, 1998; KAROL *et al.*, 2001; PRYER *et al.*, 2001). Lycopsideas apresentam sinapomorfias como feixes xilemáticos dispostos em forma estelar, traqueídeos pontuados, esporângios não vascularizados, dispostos sobre esporofilos micrófilos (GIFFORD & FOSTER, 1989; KENRICK & CRANE, 1997a).

As licófitas do Neosiluriano pertenciam ao Plesion Drepanophycales, da Classe Lycopsidea, as zosterofilófitas pertenciam ao Plesion Zosterophyllopsida e as trimerófitas ao Plesion *Psilophyton dawsonii* (KENRICK & CRANE, 1997a). Todos esses plesions pertencem a Divisão Tracheophyta, pois são verdadeiramente vascularizados, porém, licófitas e zosterofilófitas pertencem à Subdivisão Lycophytina e trimerófitas à Subdivisão Euphyllophytina, ambas monofiléticas, segundo análises morfológicas e moleculares (KENRICK & CRANE, 1997a,b; DOYLE, 1998; KAROL *et al.*, 2001; PRYER *et al.*, 2001).

Lycophytina e Euphyllophytina representam duas grandes linhagens morfológicas na evolução filogenética das folhas: Lycophytina forma a linhagem de folhas microfilas e seus congêneres e Euphyllophyta a linhagem

de folhas megáfilas e seus congêneres (Fig. 3). Via de regra, folhas microfilas diferenciam-se de megáfilas por possuírem apenas um feixe vascular irrigando-as, enquanto que estas últimas apresentam múltiplos feixes (GIFFORD & FOSTER, 1989).

FIGURA 3 – Cladograma mostrando as relações filogenéticas entre os principais grupos de plantas, onde: barras preenchidas correspondem à amplitude estratigráfica conhecida dos taxons em questão, linhas pontilhadas correspondem à amplitude inferida a partir das análises cladísticas. (Conforme Kenrick & Crane, 1997a).



Conforme se depreende dos modelos de evolução filogenética de folhas propostos tanto pela Teoria da Enação de BOWER (1935), quanto pela Teoria do Teloma de ZIMMERMANN (1952) e pela Teoria da Esterilização de KENRICK & CRANE (1997a), os passos evolutivos que resultaram em folhas microfilas já estavam perfeitamente representados no registro fóssil do Neosiluriano, enquanto que os relativos às folhas megáfilas, durante esta época ainda careciam de suas formas finais, ou seja, dos próprios megáfilos.

Os passos evolutivos intermediários da linhagem micrófila (Lycophytina) podem ser vistos nos variados padrões de enações desenvolvidos pelas zosterofilófitas. Estas variações incluem enações bastante simples e sem vascularização alguma, enações ramificadas, bem como enações com feixe vascular em sua base, porém sem adentrá-la de fato – caso em que, poderiam ser considerados microfilos verdadeiros. Estas formas são consideradas estágios intermediários entre os eixos totalmente áfilos das riniófitas e as folhas microfilas das licófitas. (HAO & BECK, 1993; STEWART & ROTHWELL, 1993; KENRICK & CRANE, 1997a).

Da mesma forma, os passos evolutivos intermediários da linhagem megáfila (Euphyllophytina) podem ser vistos nos variados padrões de pré-frondes desenvolvidos pelas trimerófitas. Assim, há pré-frondes onde todos os ramos laterais encontram-se áfilos e em dispostos em três dimensões, até casos em que os últimos ramos laterais encontram-se planados. As pré-frondes das trimerófitas são consideradas estágios filogenéticos intermediários entre os eixos áfilos de riniófitas e as folhas megáfilas de Euphyllophytina (HAO & BECK, 1993; STEWART & ROTHWELL, 1993; KENRICK & CRANE, 1997a).

A partir do Eodevoniano, uma nova irradiação adaptativa tem início, originando clados inéditos ou novos padrões morfológicos em clados pré-existentes. Embora o mesmo tenha ocorrido no Siluriano Superior, a magnitude deste evento no Devoniano Inferior é quantitativa e qualitativamente superior, tanto em termos taxonômicos, quanto ecológicos (BATEMAN *et al.*, 1998; GENSEL & EDWARDS, 2001). Estas inovações traduzem-se em nova Superdivisão briofítica (Bryomorpha) e novos clados riniofíticos (Plesion Rhyniophyta), zosterofíticos (Plesion *Zosterophyllum*

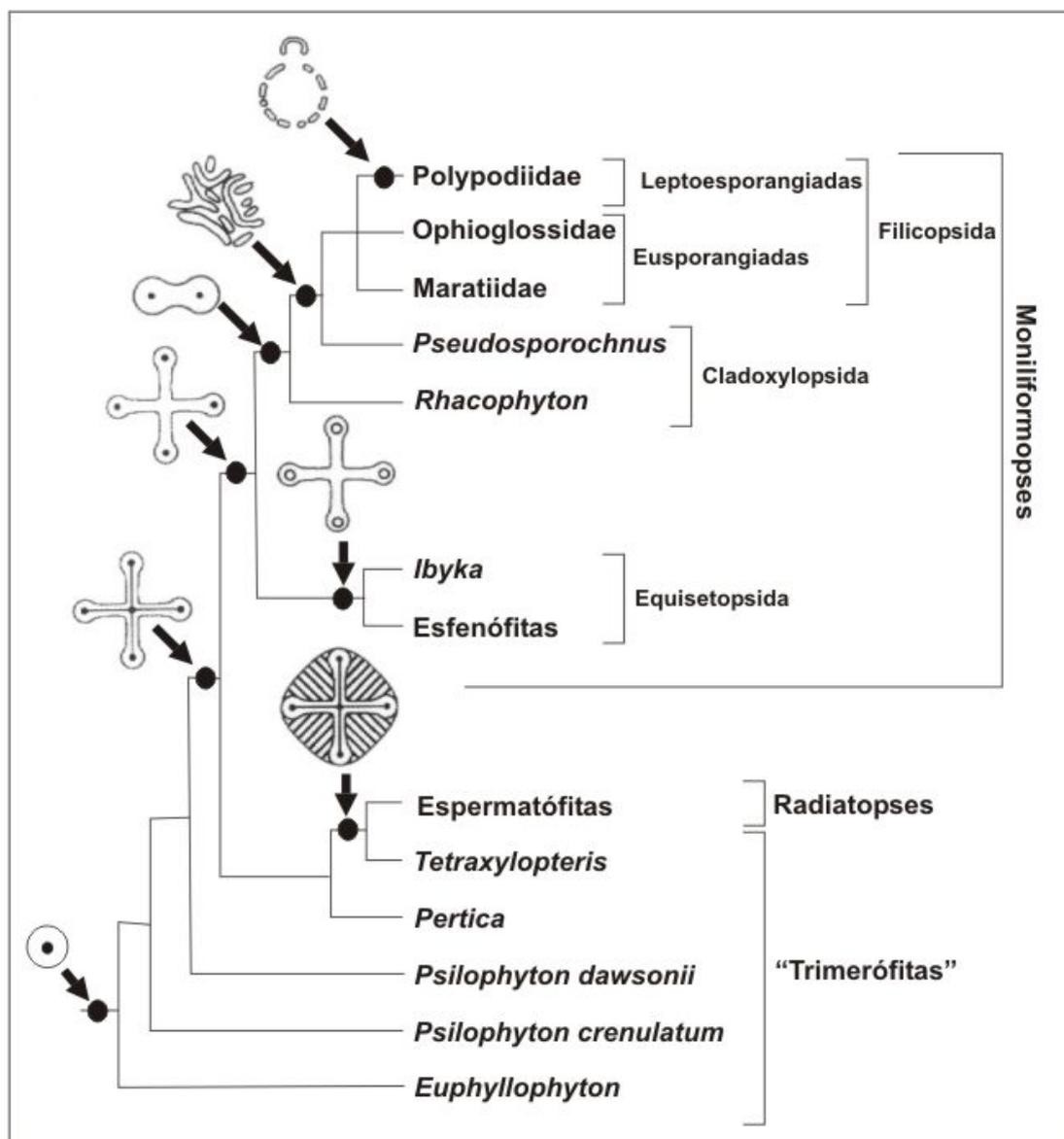
myretonianum) e trimerofíticos (Plesions *Pertica varia* e *Eophyllophyton bellum*), além de novas formas dentro do clados surgidos no Siluriano (KENRICK & CRANE, 1997a,b; BATEMAN *et al.*, 1998; GENSEL & EDWARDS, 2001).

O plesion *E. bellum* foi erigido para uma única espécie de trimerófito (homônima), em cuja descrição constam estruturas laterais planares e laminadas, consideradas como folhas megáfilas pelos autores que a descreveram (HAO & BECK, 1993), ou como protomegáfilas por outros (KENRICK & CRANE, 1997a,b). Dada a ausência de maiores explicações para esta segunda sugestão, *E. bellum* é considerada aqui uma planta megáfila, o que faz do Devoniano Inferior a época de estréia destas estruturas. Entretanto, tais megáfilos ocorriam somente ao longo do eixo principal, nunca nos ramos laterais, logo, *E. bellum* possuía megáfilos e pré-frondes áfilas e tridimensionais ao mesmo tempo (HAO & BECK, 1993).

Assim, embora o Devoniano Inferior já contasse com plantas microfiladas e megafiladas, não há qualquer registro de frondes verdadeiras, sugerindo que a planação e a concomitante laminação de pré-frondes necessitam mais passos evolutivos do que a vascularização de apêndices laterais laminados como as enações. De fato, inúmeras variações morfológicas em pré-frondes são registradas, aparentemente corroborando os modelos de evolução foliar, em que uma série filogenética de formas intermediárias precede o advento definitivo de frondes.

Durante o Mesodevoniano é possível reconhecer pelo menos duas grandes linhagens filogenéticas distintas dentro da Subdivisão Euphyllophytina, uma correspondente às plantas com crescimento secundário e outra correspondente às plantas sem crescimento secundário mas com protoxilema mesárquico confinado aos lobos dos feixes xilemáticos (Fig. 4). Esta primeira linhagem foi classificada como Infradivisão Radiatopses e a segunda como Infradivisão Moniliformopses (KENRICK & CRANE, 1997a).

FIGURA 4 – Relações cladísticas entre os grupos basais de Euphyllophytina e suas características anatômicas. Os círculos preenchidos e linhas pretas dos estelos representados correspondem ao protoxilema, os círculos vazados correspondem a lacunas protoxilemáticas. (Adaptado de Kenrick & Crane, 1997a).



Radiatopses englobam todas as plantas da Supercorte Lygnophytia, que, por sua vez, compreende os plesions progimnospérmicos Aneurophytales, Archaeopteridales e Protopityales e todas as plantas não progimnospérmicas da Corte Spermatophytata, ou seja, todas as plantas de crescimento secundário e produtoras de sementes (Quadro 1). Moniliformopses englobam as plantas da Classe Filicopsida (incluindo aí, as psilófitas), da Classe Equisetopsida, além de todas as pré-pteridófitas do Plesion Cladoxylophyceae, que subdivide-se nos plesions Zygopteridae, Cladoxyliidae e Stauropteridae (Quadro 1).

Os grupos progimnospérmicos e pré-pteridofíticos são consideradas basais dentro de Radiatopses e Moniliformopses, respectivamente (Fig. 4). No Mesodevoniano, apenas as progimnospermas dos plesions Archaeopteridales e Aneurophytales estavam presentes e, dentre as pré-pteridófitas, somente as do Plesion Cladoxyliidae (STEWART & ROTHWELL, 1993; TAYLOR & TAYLOR, 1993). Em termos morfológicos, todas apresentavam pré-frondes, ou seja, uma rede de ramos e sub-ramos laterais em três-dimensões, mas as de progimnospermas assemelhavam-se mais a frondes verdadeiras, já que possuíam folhas megáfilas. Porém, ao contrário das frondes verdadeiras, os megáfilos das progimnospermas se distribuíam helicoidalmente ao longo do ramo principal (PHILLIPS *et al.*, 1972).

A despeito disto, progimnospermas nunca desenvolveram frondes verdadeiras, ao contrário das pré-pteridófitas, que no Neodevoniano alcançaram tal condição com *Ellesmeris sphenopteroides*, do Plesion Zygopteridae (HILL *et al.*, 1997). Em Radiatopses, o primeiro registro efetivo de frondes provém das pteridospermas do Carbonífero Inferior, mas aceitando-se que todas possuem frondes, então os caules e estipes permineralizados do Plesion Calamopityaceae, do Neodevoniano, são provas indiretas de que Radiatopses alcançaram também tal condição durante esta época. Ainda assim, *E. sphenopteroides* é de andares ligeiramente mais antigos do que os destas pteridospermas, o que faz de Moniliformopses a primeira linhagem de Euphyllophyta a desenvolver frondes verdadeiras.

Este registro parece corroborar a suposição feita aqui de que, na evolução de frondes, a disposição dos ramos e sub-ramos laterais em um mesmo plano requer passos evolutivos mais complexos e difíceis de se alcançar do que o porte de estruturas laminadas e vascularizadas como os megáfilos. Se comparadas às Moniliformopses, talvez o pequeno atraso no desenvolvimento de frondes em Radiatopses deva-se ao fato de que estas possuem crescimento secundário, o que lhes confere um desenvolvimento anatômico ontogênica e filogeneticamente mais complexo.

4.2. EVOLUÇÃO FOLIAR: FASE PECOPTERÍDEA

Conforme descrito anteriormente, o Neodevoniano marca o surgimento paralelo das primeiras frondes verdadeiras (HAO & BECK, 1993; STEWART & ROTHWELL, 1993). Acredita-se que a seqüência filogenética que resultou na Corte Spermatophytata, envolve as trimerófitas do Plesion *Pertica varia*, as progimnospermas dos Plesions Aneurophytales e Archaeopteridales. Já a seqüência filogenética da Classe Filicopsida, envolve as trimerófitas do Plesion *Psilophyton dawsonii*, como grupo ancestral, e as pré-pteridófitas dos Plesions Cladoxyliidae e Zygopteridae, como grupo intermediário (KENRICK & CRANE, 1997a).

De acordo com estas seqüências, as frondes de pteridospermas são sinapomorfias e em pteridófitas simpliomorfias herdadas de seus ancestrais zigopterídeos. Dada a distância evolutiva entre os ancestrais comuns a Radiatopses e Moniliformopses, a origem de frondes em zigopterídeas e pteridospermas é indiscutivelmente um caso de convergência evolutiva. Talvez a independência filogenética entre estes dois grupos explique em parte a alta especificidade de tipos de frondes em relação a Radiatopses e Moniliformopses, ou seja, talvez explique o fato de que alguns padrões de frondes são exclusivos de uma ou de outra destas infradivisões.

Entretanto, há exceções, dentre as quais, o padrão pecopterídeo de fronde, que ocorre tanto em Moniliformopses quanto em Radiatopses. O primeiro registro de folhagens pecopterídeas data do Final do Eocarbonífero e referem-se tanto a fósseis de pteridófitas quanto de pteridospermas. Nas pteridófitas este tipo de fronde alcançou seu maior desenvolvimento taxonômico e ecológico, enquanto que, nas pteridospermas sua ocorrência está limitada a alguns poucos casos (GOTHAN, 1935; BOUREAU & DOUBINGER, 1975; ROTHWELL, 1975). Em função disto, pecopterídeas ainda são tomadas, por vezes, como sinônimo de pteridófitas (veja por exemplo, MEYEN, 1987).

A julgar somente pela ordem geocronológica com que apareceram no registro fóssil, o padrão pecopterídeo de fronde em pteridospermas e pteridófitas é um caracter sinapomórfico paralelo de cada um destes grupos, uma vez que não são encontrados em suas respectivas linhagens ancestrais.

Assim paralelismo não limitou-se a estes grupos, uma vez que, zigopterídeas (particularmente *Ankyropteris*) também apresentaram este tipo de fronde, porém, somente no Mesocarbonífero, ou seja, após pteridófitas e pteridospermas (EGGERT & TAYLOR, 1966).

Considerando-se o fato de que os ancestrais das pteridófitas radicam-se nas zigopterídeas, é possível que folhagens pecopterídeas tenham existido já em tais ancestrais, mas que não foram preservados. Neste caso, o desenvolvimento de frondes pecopterídeas em pteridófitas seria um carácter plesiomórfico herdado de seus ancestrais zigopterídeos, tal como frondes esfenopterídeas, por exemplo. Porém, isto são apenas conjecturas e não existem impedimentos à possibilidade de que, em Moniliformopses, folhagens pecopterídeas sejam convergências evolutivas de zigopterídeas e pteridófitas, ainda que aquelas sejam ancestrais destas. Assim, o mais provável atualmente é que as frondes pecopterídeas de pteridófitas tenham surgido de ancestrais zigopterídeos sem folhagens pecopterídeas e que a linhagem de zigopterídeas que desenvolveu frondes deste tipo não tenham deixado ancestrais pteridofíticos.

**5. CARÁTER TAXONÔMICO
E SISTEMÁTICO
DE PECOPTERÍDEAS**

Conforme se depreende do breve histórico evolutivo apresentado no capítulo anterior, frondes são estruturas surgidas paralelamente em distintos grupos vegetais. Em alguns casos, é possível reconhecer padrões de frondes exclusivos a um ou outro destes grupos, permitindo então, utilizá-los para fins taxonômicos. Porém, tal possibilidade torna-se inviável ao se tentar refinar a classificação e adentrar em níveis taxonômicos inferiores dentro de cada um destes grupos. Além disso, há tipos de frondes que são comuns a dois ou mais grupos. Assim, a presença de frondes não é um carácter diagnóstico confiável para classificação e sistematização das plantas que as desenvolveram.

Estas dificuldades são amplificadas em se tratando de frondes fósseis, pois a natureza fragmentar do registro paleontológico resulta sempre na escassez ou mesmo ausência de informações necessárias à classificação. Como na maioria das vezes não é possível acompanhar o desenvolvimento ontogenético do organismo fossilizado, a preservação de um estágio de vida nem sempre é garantia de conhecimento sobre os outros estágios. Da mesma forma, nem sempre é possível relacionar a um mesmo organismo, fósseis em diferentes estágios ontogenéticos encontrados isoladamente. Por fim, a detecção de caracteres importantes pode ser dificultada por peculiaridades inerente ao registro fóssil, tais como modo de preservação dos espécimes, a sobreposição de órgãos, etc.

É comum dois ou mais espécimes compartilharem um mesmíssimo padrão vegetativo e se distinguirem apenas pelo porte de diferentes estruturas reprodutivas. Dado que as estruturas reprodutivas possuem maior valor taxonômico e sistemático que estruturas vegetativas, na maioria das vezes, elas é que acabam determinando a classificação natural do espécime em questão. Na prática, isto acaba dificultando, ou mesmo impossibilitando, a classificação natural de espécimes fósseis quando estes não ocorrem associados as suas estruturas reprodutivas diagnósticas.

A fim de lidar com este problema, quando do manuseio de amostras que não possuam caracteres diagnósticos à classificação formal, uma classificação alternativa é empregada. Esta classificação recebe o nome de “Parataxonomia” em função do carácter artificial de seus grupos, os “Paratáxons”. O classificação dos parataxons obedece a dois sistemas distintos: um onde eles

são classificados como “morfoespécies” ou como “morfogêneros” e outro onde são classificados como “morfo-órgãos” (PFEFFERKORN *et al.*, 1971). Esta classificação é informal e não possibilita qualquer relação sistemática mais acurada e, assim sendo, não tem validade taxonômica (MEYEN, 1987), mas seu uso justifica-se frente à sua imensa importância em estudos bioestratigráficos, paleoecológicos e evolutivos.

No caso específico das frondes, NATHORST (*In* BOUREAU & DOUBINGER, 1975) criou o termo “*Pteridophylla*” (pteridófila) para os grupos de morfo-gêneros e morfo-espécies estéreis que apresentem padrão pteridofítico de folhagem, mas aos quais não se pode estabelecer com segurança quaisquer referências taxonômicas. Existem inúmeros tipos de pteridófilas (Fig. 5) e, para cada um destes, existem um ou mais tipos de estruturas reprodutivas associadas. Quando tais estruturas estiverem presentes, estas pteridófilas perdem sua designação estéril e passam a carregar um nome morfo-orgânico referente a estrutura reprodutiva em questão, ou um nome taxonômico natural a que puderem ser vinculadas, de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Botânica (doravante, CINB) (GREUTER *et al.*, 2001).

Fronde fósseis que estejam completamente estéreis não devem ser classificadas com o nome morfo-orgânico ou natural que tenham recebido quando, em outros exemplares, estavam associados a um determinado tipo de estrutura reprodutiva, pois este mesmo tipo estéril pode ocorrer associado a outro tipo de estrutura reprodutiva também e, por conseguinte, a outro nome morfo-orgânico ou natural.

Os principais morfo-gêneros de pteridófilas do Neopaleozóico são: *Alethopteris*, *Aneimites*, *Aphlebia*, *Alloiopteris*, *Callipteridium*, *Cardiopteridium*, *Charliea*, *Discopteris*, *Eremopteris*, *Eusphenopteris*, *Karinopteris*, *Ciclopteris*, *Kankakeea*, *Botrychiopsis*, *Linopteris*, *Lescuropteris*, *Lobopteris*, *Mariopteris*, *Lonchopteris*, *Megalopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Pecopteris*, *Rhodea*, *Sphenopteris*, *Spiropteris*, *Taeniopteris* e *Mixoneura* (TAYLOR & TAYLOR, 1993).

Destes morfo-gêneros, podemos citar *Aphlebia*, *Alloiopteris*, *Discopteris*, *Lobopteris* e *Spiropteris* como exclusivamente produzidos por

Pteridophyta. Já os morfo-gêneros *Pecopteris*, *Sphenopteris* e *Aphlebia* foram produzidos tanto por Pteridophyta como por Pteridospermales. *Mixoneura*, *Ciclopteris* e *Kankakeea* são morfo-gêneros para os quais desconhece-se suas afinidades botânicas. O restante dos morfo-gêneros desta lista pertencem exclusivamente às Pteridospermales, à exceção de *Taeniopteris* e *Chaliea*, que pode ser produzida também por algumas Cycadeoidales e Cycadeoidales (Tab. 1; Fig. 5).

FIGURA 5 – Principais tipos de pteridofilas do Neopaleozóico (adaptado de Taylor & Taylor, 1993)

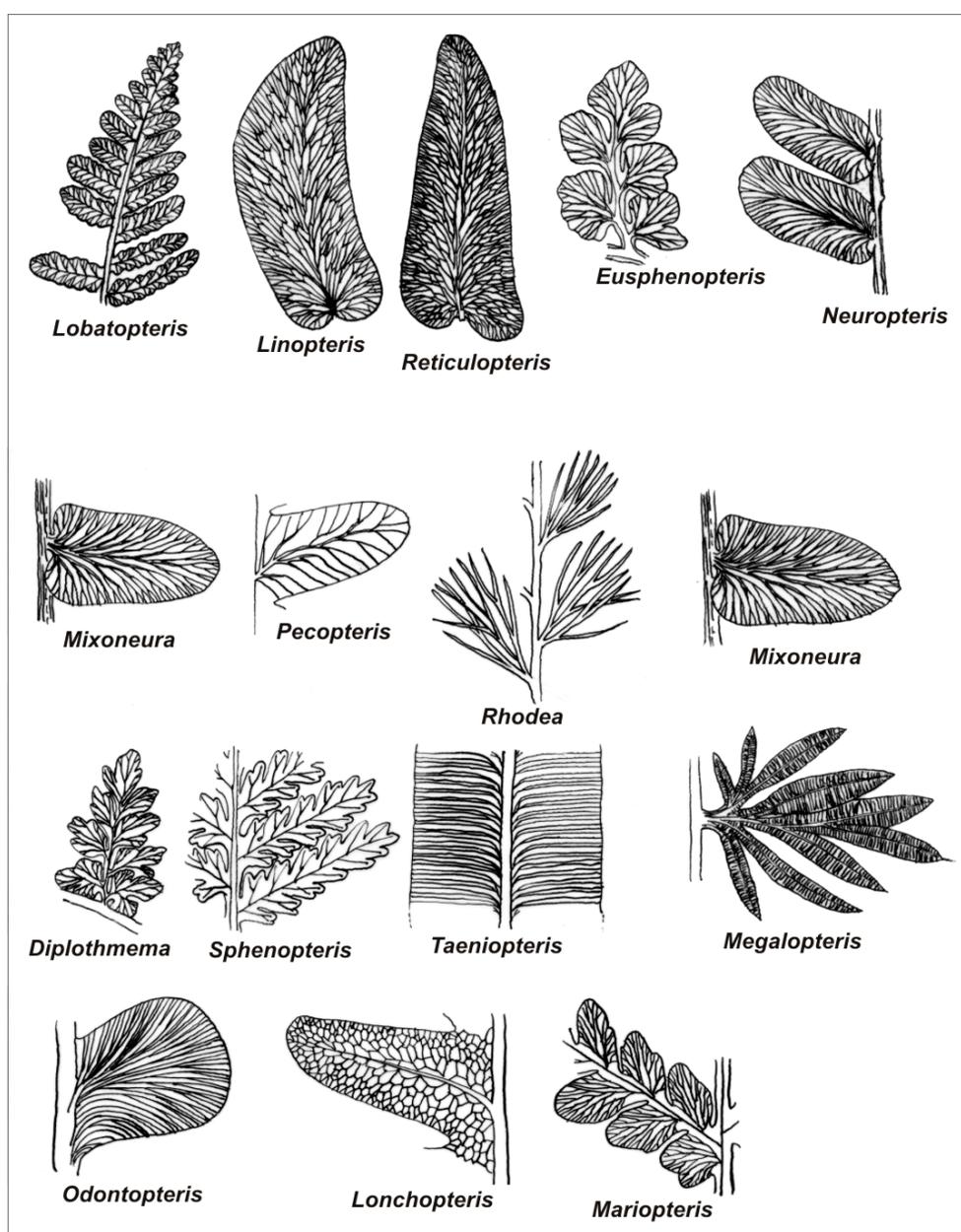


TABELA 1 – Principais tipos de pteridófilas ocorrentes no Neopaleozóico e os prováveis grupos que lhes deram origem (dados obtidos de TAYLOR & TAYLOR, 1993).

Pteridófilas	Pteridófitas	Pteridospermas	Cicas
<i>Alethopteris</i>		X	
<i>Alloiopteris</i>	X		
<i>Aneimites</i>		X	
<i>Aphlebia</i>	X	X	
<i>Botrychiopsis</i>		X	
<i>Callipteridium</i>		X	
<i>Cardiopteridium</i>		X	
<i>Charliea</i>		?	?
<i>Ciclopteris</i>	?	?	?
<i>Discopteris</i>	X		
<i>Eremopteris</i>		X	
<i>Eusphenopteris</i>		X	
<i>Kankakeea</i>	?	?	?
<i>Karinopteris</i>		X	
<i>Lescuropteris</i>		X	
<i>Linopteris</i>		X	
<i>Lobopteris</i>	X		
<i>Lonchopteris</i>		X	
<i>Mariopteris</i>		X	
<i>Megalopteris</i>		X	
<i>Mixoneura</i>	?	?	
<i>Neuropteris</i>		X	
<i>Odontopteris</i>		X	
<i>Pecopteris</i>	X	X	
<i>Rhodea</i>		X	
<i>Sphenopteris</i>	X	X	
<i>Spiropteris</i>	X		
<i>Taeniopteris</i>		X	X

5.1. Pecopterídeas e *Pecopteris* BRONGNIART, 1822

O estudo das pecopterídeas envolve vários esclarecimentos, a começar pela sua própria definição. O termo “pecopterídea” é empregado para denominar um grupo de folhagens, megáfilas, compostas, pinadas, de folíolos digitiformes e veia média única (Fig. 5). Como engloba folhagens em diferentes estágios de desenvolvimento (fértil ou estéril) e em distintas posições sistemáticas (desde gênero até divisões), este grupo é artificial, ou seja, não taxonômico.

Etimologicamente, o termo pecopterídea advém de *Pecopteris*, um grupo criado por BRONGNIART em 1822 (*in* BOUREAU & DOUBINGER, 1975) para designar toda a folhagem que se enquadrasse na seguinte diagnose:

“Fronde pinatífidas, bi ou tripinatífidas; pínulas aderidas à raque com bases iguais, ou dilatadas, ou fusionadas, ou, raramente, contraídas; veia média bastante notável, sem diminuir no ápice, nervuras laterais simples, bifurcadas uma ou duas vezes, raramente pinadas, nunca anastomosadas ou areoladas. Frutificações geralmente desconhecidas, quando aparente, marginal e contínua como em *Pteride*, ou pontiforme como em *Plypodiis*, *Aspidiis* e *Cyatheis*”.

[“*Frons pinnatifida, vel bi-tripinnatifida; pinnulis basi æquali vel dilatata rachi adnatis vel inter se unitis, rarissimè basi contractis, nervo médio valde notato, nec ápice evanescente, nervulis retiùsculis simplicibus, furcatis vel bi-furcatis, rarissimè pinnatis, nunquam anastomosantibus reticulatis vel areolatis. Fructificatio plerumque ignota, dum distinctè apparet, marginalis et continua ut in Pteride, vel punctiformis ut in Polypodiis, Aspidiis, et Cyatheis.*”](BRONGNIART, 1828).

Embora não tenha ocorrido nenhuma proposta formal de alterações e/ou emendas à diagnose de *Pecopteris* fornecida por Brongniart, diferentes redações para esta foram fornecidas sucessivamente e, de fato, a diagnose mais amplamente empregada e aceita atualmente é aquela fornecida por CORSIN (1951), a saber:

“Pínulas atadas à raque por toda a base, livres até a base da raque ou aderentes entre si por extensões mais ou menos amplas, com bordas laterais paralelas ou ligeiramente convergentes, arredondadas no ápice

(excepcionalmente agudas), a borda inferior pode ser decorrente, freqüentemente inteira mas às vezes lobada ou dentada, munidas de uma nervura mediana muito simples e proeminente, freqüentemente alcançando o ápice ou quase, nervuras laterais simples ou em grupos de dois ou três, excepcionalmente quatro. Frutificações dos tipos: *Senftenbergia* CORDA, *Asterotheca* PRESL, *Orthotheca* nov. nom. (=ex. *Danaeites* GÖPPERT), *Acitheca* SCHIMPER, *Ptychocarpus* WEIß, *Zeillera* KIDSTON pro parte e *Asterocarpus* ROST (in GERMAR).”

Conforme depreende-se das diagnoses apresentadas, *Pecopteris* foi erigido com base exclusivamente em caracteres vegetativos, pois não há qualquer descrição formal dos caracteres reprodutivos que podem ocorrer associados a tais folhagens, apenas meras citações de alguns tipos desenvolvidos por elas. Assim, sua aplicação limita-se a frondes estéreis, enquanto que o termo pecopterídea, embora advenha de *Pecopteris*, é aplicado também a frondes férteis.

A princípio, BRONGNIART (1822, in BOUREAU & DOUBINGER, 1975) estabeleceu que *Pecopteris* era tão somente um dos cinco padrões de folhagem e venação desenvolvidos pelo gênero *Filicites*, que tinha como espécie-tipo, *Filicites (Pecopteris) pennæformis*. Após, BRONGNIART (1828) desfez o gênero *Filicites* e promoveu cada um de seus antigos padrões a gêneros taxonômicos naturais. Esta posição genérica foi mantida mesmo após as sucessivas sugestões (informais) de alterações ou emendas na redação da diagnose de *Pecopteris*, porém, é difícil de se sustentar, ante seu preterimento a outros nomes quando as frondes encontram-se preservadas em estágio fértil.

Alternativamente, *Pecopteris* poderia ser considerado um nível taxonômico supragenérico, sob o qual estariam inclusos os gêneros erigidos com base nas estruturas reprodutivas que ocorrem associadas a este tipo de folhagem. A identidade pteridofítica das estruturas reprodutivas citadas nas diagnoses de BRONGNIART (1822) e CORSIN (1951), levou alguns autores a sugerirem de que *Pecopteris* seria uma família ou ordem da divisão Pteridophyta (CORSIN, 1951; BOUREAU & DOUBINGER, 1975). Porém, outros tipos de estruturas reprodutivas já foram encontradas associados a *Pecopteris*, incluindo sementes. Com isto, perdeu-se a identidade pteridofítica

deste tipo de folhagem e, também, a possibilidade de que *Pecopteris* fosse um nível supragenérico qualquer que englobasse todas as estruturas reprodutivas portadas por ele.

Assim, *Pecopteris* não pode ser considerado um gênero ou outro nível taxonômico formal qualquer, mas sim, um morfo-táxon de um sistema parataxonômico, ou seja, um grupo artificial cujos componentes não tem qualquer relação filogenética entre si e estão reunidos apenas por suas semelhanças morfológicas. A razão disto assenta-se nos seguintes artigos do CINB (GREUTER *et al.*, 2001):

Art. 1.2.:

“Taxons fósseis podem ser tratados como morfo-taxon. Um morfo-taxon é definido como um taxon fóssil ao qual, por motivos nomenclaturais, compreende somente partes, estágios de vida ou estágios preservacionais representados pelo tipo nomenclatural correspondente.”

Art. 11.7.:

“Por motivos de prioridade, nomes de taxons fósseis (exceto diatomáceas), competem somente com nomes baseados em um tipo fóssil representando a mesma parte, estágio de vida ou estado de preservação.”

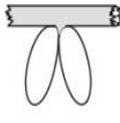
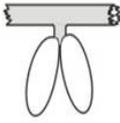
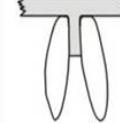
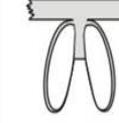
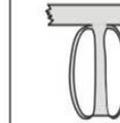
5.2. *Asterotheca* Presl, in Corda, 1845

Conforme BOUREAU (1970), o termo *Asterotheca* aparece pela primeira vez em 1845 na obra de CORDA e sua descrição é atribuída a uma reclassificação de formas férteis feita por PRESL, com base no material que GÖPPERT classificou (em 1836) como *Asterocarpus sternbergii*. Esta forma foi descrita como um gênero taxonômico natural, referente a formas pecopterídeas férteis, com 4 a 5 esporângios fusionados entre si mas de ápices livres, onde cada conjunto destes compõem um sinângio de simetria radial, que por sua vez, estão dispostos em duas fileiras de cada lado da nervura média de uma pínula.

Asterotheca é muito semelhante a *Scoleopteris* ZENKER (Fig. 6), o que, seguidamente, gera confusões ou mal-entendidos taxonômicos. A princípio, a diferença entre estas formas reside no fato de que, em *A.* os esporângios estão dispostos sobre um pequeno promontório da superfície foliar

formado por um agregado disforme de células, enquanto que, em *S.* os esporângios estão dispostos sobre pedúnculos (Fig. 6).

FIGURA 6 – Estruturas reprodutivas comumente encontradas associadas a frondes pecopterídeas, cuja aparência em vista transversal é virtualmente idêntica entre os distintos tipos mostrados. Notar que somente em vista longitudinal é possível distinguir suas diferenças. Esta última, só é possível em espécimes preservados como permineralizações.

	<i>Asterotheca</i>	<i>Scolecopteris</i>	<i>Chorionopteris</i>	<i>Acitheca</i>	<i>Cyathotrachus</i>	<i>Ptychocarpus</i>
Vista Transversal						
Vista Longitudinal						

Asterotheca é conhecido através de compressões-impressões e *Scolecopteris* é conhecido principalmente através de permineralizações. Isto levou à hipótese de que sinângios como os de *S.* seriam virtualmente idênticos aos de *A.* quando preservados em compressões-impressões, uma vez que o esmagamento de seus pedúnculos resultaria numa massa celular disforme sobre a superfície foliar. Assim, desapareceria a principal diferença aventada entre estas duas formas. Porém, já foram registrados sinângios de *S.* em espécimes preservados em compressão-impressão (PFEFFERKORN *et al.*, 1971), o que invalidaria tal hipótese.

A despeito disto, esta diferenciação entre *Asterotheca* e *Scolecopteris* não é muito segura, pois os espécimes em compressão-impressão deste último são casos isolados raríssimos e ainda discutidos. De fato, a diagnose de *S.* baseia-se em caracteres anatômicos que são impossíveis de se observar em espécimes preservados em compressão-impressão. Além disso, ainda que tais espécimes em compressão-impressão sejam mesmo atribuíveis a *S.*, isto não invalida o fato de que, há, sim, a possibilidade de que espécimes pedunculados venham a preservar-se como *A.* quando em compressão-impressão.

Em função disso, alguns autores já sugeriram a criação de um novo gênero que englobasse *Scolecopteris* e *Asterotheca*, ou mesmo a ampliação do

gênero *Asterotheca* (por ter precedência histórica) para abarcar também os espécimes de *Scolecoperis* preservados como compressão-impressão. Como demonstrou MILLAY (1979), estes subterfúgios não seriam nem um pouco práticos, muito menos informativos, pois a classificação de *Scolecoperis* é baseada principalmente nos caracteres anatômicos dos esporângios, visto que a preservação em permineralizações permite tal procedimento, mas não em *Asterotheca*.

Além disso, formas permineralizadas bastante distintas de *Scolecoperisi*, como *Acaulangium*, por exemplo, também poderiam ter a aparência de *Asterotheca* caso fossem preservadas como compressões-impressões. Assim, formas tão distintas quanto *Scolecoperis* e *Acaulangium*, passariam despercebidas caso fossem adotadas as sugestões citadas acima (MILLAY, 1979).

É provável que *Asterotheca* seja mesmo um tipo preservacional de estrutura reprodutiva, que, se preservado como permineralizações, por exemplo, resultaria em dois ou mais gêneros diferentes. O fato de que a identidade de *Asterotheca* ainda repousa no promontório disforme de células sobre a superfície foliar é um reconhecimento indireto desta possibilidade, uma vez que a existência de pedúnculos de *Acaulangium* e *Scolecoperis* são virtualmente impossíveis de se detectar em exemplares em compressão-impressão.

Face estas dificuldades, acatou-se aqui a sugestão dada por BOUREAU (1970) de manter a descrição de *Asterotheca* fornecida por KIDSTON (1924), a saber:

“Pinas férteis e estéreis semelhantes, o limbo das primeiras pode ser ligeiramente reduzido. Esporângios sem ânulus, ovóides, pontiagudos ou terminados por um ponto obtuso, reunidos por quatro ou cinco (raramente mais ou menos) ao redor de um receptáculo ligeiramente elevado, cada grupo formando um sinângio séssil habitualmente ereto na superfície do limbo. Pínulas estéreis oblongas, com ápice arredondado ou obtuso, unidas à base por toda sua largura ou ligeiramente estreita na base, livres ou mais ou menos reunidas entre elas. Uma só nervura penetra em cada pínula, e dela nascem desde nervuras simples até bífidas ou trífidas.”

Asterotheca foi considerado um gênero em função da estreita semelhança de seus sinângios com aqueles da Subclasse Marattiidae, bem como de suas respectivas características vegetativas. Análises cladísticas de dados morfológicos têm suportado *Psaronius* como um grupo natural de Marattiidae (HILL & CAMUS, 1986). Considerando-se as relações entre a “tríade” *Psaronius*, *Scolecopteris* e *Asterotheca* (STIDD, 1971), há aí uma incompatibilidade com as normas do CINB (GREUTER *et al.*, 2001), pois não pode haver três gêneros naturais para uma mesma planta. Assim, diferentemente do senso comum e da tradição paleobotânica, que o considera um gênero natural, *Asterotheca* será considerado aqui um morfo-órgão parataxonômico.

6. CONTEXTO GEOLÓGICO E ESTRATIGRÁFICO

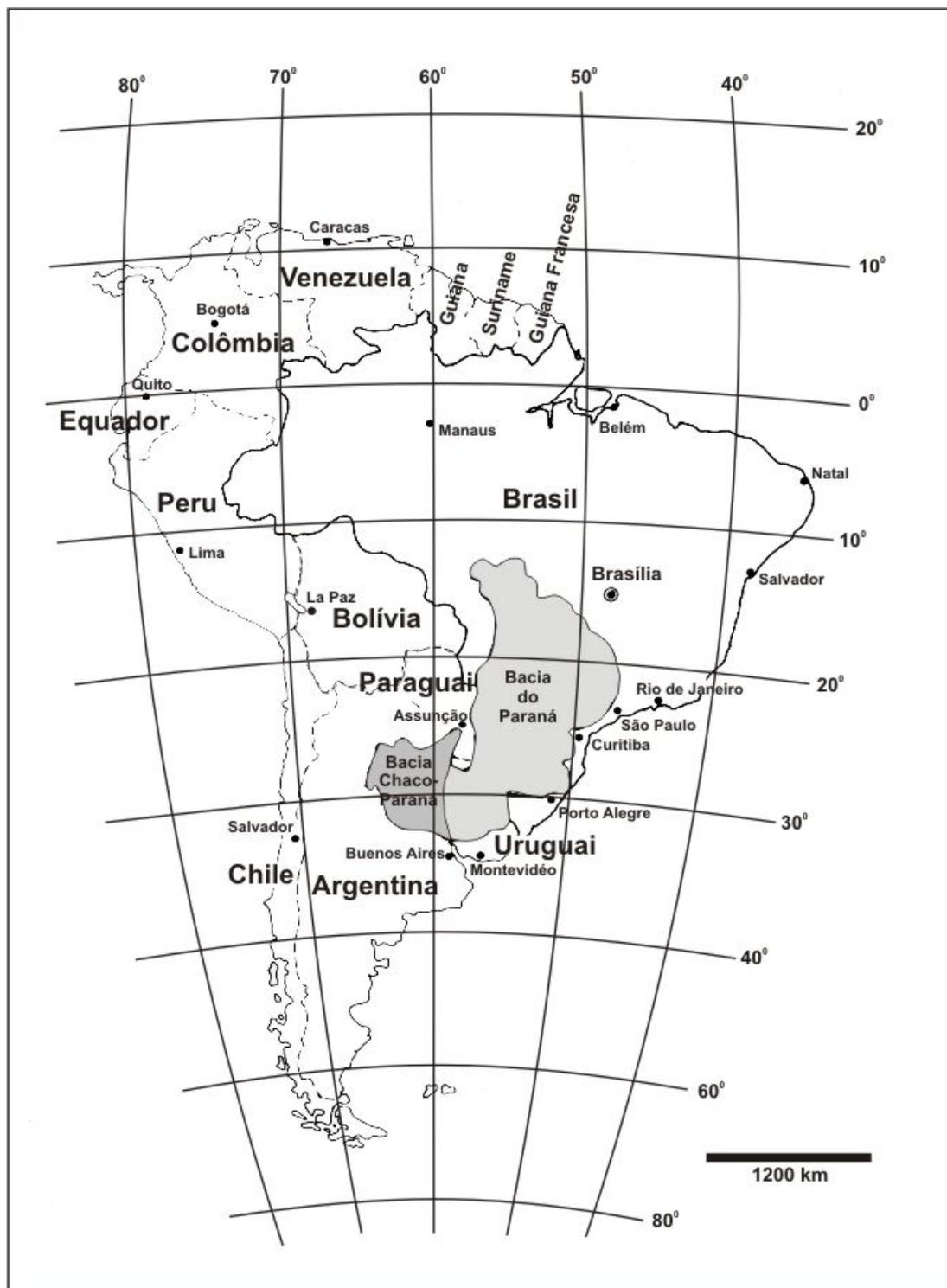
Neste capítulo serão descritos brevemente os contextos geológicos relacionados aos espécimes de amostras estudadas diretamente no Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DPE-IG-UFRGS). As amostras que foram analisadas em visitas às instituições onde encontram-se armazenadas não terão seus contextos geológicos descritos aqui, embora tenham entrado na discussão e comparação das formas descritas (de *Asterotheca piatnitzkyi* e *Pecopteris pedrasica* mais especificamente). Neste sentido, as amostras estudadas compreendem formas ocorrentes nas formações Rio Bonito e Rio do Rasto, da Bacia do Paraná, e nas formações Copacabana e Chutani, do Grupo Titicaca. Por fim, os perfis estratigráficos correspondentes às amostras cedidas por empréstimo de outras instituições serão descritos mais sucintamente, com base apenas na literatura disponível.

6.1. BACIA DO PARANÁ

A Bacia do Paraná é uma imensa bacia intracratônica da América do Sul, que abrangendo porções do centro-sul brasileiro, do sudeste paraguaio, do nordeste argentino e norte uruguaio, perfazendo uma área total de 1.700.000 km² de extensão (Mapa 4). Seu embasamento é composto por rochas ígneas e metamórficas relacionadas ao Ciclo Orogênico Brasileiro. Pelo menos dois terços de sua extensão no Brasil é capeada por espessos derrames de lava basáltica. De acordo com as datações radiométricas disponíveis, seu embasamento possui idades entre 700 e 450 Ma e os basaltos entre 160 e 100 Ma (ROCHA-CAMPOS *et al.*, 1988; QUINTAS *et al.*, 1997), o que situa o conjunto sedimentar da bacia no intervalo Ordoviciano - Cretáceo.

A sequência litoestratigráfica da bacia (Quadro 2) é predominantemente siliciclástica, com depósitos carbonáticos ocorrendo restritamente em sua porção norte e apenas durante o Permiano (ZALÁN *et al.*, 1990). Seu preenchimento sedimentar tem origem com os eventos relacionados à formação do próprio Gondvana, após o término do Ciclo Brasileiro e a concomitante estabilização da Plataforma Sul-Americana. Inicialmente, a bacia configurava-se como um golfo aberto e suscetível a incursões do Panthalassa.

MAPA 4 – Localização da Bacia do Paraná na América do Sul. (Conforme Gabaglia & Milani, 1991).



QUADRO 2 – Coluna Estratigráfica da Bacia do Paraná. As unidades litoestratigráficas com conteúdo pecopterídeo aqui estudado estão ressaltadas em cinza claro (Fonte: CPRM).

Cronoest.	LITOESTRATIGRAFIA							
	RIO GRANDE DO SUL	SANTA CATARINA	PARANÁ	SÃO PAULO				
Quat.	Barreiras, Terraços Aluviões	Barreiras, Terraços Aluviões	Qha	Qha				
Terc.	Associação litológica primária	Associação litológica primária	Tqi	Tqi	Fm. Rio Claro			
Cret.	Gr. Bauru			Fm. Marília				
Juro-Cretáceo	Gr. São Bento	Fm. Serra Geral	Fm. Serra Geral	Fm. Serra Geral	Fm. Serra Geral			
		Fm. Botucatu	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu	Fm. Botucatu			
Triás.		Mb. Sta. Maria	Fm. Pirambóia					
Permiano	Gr. Passa Dois	Fm. Rio do Rasto	Mb. MorroPelado	Fm. Rio do Rasto	Mb. Morro Pelado	Fm. Rio do Rasto	Mb. Serrinha	Fm. Corumbataí
			Mb. Serrinha		Mb. Serrinha			
		Fm. Teresina	Fm. Estrada Nova	Fm. Teresina	Fm. Teresina			
		Fm. Serra Alta	Fm. Serra Alta					
		Fm. Irati	Mb. Assistência		Mb. Taquaral			
	Gr. Guatá	Fm. Palermo	Fm. Palermo	Fm. Palermo				
		Fm. Rio Bonito	Fm. Rio Bonito	Mb. Siderópolis	Fm. Rio Bonito	Mb. Paraguaçu	Fm. Tatuí	
				Mb. Paraguaçu		Mb. Triunfo		
	Carb. Sup.	Gr. Itararé	Fm. Rio do Sul	Fm. Rio do Sul	Fm. Rio do Sul	Fm. Aquidauana		
				Fm. Mafra	Fm. Mafra			
			Fm. Campo do Tenente	Fm. Campo do Tenente				
			Fm. Ponta Grossa	Fm. Ponta Grossa				
Devoniano	Gr. Paraná	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas	Fm. Furnas			
		Embasamento Pré-Gondwânico						

Com o passar do tempo, a bacia foi sendo progressivamente fechada e interiorizada, até ser completamente colmatada e ficar totalmente isolada da influência marinha, entre o Permiano e o Triássico. Durante esta fase, extensos campos de dunas eólicas desenvolveram-se na área da bacia, apenas eventualmente interrompidos por oásis mais úmidos. Os eventos sedimentares finais relacionam-se aos volumosos derrames de lava que cobriram as seqüências subjacentes, durante o Juro-cretáceo, e ao posterior preenchimento areno-conglomerático das depressões endurecidas destas camadas basálticas, durante o Cretáceo (MILANI *et al.*, 1994).

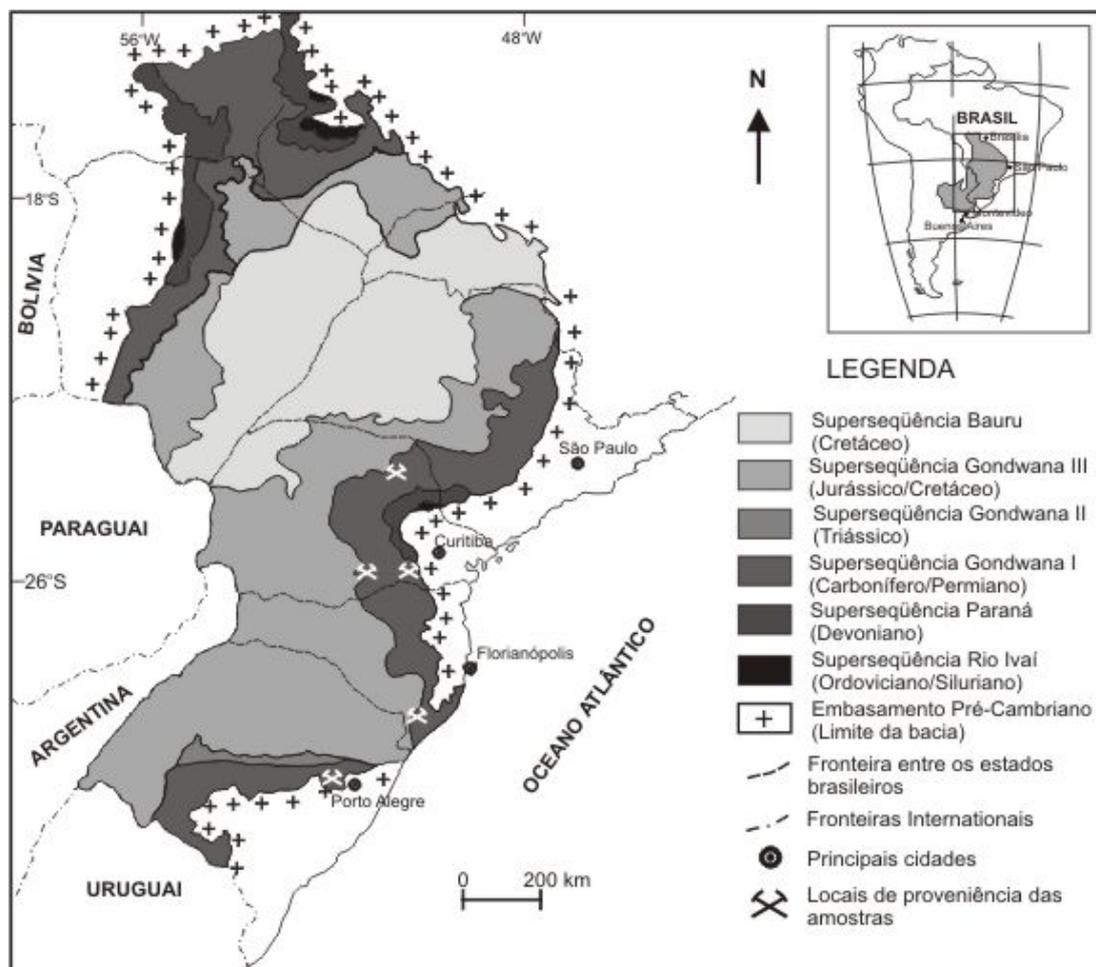
Esta seqüência deposicional não foi contínua, uma vez que expressivos hiatos deposicionais são registrados. Estes hiatos estão relacionados a eventos orogênicos na borda oeste e à fase rift mesozóica de formação do Atlântico Sul (MILANI *et al.*, 1994). Como resultado destas quebras deposicionais, existem expressivas discordâncias regionais que permitem identificar, pelo menos, seis unidades aloestratigráficas, ou super-seqüências deposicionais de segunda ordem (MAPA 5), a saber: Rio Ivaí (siluro-ordoviciano), Paraná (devoniano), Gondvana I (permo-carbonífero), Gondvana II (triássico), Gondvana III (juro-eocretáceo) e Bauru (neocretáceo).

O presente estudo centra-se na super-seqüência Gondvana I, caracterizada por sedimentos típicos de ambientes deposicionais marinhos, transicionais e continentais (MILANI *et al.*, 1994). Esta super-seqüência tem origem no Westfaliano, após um longo hiato deposicional causado por instabilidades tectônicas e climáticas relacionadas à Orogenia Eoherciniana. Seu início está intimamente relacionado ao degelo dos glaciares que preencheram a bacia durante o Eocarbonífero e aos intensos afluxos sedimentares resultantes (MILANI & RAMOS, 1998). Durante este intervalo de tempo, a bacia adquiriu um caráter essencialmente intracratônico, com efetivo isolamento no interior continental, culminando em amplos campos de dunas no Triássico (MILANI *et al.*, 1998).

O pacote sedimentar decorrente dos processos deposicionais da super-seqüência Gondvana I está relacionada às seguintes unidades litoestratigráficas: Grupo Itararé, inferior, Grupo Guatá, médio, e Grupo Passa Dois, superior. Até o presente momento, pecopterídeos só são encontradas em

estratos incluídos nos grupos Guatá (na Formação Rio Bonito) e Passa Dois (na Formação Rio do Rasto), ou seja, durante o período de melhoramento climático, com concomitante degelo e subida do nível do mar.

MAPA 5 –Superseqüências da Bacia do Paraná com os locais de proveniência das amostras aqui estudadas indicadas. (Adaptado de SOUZA & MARQUES-TOIGO, 2003)



6.1.1. GRUPO GUATÁ

O Grupo Guatá (Quadro 2) constitui-se numa quebra no padrão litoestratigráfico glaciogênico do Grupo Itararé, subjacente, marcando também, uma importante fase de rearranjo na geometria da bacia. Esta fase é refletida na inibição das zonas de falhas NO-SE e ativação das NE-SO, que exerceram um profundo controle sobre as jazidas de carvão ocorrentes no grupo (ZALÁN *et al.*, 1990; MILANI & RAMOS, 1998). O grupo foi depositado em ciclos transgressivos (MILANI *et al.*, 1994) que resultaram num predomínio de siltitos cinzas, esverdeados, e de arenitos com intercalações de

camadas de carvão e folhelhos carbonosos (SCHNEIDER *et al.*, 1974). Em termos litoestratigráficos, o grupo está representado, em ordem ascendente, pelas formações Rio Bonito, Palermo, parcialmente correlatas às formações Dourados e Tatuí, do norte da bacia (SCHNEIDER *et al.*, 1974; MILANI *et al.*, 1994). No grupo, pectopterídeas só foram encontradas na Formação Rio Bonito.

6.1.1.1. Formação Rio Bonito

A Formação Rio Bonito (Quadro 2) constitui-se basicamente de sedimentos areníticos de lobos deltáicos e planícies costeiras depositados sobre o mar epicontinental Itararé (ZALÁN *et al.*, 1990, HOLZ, 1998, 1999). Esta constituição marca um período de retrogradação da bacia, embora o Grupo Guatá, como um todo, seja considerado um período de transgressão marinha. Tal retrogradação é consequência do soerguimento da borda oeste da bacia, em função da Orogenia Tardiherciniana (ZALÁN *et al.*, 1990). A formação limita-se, na base, com o Grupo Itararé e, no topo, com a Formação Palermo. A natureza destes contatos, inicialmente acreditada como concordante (SCHNEIDER *et al.*, 1974), tem sido discutida à luz de novos dados (HOLZ, 1998, 1999).

Em termos litológicos, sua base é composta predominantemente de pacotes arenosos esbranquiçados com estratificação cruzada, planar e acanalada, com pequenas intercalações de sedimentos mais finos e carvões. Sua porção média é composta predominantemente por siltitos e folhelhos cinzas, com laminação cruzada. Sua porção superior é composta de arenitos finos de cor cinza escuro, intercalados com argilitos, folhelhos carbonosos e, localmente, carvão. Nesta porção são comuns estruturas como laminações plano-paralelas ou onduladas, associadas ou não a estratificações cruzadas de pequeno porte (SCHNEIDER *et al.*, 1974). Pelo menos quatro associações de fácies tem sido identificadas nesta formação: fácies flúvio-deltáicas, lagunares, costeiras e costeiras de supra-maré (HOLZ, 1998, 1999).

Em termos paleontológicos, ocorrem restos vegetais nos ambientes de maior influência terrestre, moluscos, braquiópodes e equinodermas nos ambientes de influência marinha e palinomorfos, em ambos ambientes (SCHNEIDER *et al.*, 1974). Por seu conteúdo fóssil, a Formação Rio Bonito

foi considerada como Eopermiana, mais especificamente, como Sakmariana-Kunguriana (DAEMON & QUADROS, 1969; RÖSLER, 1978).

Entretanto, datações absolutas realizadas com os zircões presentes nas cinzas vulcânicas dos carvões de Candiota (RS, Brasil) revelaram idades aproximadas de $267,1 \pm 3,4$ Ma (MATOS *et al.*, 2001). À época em que realizaram este estudo, MATOS *et al.* (2001) situaram a unidade no Artinskiano, porém, conforme a atual Carta Estratigráfica Internacional (Anexo 1), esta data situaria a Formação rio Bonito no estágio Wordiano, da época Guadalupiana (Mesopermiano).

Esta idade, porém, é muito discutida, uma vez que há discrepâncias consideráveis com as datações radiométricas de unidades correlatas de bacias vizinhas. Há um nítido conflito entre as idades obtidas para, respectivamente, a Formação Rio Bonito, na Bacia do Paraná e para a Formação Collingham, na Bacia Karoo (África) cuja datação dos zircões, resultou na idade de aproximadamente 270 ± 1 Ma (STOLLHOFEN *et al.*, 2000). A julgar por esta data, a Formação Collingham seria ligeiramente mais antiga do que a Formação Rio Bonito. Porém, a Formação Collingham sobrejz a Formação Whitehill, que é um datum stratigráfico para a Bacia Karoo, equivalente lateralmente à Formação Irati, na Bacia do Paraná. Como a Formação Rio Bonito subjz a Formação Irati, tendo ainda a Formação Palermo como unidade intermediária, então ela é muito mais antiga do que a Formação Irati e sua correlata africana, a Formação Collingham.

Por estas razões, os resultados de tais datações não serão considerados aqui como elementos indicadores da idade da Formação Rio Bonito, mas sim o empilhamento vertical das unidades associadas e seus respectivos conteúdos fossilíferos, discutidos a seguir, quando da descrição do afloramento do Morro do Papaléo (em cujos níveis foram coletadas pecopterídeas tratadas aqui).

6.1.1.1.1. Afloramento Morro do Papaléo – Mariana Pimentel

De acordo com CAZZULO-KLEPZIG *et al.* (1980) - que então enquadravam o afloramento no Grupo Itararé - o pacote sedimentar correspondente atualmente à base do afloramento Morro do Papaléo (Fig. 7) apresenta aproximadamente 3m de seqüências siltico-arenosas, esbranquiçadas, com estratificação tabular delgada, podendo ser também

maciças ou apresentar estruturas internas como marcas onduladas ou laminação plano-paralela. Estas seqüências são consideradas como de ambiente lacustre de águas rasas. Equisetales (*Phyllothea indica* e *Paracalamites australis*) são os macrofósseis vegetais mais abundantes nos níveis basais do Morro do Papaléo. Ocorrem também nestes níveis: *Glossopteris indica*, *Gangamopteris obovata*, *G. angustifolia*, *G. buriadica*, *Noeggerathiopsis hislopi*, *Samaropsis seisasi*, *Cornucarpus patagonicus*, *Buriadia heterophylla*, *Ginkgophyllum cricumenses*, *Cordaites hislopi*. No topo deste pacote existe uma camada de 0,5 m de pelitos carbonosos.

Logo acima dos pelitos carbonosos ocorre uma fina camada (0,25m) de conglomerados, cuja superfície de contato com a precedente apresenta marcas onduladas. Justapostos a estes conglomerados existe um pacote com aproximadamente 5,5 m de corpos lenticulares, formados por arenitos grossos a médios, conglomerático na base e que, secundariamente, apresentam estratificação cruzada de baixo ângulo e intraclastos pelíticos junto à base. Finas camadas de siltito argiloso encontram-se contidas grandes lentes de arenito. Estas camadas são interpretadas por BURJACK *et al.* (1982) como proveniente de depósitos de barra, formados em ambiente fluvial.

Acima desta seqüência, é descrito por BURJACK *et al.* (1982) um pacote de silte de aproximadamente 2m, apresentando, internamente, laminação plano-paralela e camadas bastante delgadas, sendo que as mais finas ocorrem na interface argila-silte. O ambiente deposicional gerador destes sedimentos provavelmente era o de planícies de inundação dentro de um sistema fluvial. Estas últimas camadas correspondem aos níveis onde o material para o presente estudo foi coletado.

VIEIRA & IANNUZZI (2000b) discutem as implicações estratigráficas e paleoambientais relacionadas a presença de *Brasilodendron*, *Pecopteris* e *Asterotheca* em seqüências do topo do afloramento. Segundo os autores, além da Subzona *Phyllothea indica* da Zona *Botrychiopsis plantiana*, é possível identificar também a Zona *Glossopteris/Rhodeopteridium* do zoneamento proposto por GUERRA-SOMMER & CAZZULO-KLEPZIG (1993). Estabeleceram também, correlação com a Tafoflora B proposta por RÖSLER (1978). De acordo com dados palinológicos ainda inéditos de SOUZA (*inf.*

verb.), a seqüência aflorante corresponde à Subzona *Protohaploxipinus goraiensis* da Zona *Vittatina costabilis* de SOUZA & MARQUES-TOIGO (2003).

IANNUZZI *et al.* (2003) desenvolveram estudos bioestratigráficos e paleoecológicos detalhados da seqüência aflorante, estabelecendo uma reavaliação do zoneamento proposto por GUERRA-SOMMER & CAZZULO-KLEPZIG (1993). De acordo com estes autores, o nível de onde procedem as pecopterídeas aqui estudadas correspondem ao topo da seqüência III, que está relacionada a depósitos de um ambiente fluvial entrelaçado. Essa associação foi incluída na Zona *Glossopteris/Rhodeopteridium*. A paleocomunidade mesófila assinalada para este local estaria dominada por vegetais lenhosos relacionados às cordaitales e rodeopterídeas.

6.1.1.1.2. Afloramento São João do Triunfo

O afloramento consiste de corte de estrada, entre Palmeira e São João do Triunfo, a aproximadamente 8 Km desta última. A seção consiste numa seqüência de camadas silticas intercaladas a arenitos finos e médios (Fig. 7). Na base da seqüência encontram-se arenitos de granulação média, estratificado perfazendo mais ou menos 20 cm de espessura. Acima, ocorre uma camada de argilito carbonoso, cinza escuro na base e cinza rosado no restante, com aproximadamente um metro de espessura, na qual estão intercaladas poucas lentes milimétricas de carvões. Por fim, ocorre uma camada de mais ou menos 80 cm de espessura, de arenito fino, com matriz argilosa. Os níveis fossilíferos com pecopterídeas correspondem a camada de argilito carbonoso referida. Além das pecopterídeas, são comuns nestes níveis, *Lycopodiopsis pedroanus*, *Sphenophyllum brasiliensis*, *Annularia readi*, *A. occidentalis*, *Paracalamites australis* e *Glossopteris communis*. Estes níveis foram interpretados como depósitos de ambiente flúvio deltáico (RÖSLER, 1972).

6.1.2. Grupo Passa Dois

Este grupo (Quadro 2) representa um grande ciclo transgressivo-regressivo, refletido no estabelecimento inicial de um mar hipersalino restrito, com golfos e baías de profundidade e salinidade variáveis, bem como no posterior afogamento e progradação por sedimentos siliclásticos deste sistema, Carlos Eduardo Lucas Vieira - Frondes Pecopterídeas do Neopaleozóico da América do Sul

quando da progressiva continentalização da bacia (MILANI *et al.*, 1994). Estes eventos estão associados à Orogenia Sanrafaélica, que renovou o ciclo de subsidência da bacia (MILANI & RAMOS, 1998) e, posteriormente, a uma fase de quiescência tectônica, que estabilizou a plataforma e permitiu a regressão do mar epicontinental que a preenchia (ZALÁN *et al.*, 1990). Por fim, o grupo tem sua sedimentação inibida por eventos erosivos relacionados à Orogenia La Ventana (MILANI *et al.*, 1994).

Em termos litoestratigráficos, a base do grupo caracteriza-se por folhelhos e argilitos cinza escuros com calcário associados, correspondentes à Formação Irati. Em sua porção média, inicialmente predominam argilitos, folhelhos e siltitos cinza escuros a pretos, fraturas conchoidais, lentes e concreções calcíferas e, posteriormente, uma alternância entre argilitos e folhelhos com siltitos e arenitos finos, por vezes capeados por calcários, oolíticos ou não, e coquinas. Na porção superior, predominam argilitos, siltitos e arenitos finos (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

Em ordem ascendente, o Grupo Passa Dois está representado na porção meridional da Bacia do Paraná pelas formações Irati, Serra Alta e Teresina, na porção sul pela Formação Rio do Rasto e, correlacionáveis a estas três últimas unidades, pela Formação Corumbataí, na porção norte da mesma (SCHNEIDER *et al.*, 1974; MILANI *et al.*, 1994).

6.1.2.1. Formação Rio do Rasto

A Formação Rio do Rasto constitui-se na unidade litoestratigráfica superior do Grupo Passa Dois é subdividida nos membros Serrinha, na base, e Morro Pelado, no topo (Quadro 2). Em termos litológicos, caracteriza-se por ser de sedimentação essencialmente clástica, com predomínio de arenitos finos, siltitos e folhelhos arroxeados (MILANI *et al.*, 1994). Dentre as estruturas sedimentares presentes, destacam-se as estratificações acanaladas, laminações cruzadas e paralelas, arenitos com formas lenticulares ou sigmoidais de bases erosivas (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

Esta sucessão litológica tem início com a progressiva continentalização do mar existente anteriormente, tornando-o cada vez mais raso e fechado (MILANI *et al.*, 1994). Este processo tem origem com o avanço de sedimentação flúvio-lacustre na borda oeste da bacia, cujo caráter gradual

pode ser visto nas oscilações no nível de base e influências de ondas de tempestade. A continuidade deste processo de continentalização resulta em depósitos de desembocadura nos lagos e, por fim, em inédita e progressiva deposição eólica (ROHN *et al.*, 1997a).

Existe ainda uma discussão se a idade da Formação Rio do Rasto está limitada ao Neopermiano, ou se seu topo pode ser também Eotriássico. A despeito disto, cresce um consenso acerca de identidade puramente Neopermiana à formação, conforme proposto por ROHN & LAVINA (1993). Tal proposição assenta-se na ocorrência de tetrápodes, conchostráceos, pelecípodos e restos vegetais ocorrentes na formação que são desconhecidos em associações Eotriássicas (ROHN & LAVINA, 1993).

Adicionalmente, os autores argumentam que a transição litoestratigráfica da Formação Teresina para a Formação Rio do Rasto é marcada por uma transição paleoambiental para ambientes francamente límnicos e mais úmidos que, por sua vez, foi acompanhada por uma transição bioestratigráfica em que a Assembléia *Pinzonella neotropica* foi substituída pela Assembléia *Leinzia similis* além do florescimento de conchostráceos e glossopterídeas, todos eventos típicos do Neopermiano.

O conteúdo fitofossilífero da formação pode ser assinalado à Taoflora E da Bacia do Paraná (RÖSLER, 1978), tida como Guadalupiana-Lupingiana (ROHN & RÖSLER, 2000). Recentemente, foram propostas três fitozonas para o Neopermiano da Bacia do Paraná, em ordem ascendente, fitozonas *Lycopodiopsis derbyi*, *Sphenophyllum paranaense* e *Schizoneura gondwanaensis*, estas duas últimas englobando os estratos correspondentes à Formação Rio do Rasto. Em termos palinológicos, seus níveis pertencem à Zona de Intervalo *Lueckisporites virkkiae* (SOUZA & MARQUES-TOIGO, 2003).

6.1.2.1.1. Membro Serrinha

Este membro (Quadro 2) caracteriza-se por siltitos esverdeados a arroxeados com intercalações de argilitos, arenitos finos contínuos e bancos carbonáticos, por vezes oolíticos. Como estruturas típicas, ocorrem estratificações cruzadas de pequeno porte, laminação cruzada e ondulada nos arenitos e laminação plano-paralela, ondeada e estruturas flaser nas camadas

siltico-argilosas. Esta seqüência é interpretada como avanços de sedimentos clásticos de planície costeira sobre depósitos de planície de maré (SCHNEIDER *et al.*, 1974) resultantes de paleoambientes lacustres mais úmidos, com influência de ondas e tempestades e grande aporte fluvial (ROHN *et al.*, 1997a). São comuns nestes níveis, restos fósseis relativos a pelecípodos, conchostráceos, fitofósseis e palinomorfos (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

6.1.2.1.1.1. Afloramento AF/GP 197

Estas afloramento localcário-se no Km 103,7 da rodovia BR 373, no Paraná. A seqüência sedimentar caracteriza-se pela intercalação de siltitos finos e argilitos finamente laminados com tempestitos carbonáticos alóctones, de estratificação cruzada (Fig. 8). Os siltitos e argilitos frequentemente apresentam bioturbação e marcas de ondas. Os tempestitos apresentam, frequentemente, oolitos ou coquinas. Associados às pecopterídeas, os principais fósseis de plantas encontrados são *Lycopodiopsis derbyi*, *Paracalamites*, *Glossopteris* spp. Ocorrem associados também, fósseis de pelecípodos da assembléia *Pinzonella neotropica*. Esta tafoflora foi interpretada como tendo sido depositada em paleoambiente lacustre raso, com rios desembocando em mar interior raso. O clima predominante era relativamente úmido (ROHN *et al.*, 1997b).

6.1.2.1.2. Membro Morro Pelado

Este membro (Quadro 2) caracteriza-se por uma litologia predominantemente composta por argilitos e siltitos vermelhos com estratificação plano-paralela intercalados a corpos arenosos lenticulares, de base plana e estratificação cruzada acanalada. Esta seqüência é tida como resultante de depósitos de desembocadura nos lagos, como lobos de suspensão, em função de rápidas e volumosas descargas de sedimentos após chuvas torrenciais (ROHN *et al.*, 1997a). São comuns nestes níveis, restos fósseis relativos a conchostráceos e plantas, bem como anfíbios labirintodontes (SCHNEIDER *et al.*, 1974).

6.1.2.1.2.1. Afloramento Cândido de Abreu (Km 32,2 - PR 239)

Esta seqüência é caracterizada por intercalações entre siltitos e argilitos finamente laminados com arenitos finos (Fig. 8). Nos argilitos e siltitos, são comuns marcas de ondas e ritmitos com estratificação cruzada cavalgante

(*climbing ripples*). Os arenitos finos frequentemente apresentam estratificação cruzada e estruturas hummocky ou podem apresentar-se com geometria lobada e laminação cruzada cavalgante. Em direção ao topo da seção aflorante, são comuns arenitos finos de laminação cruzada, relativos a dunas eólica. Associados às pecopterídeas foram encontrados plantas como *Sphenophyllum paranaense*, *Schizoneura gondwanensis*, *Paracalamites* sp. e *Glossopteris* sp. Ocorrem associados também, conchostráceos, pelecípodos da assembléia *Leinzia simillis* e assembleia *Palaeomutela platinensis*, além de vertebrados (anfíbios, peixes, *Endothiodon*). Esta tafoflora foi interpretada como tendo sido depositada em paleoambiente com maior contribuição sedimentar eólica e relativamente mais árido. Neste contexto, os depósitos de desembocadura nos lagos representariam eventos de rápida sedimentação após chuvas torrenciais (ROHN *et al.* 1997c).

6.1.2.1.2.2. Afloramento Serra dos Doze

Este afloramento caracteriza-se pela intercalação entre argilitos avermelhados, com estratificação plano-paralela, e arenitos tabulares ou lenticulares, por vezes com gretas de contração associadas (Fig. 9). Junto com as pecopterídeas, foram encontrados plantas como *Paracalamites australis*, *Sphenopteris alata*, *Noeggerathiopsis hislopi*, *Glossopteris indica* e *Schizoneura paradoxa*, além de conchostráceos. Estes níveis tem sido interpretados como evidência de planície aluvial inundada por rios meandrantés (CAZZULO-KLEPZIG, 1978).

FIGURA 7 - Perfis de afloramentos Eopermianos com conteúdo pecopterídeo. **A.** Perfil do Morro do Papaléo, Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul, Brasil (Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná). O nível de coleta das amostras aqui estudadas está indicado por uma seta. (Conforme IANNUZZI *et al.*, 2003). **B.** Perfil de São João do Triunfo, Paraná, Brasil (Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná). O nível de coleta das amostras aqui estudadas está indicado por uma seta. (Conforme ROSLER, 1972). **C.** Perfil do afloramento de Appillapampa, província de Capinota, Cochabamba, Bolívia (Formação Copacabana, Grupo Titicaca). O nível de coleta das amostras aqui estudadas está indicado por uma seta. (Conforme REYES, 1972).

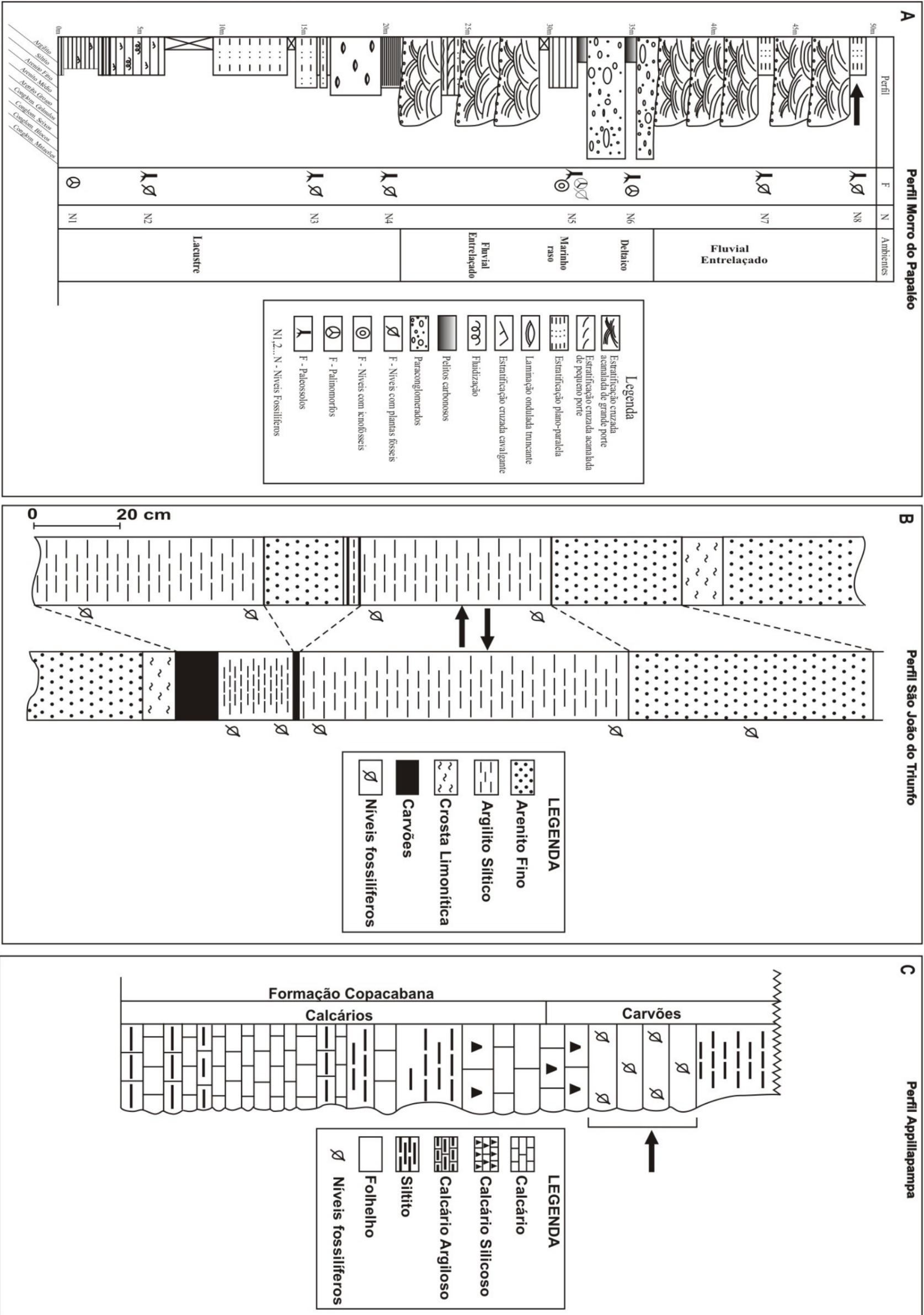


FIGURA 8 - Seção colunar composta da região leste do estado do Paraná, a qual estão inseridos os afloramentos AF/GP 197 (à esquerda) e Km 32,2 PR 239 (à direita). Os níveis com ocorrência de pecopterídeas correspondem àqueles simbolizados pelas frondes. (Conforme ROHN & ROSLER, 2000).

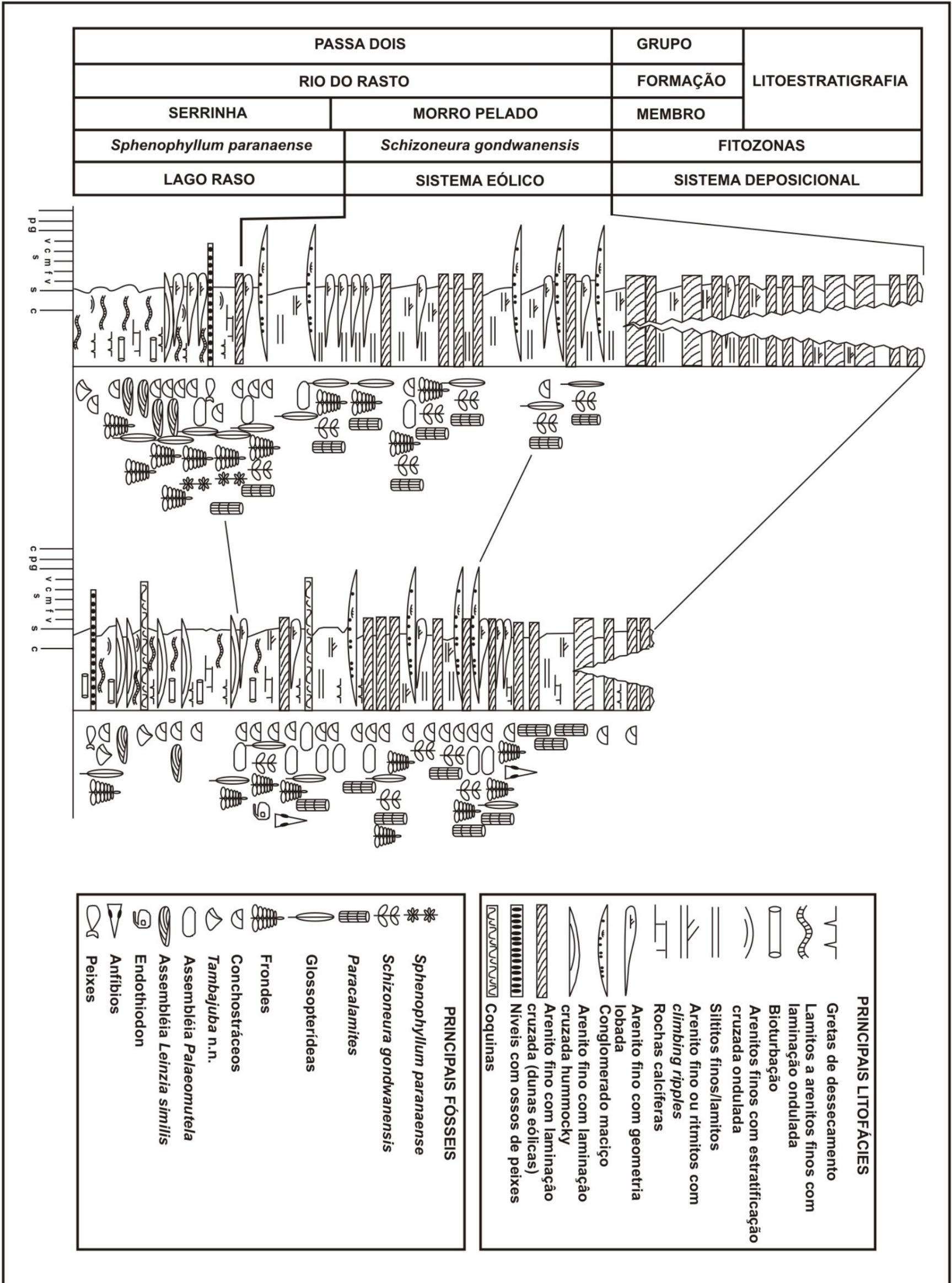
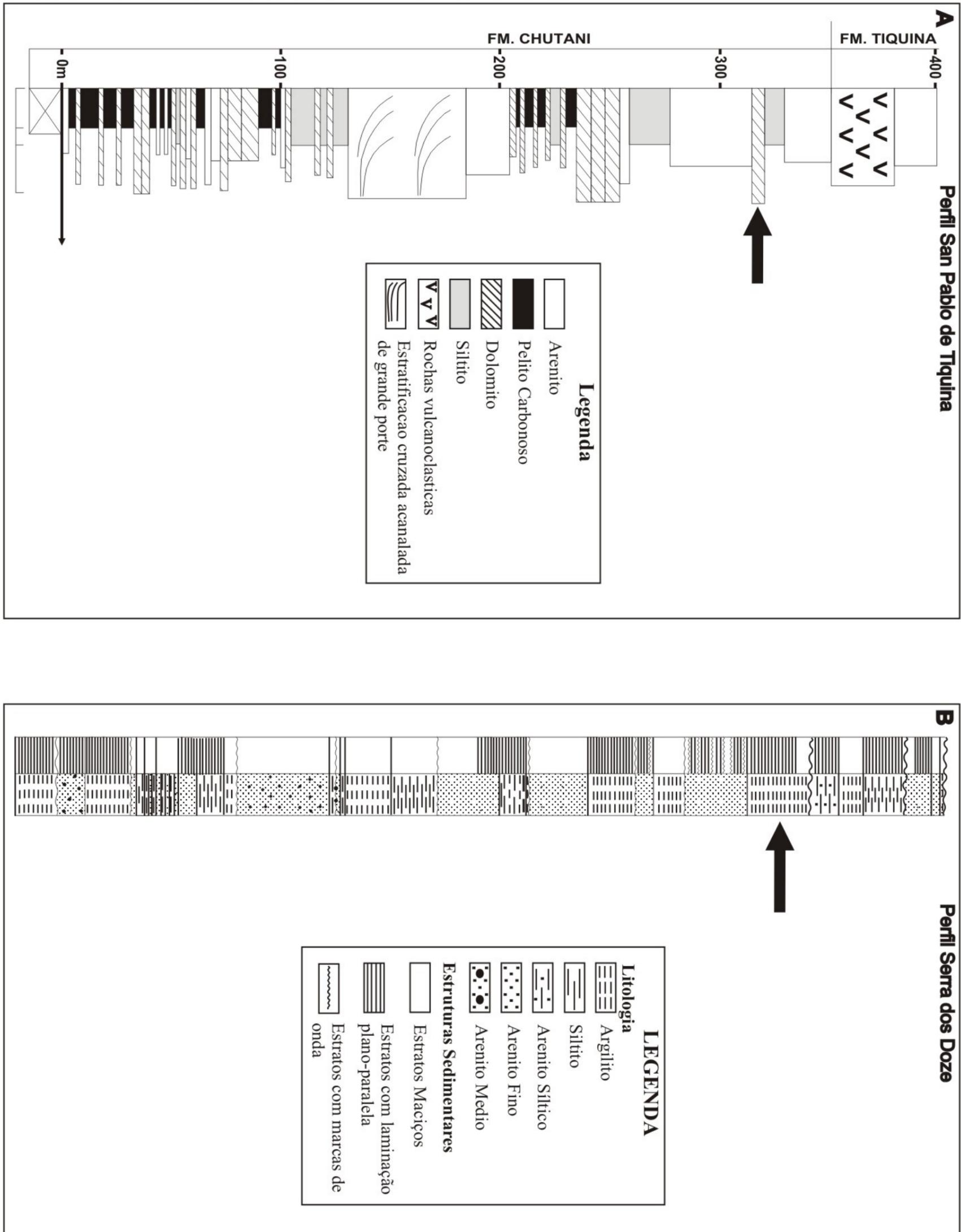


FIGURA 9 - Perfis de afloramentos Neopermianos. A. Perfil da seção aflorante de San Pablo de Tiquina, La Paz, Bolívia. Os níveis de coleta do material pecopterídeo em questão estão indicados pela seta. B. Perfil do afloramento da Serra dos Doze, Santa Catarina, Brasil. Os níveis de coleta do material pecopterídeo em questão estão indicados pela seta. (Conforme CAZZULO-KLEPZIG, 1978).



6.2. GRUPO TITICACA

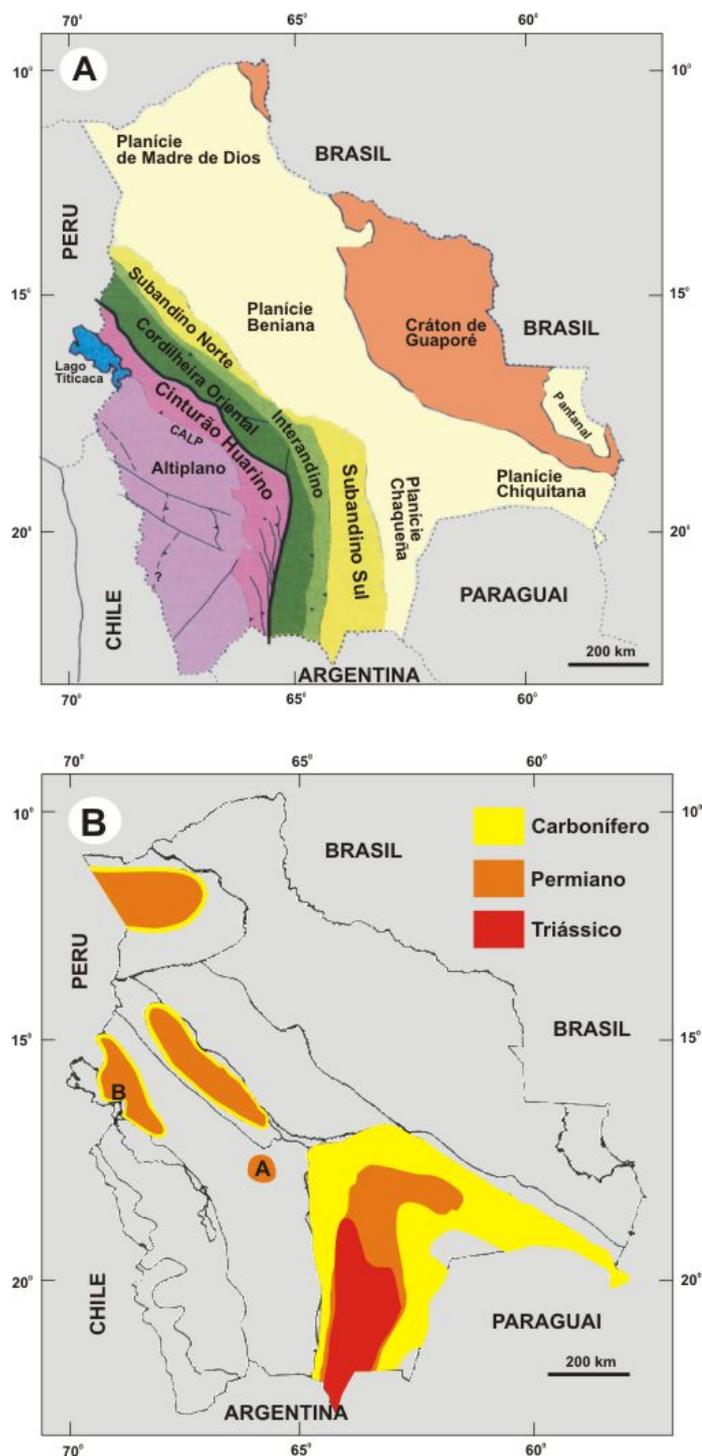
O termo “Grupo Titicaca” foi introduzido pela primeira vez em 1965 por CHAMOT (*in* SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996) para designar a seqüência deposicional permiana que ocorre no norte do Altiplano e da Cordilheira Oriental da Bolívia, em lugar do termo “Grupo Copacabana” utilizado anteriormente. Atualmente, o termo se aplica à seqüência sedimentar carbonífera-jurássica que ocorre, de modo mais ou menos contínuo, no noroeste do Altiplano e Cordilheira Oriental e, esparsamente, no noroeste das Serras Subandinas e da Planície Madre de Dios (SUAREZ-SORUCO, 2000) (Mapa 6). Em termos tectono-sedimentares, o Grupo Titicaca está incluso na Faixa Pregueada Huarina, de orientação NO-SE, limitada a oeste pela Frente de Cavalgamento Coniri e a leste pela Falha Cordilheira Real-Aiquile-Tupiza (Mapa 6).

O grupo corresponde à porção noroeste da seqüência deposicional iniciada no Ciclo Subandino, o último grande ciclo tectono-sedimentar da segunda etapa do Episódio Pré-Andino (Quadro 3). O episódio, como um todo, tem início com a deformação do Escudo Brasileiro e as concomitantes acreções de terrenos e formações de bacias intracratônicas, ocorridas no Proterozóico, e termina com o início da fragmentação do Gondvana, no Jurássico. A segunda etapa deste episódio tem início com a abertura do Rift Contaya-Tacsara, formado pela Tripla Fratura Boliviana, quando da abertura do Oceano Iapetus e o encerramento dos oceanos Adamastor e Moçambique, há cerca de 540 milhões de anos atrás e termina quando acaba o episódio Pré-andino (SUÁREZ-SORUCO, 2000).

Na região norte do Altiplano e da Cordilheira Oriental o Grupo Titicaca repousa em contato erosivo sobre o Grupo Ambo, depositado no Ciclo Cordillerano, enquanto que, na região norte das Serras Subandinas repousa em contato erosivo com o Grupo Retamo, depositado também no Ciclo Cordillerano. Nem sempre é possível distinguir-se claramente esta descontinuidade estratigráfica com o Grupo Ambo, dado que sua discordância angular com as camadas subjacentes é muito pouco marcada, ou mesmo

inexistente em alguns locais (DÍAZ-MARTÍNEZ, 1999; ISAACSON & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1995; SEMPERE, 1995).

MAPA 6 – Grupo Titicaca. A. Domínios geológicos da Bolívia. B. Distribuição geográfica dos sedimentos aflorantes e de subsuperfície correspondentes ao grupo Titicaca. (Conforme SUÁREZ-SORUCO, 2000).



Quadro 3 - Episódios, Etapas e Ciclos tectonosedimentares da Bolívia (adaptado de SUÁREZ-SORUCO, 2000).

EPISÓDIO	ETAPA	CICLOS	IDADES
Andino	2 ^a	Andino	Recente – Eojurássico
	1 ^a		
		Subandino	Neotriássico – Neocarbonífero
Pré-Andino	2 ^a	Cordillerano	Eocarbonífero – Eosiluriano
		Tacsarano	Neordoviciano - Neocambriano
	1 ^a	Brasiliano	900 – 540 Ma
		Sunsás	1280 – 900 Ma
		San Ignacio	1600 – 1280 Ma
		Transamazônico	> 1600 Ma

Litologicamente, o Grupo Titicaca caracteriza-se por apresentar arenitos, calcários, margas, folhelhos, tufos vulcânicos e dolomitos (SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996). O grupo está representado pelas formações Yaurichambi, Copacabana, Chutani, Tiquina e Bopi (Quadro 4). Somente as formações Yaurichambi e Copacabana estão presentes em todos os locais de ocorrência do grupo, sendo que, a Formação Bopi aflora apenas nas Serras Subandinas (SUAREZ-SORUCO, 2000).

Na base dos Grupos Titicaca encontra-se a Formação Yaurichambi, dominada por arenitos; logo acima, de forma concordante, encontra-se a Formação Copacabana, onde ocorrem calcários, margas, siltitos, arenitos e tufos vulcânicos. Em sequência concordante, ocorre a Formação Chutani, caracterizada por siltitos, margas, dolomitos e arenitos; por fim, de forma igualmente concordante, sobrejaz a Formação Tiquina, onde predominam arenitos vermelhos (SUÁREZ-SORUCO & DIAZ MARTÍNEZ, 1996).

região da Bacia Madre de Díos foi detectada em subsuperfície (SUÁREZ-SORUCO, 2000).

Em termos litoestratigráficos, esta formação caracteriza-se como uma seqüência calcária, com níveis de calcário e margas variegadas que predominam sobre níveis intercalados de siltitos, argilitos e arenitos calcários. Nódulos de sílica comumente ocorrem nos níveis de calcários. Os folhelhos negros podem alcançar espessuras consideráveis, entre 80 a 120 metros. É freqüente também, a ocorrência intercalada de anidrita, siltitos e lamitos (SUÁREZ-SORUCO, 2000).

A Formação Copacabana é interpretada como uma seqüência de sedimentos carbonáticos de plataforma marinha rasa, com influência costeira, depositados em bacia de *back-arc*. Neste ambiente, uma rica associação fóssilífera é encontrada, desde vertebrados (peixes) e algas marinhas, até plantas terrestres. A fauna marinha registrada nesta formação é diversa e inclui foraminíferos, corais, briozoários, conodontes, braquiópodos e moluscos. Nestas fácies ocorrem também algas calcáreas. Nos folhelhos negros são comuns restos vegetais (SUÁREZ-SORUCO, 2000).

A fauna marinha da Formação Copacabana está mais intimamente relacionada à fauna marinha do hemisfério norte, o que atesta um caráter setentrional à associação. Entretanto, há também taxons exclusivos, não encontrados em outras associações. Em termos bioestratigráficos, a ocorrência de conodontes correlacionáveis à Zona *Rhachistognathus muricatus*, na base, e à Zona *Neostreptognathodus pequopensis*, no topo, atestam idades entre o Bashkiriano (Pennsylvaniano) – Kunguriano (Permiano Inferior) para a unidade (MERINO & BLANCO, 1990). Esta idade é reforçada por outros indicadores bioestratigráficos, tais como braquiópodes da Zona *Neospirifer condor* (ISAACSON *et al.*, 1995; SEMPERE, 1995; SUÁREZ-SORUCO, 2000).

6.2.1.1. Afloramento Apillapampa

A seção aflorante (Fig. 7) caracteriza-se por pelitos carbonosos intercalados à rochas carbonáticas e arenitos finos. Estes níveis foram interpretados como resultado de deposição de siliciclásticos finos em

plataforma costeira rasa, em bacia *back-arc* (REYES, 1972; ISAACSON *et al.*, 1995; GRADER *et al.*, 1999; SUÁREZ-SORUCO, 2000).

6.2.2. Formação Chutani

Em 1962, OVIEDO (*in* SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996) propôs, pela primeira vez, o termo “Formação Chutani” para as seqüências sedimentares aflorantes nas porções norte do Altiplano e Cordilheira Oriental bolivianas. O termo deve-se à sua localidade-tipo, o Cerro Chutani, situado um quilômetro a oeste-noroeste da Fazenda Collasuyo, na Província Manco Kapac, Departamento de La Paz, Bolívia. Como unidade estratigráfica, a Formação Chutani compreende os depósitos dispostos logo acima da Formação Copacabana e logo abaixo da Formação Tiquina (Quadro 4), com o limite inferior concordante e superior discordante. A base da Formação Chutani está representada pelo Membro Collasuyo e seu topo pelo Membro San Pablo (SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996).

Os litotipos da unidade compreendem rochas carbonáticas alternadas a rochas siliciclásticas, intercaladas com camadas vulcânicas e vulcanoclásticas, todas pertencentes ao intervalo que vai do Mesopermiano (Kunguriano) ao ?Triássico. Estas rochas formam parte de uma ampla dobra dentro da Faixa Huarina de Dobras e Cavalgamentos (SEMPERE, 1995), um sistema de soerguimentos imbricado, na maioria com declividade sudoeste. Os níveis amostrados estão mergulhando para sudoeste e formam parte de uma seqüência contínua entre duas falhas de soerguimento: uma localizada a nordeste, em contato com unidades devonianas, e a outra localizada a sudoeste, coberta pelo lago Titicaca.

A base da Formação Chutani é compreendida por uma espessa alternância entre lamitos e dolomitos, por vezes intercalados com vulcanoclastos. Nestes níveis foram encontrados dentes fósseis de peixes. Em seguida, registram-se siltitos intercalados com oólitos silicificados, que passam, gradualmente, para arenitos eólicos com estratificação cruzada. Após este pacote arenítico, uma nova intercalação de siltitos e dolomitos é registrada, ora com níveis sílticos interpostos. Em direção ao topo, ocorrem siltitos vulcanoclásticos intercalados por dolomitos, onde são encontrados os

restos vegetais aqui estudados. Por fim, a Formação Chutani é capeada por fluxos de lava basáltica.

O ambiente de deposição proposto para a Formação Chutani consiste de uma planície de maré semi-árida onde ocorre deposição carbonática e siliciclástica. Há também o aporte de uma fonte vulcânica, como indica a presença de tufos e arenitos vulcanoclásticos finamente granulados (provavelmente, depósitos piroclásticos retrabalhados), e pelas lavas basálticas que recobrem a Formação Chutani, na transição para as camadas vermelhas da Formação Tiquina.

A idade permiana (Kunguriana) a eotriássica? mencionada baseia-se na correlação desta unidade com a Formação Vitiacua, a qual aflora na porção centro-sul da Bolívia (SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996). Em 1983 SUÁREZ-RIGLOS & DALENZ e em 1987 BELTAN *et al.* (in SUAREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996) sugeriram idade triássica (Noriano Superior) para a Formação Vitiacua no sul da Bolívia, baseados nos achados dos bivalves *Monotis (Entomonotis) subcirculares*. Nenhum destes dois trabalhos fornece informações sobre a localização estratigráfica precisa destas amostras, embora restos fósseis similares sejam freqüentemente encontrados em direção ao topo da unidade ao longo da região.

A idade limite Mesotriássico / Neotriássico é estabelecida, para a Formação Vitiacua, através da datação radiométrica K-Ar, obtida da lava basáltica sobrejacente, no sul da Bolívia. Se verdadeira, esta idade para a parte superior da Formação Vitiacua implicaria em uma idade mais antiga do bivalve pteriomorfídeo da Bolívia se comparados aos da Nova Zelândia, onde eles foram datados como Noriano.

Outras evidências paleontológicas na Formação de Vitiacua sugerem idade entre Neopermiano e Eotriássico (SEMPERE *et al.*, 1992): (a) a palinoflora inclui espécies tanto do Neopermiano do norte da Europa (*Lueckisporites virkkiae*, *Klausipollenites shaubergeri*) quanto formas do Permiano do Gondvana (*Lueckisporites taeniaeformis*, *Corisaccites alutas*, *Weylandites magnus*); (b) os restos de vertebrados (Chondryctyes e Osteichthyes) incluem *Birgeria* sp., um gênero presente em todo o Triássico, e *Coelachantus* cf. *C. granulatus*, uma espécie do Neopermiano. Pequenos

dentes de peixes também foram encontrados na seção estratigráfica de Tiquina, abaixo dos restos vegetais, mas nenhuma identificação foi dada para estes restos.

Na região altiplana oeste da Bolívia, a Formação Chutani sobrepõe-se concordantemente com a Formação Copacabana, a qual foi bem datada como do Neocarbonífero ao Eopermiano (Bashkiriano inferior – Artinskiano), baseado em conodontes, foraminíferos, algas calcárias, briozoários e outros invertebrados (SUAREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996). A Formação Copacabana marca a idade limite mais antiga para a Formação Chutani como Kunguriana. Já a idade limite mais jovem da Formação Chutani é marcada pela camadas basálticas e vermelhas sobrejacentes (localmente com evaporitos), as quais estão relacionadas com unidades similares no centro e sul da Bolívia, onde elas foram consideradas como sendo do Triássico (OLLER & SEMPERE, 1990). Por fim, pectopterídeas presentes na Formação Chutani são correlatas às pectopterídeas encontradas em estratos Neopermianos da Bacia do Paraná, no Brasil, mais especificamente, na Formação Rio do Rasto (VIEIRA *et al.*, 2004).

6.2.2.1. Afloramento de San Pablo de Tiquina

Os níveis de coleta e estratos associados correspondem a rochas carbonáticas e siliciclásticas intercaladas (Fig. 9). O mergulho geral deste sistema e dos níveis de coleta é para sudoeste (SEMPERE, 1990). De maneira geral, esta seqüência consiste de uma sucessão de mais de 200 metros de arenitos, argilitos e dolomitos. Os arenitos são rosados e cinza escuros, de grãos muito finos, geralmente mal selecionados, subangulares a subarredondados, de matriz argilosa com cimento calcário na maioria das vezes. Os dolomitos são vermelhos, rosados, cinza escuros, pretos ou marrons, em geral diaclasados e bem compactados, com traços de dissolução, geralmente silicificados e podendo ou não apresentar laminação. Os argilitos são calcários ou silicificados, semelhantes à calcários propriamente ditos ou rochas vulcânicas, respectivamente (SUAREZ-SORUCO & DÍAZ MARTÍNEZ, 1996).

A seção aflorante (Fig. 9) pode ser dividida em três porções: inferior, média e superior. A porção inferior caracteriza-se por uma intercalação entre

argilitos e dolomitos siltosos. Próximo ao topo da porção inferior, ocorre uma fina camada vulcanoclástica e, topo desta porção, são encontrados dentes de peixes fósseis em uma delgada camada argilosa. Após esta seqüência, na porção média, observam-se intercalações entre camadas de arenitos eólicos e finas camadas de dolomitos, oólitos silicificados e siltitos. Uma camada de arenito eólico com mais de 50 metros ocorre em seguida e apresenta estratificação cruzada. Continuando em direção ao topo, ocorre uma espessa camada de silito. No topo desta porção média, ocorre uma nova seqüência de dolomitos siltosos e argilitos, porém com finas camadas areníticas próximas ao fim da porção. Por fim, na porção superior, observa-se uma espessa camada de dolomitos siltosos seguida de fina camada de silito. Após, encontra-se uma fina camada de arenito, onde ocorrem também vulcanoclastos. Em direção ao topo da porção superior, há uma seqüência intercalada de camadas relativamente espessas de arenitos e siltitos arenosos. Intercalada nesta seqüência, ocorre uma camada dolomítica, em cujos níveis foram coletadas as amostras utilizadas neste estudo (SUAREZ-SORUCO & DÍAZ MARTÍNEZ, 1996).

O ambiente de deposição proposto para a Formação Chutani consiste de planícies de maré com deposição de carbonatos e siliciclastos misturados. Há também um aporte de sedimentos de origem vulcânica, evidenciadas pela presença de tufos e arenitos vulcanoclásticos, cuja origem deve-se, provavelmente, ao retrabalhamento de depósitos piroclásticos e das lavas que se interpõem entre a Formação Chutani, na base, e a Formação Tiquina, no topo.

7. RESULTADOS TAXONÔMICOS E SISTEMÁTICOS

Divisão: Pteridophyta

Ordem: Marattiales

Família: Asterothecaceae

Gênero: *Asterotheca* PRESL, in CORDA, 1845

Espécie-tipo: *Asterotheca sternbergii* (GOEPPERT) PRESL, in
CORDA, 1845

7.1. *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI, 1953

(Prancha 1, Tab. 2)

Sinonímias

1933, *Pecopteris* sp. II, FERUGLIO. Annali R. Museo Geol. di Bologna 9: 10, Lam. 2, Fig. 3; Lam. 3, Figs.1-2

1953, *Asterotheca piatnitzkyi*, FRENGUELLI. Notas Mus. Eva Perón (La Plata) 16(99): 291. Lam. III, IV

1958, *Asterotheca piatnitzkyi*, ARCHANGELSKY. Acta Geol. Lil. 2: 35. Figs. 12-4, 16

1960, *Asterotheca piatnitzkyi*, ARCHANGELSKY & DE LA SOTA. Acta Geológica Lilloana 3: 93. Lam. II, Figs.7-13; Lam. III, Fig. 15

1980, *Asterotheca piatnitzkyi*, AZCUY & CÉSARI. Bol. IG-USP 11: 51. Fig. 2; Lam. 1, Figs. 1-4

Lectótipo

LP 5617, Col. Paleobot. Mus. Hist. Nat. La Plata, Frenguelli, 1953, Lam IV, Fig.1-2

Material estudado

LIL - 1119b, 1125, 1131b-2b, 1359b, 1408b, 1644, 1658, 1802-4, 1881a, 1882a, 1883a, 1884a, 1885a, 1886a, 2000a, 2001, 2002a, 2003a, 2004a, 2005-11a, 2012a, 2013a, 2014a, 2015, 2016a, 2017a, 2018-20, 2021a, 2022a, 2023a, 2024-28, 2029a, 2030a, 2031a, 2032a, 2033a, 2034, 2035a, 2036, 2037a, 2038a, 2039a, 2040a, 2041, 2042a, 2043; LIL NF3 - 1675,1677; LIL NF5 - 1227b, 1228b, 1318b, 1354a, 1386b, 1401a, 1641, 1642, 1646, 1649, 1650, 1651, 1654b, 1656a, 1657a, 1660a, 1701-4, 1724, 1821a; NF6 - 1718, 1720, 1745; LIL NFVII - 1643, 1647, 1648, 1721, 1724; LIL NFb - 1757-9; LIL NFc - 1805, 1810; LIL NFd - 1811(?), 1812-20; LIL NFe - 1440, 1601b, 1692, 1694, 1697, 1698, 1700, 1705-10, 1712-17, 1733-44; LIL NFg - 1661, 1662, 1664, 1678-80, 1683, 1687-90. BAFCPb - 10617, 10621, 10623-27, 10718-23, 10741-43, 10746, 10749, 10750, 10780. USP - GP/3E 434, 651, 655, 656, 657, 661, 664, 668, 669, 673, 675, 678, 682, 684, 688, 690, 691, 749, 750, 753, 754, 756, 758, 759, 2092.

Ocorência na América do Sul

Argentina – Bacia La Golondrina: Formação La Golondrina; Bacia Paganzo: Formação Libertad; Bacia Central Patagônica: Formação Mojón de Hierro e Formação Río Genoa
Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio Bonito

Carlos Eduardo Lucas Vieira - Frondes Pecopterídeas do Neopaleozóico da América do Sul

Idade

Neocarbonífero – Eopermiano

Enlarged and reviewed diagnosis

Polymorphic frond, tripinate, lanceolated, with main rachis up to 20 mm width and lanceolated segments, very close each other, alternately arranged on rachis at perpendicular angles, near 70° . Undifferentiated last order pinnæ are pinnatifid or looks like a lobulated pinnulæ with 3 cm long average, obtusely rounded apex, with a straight midvein and lateral veins unequal dichotomised two or more time on their curved course to margin. Differentiated last order pinnæ are true pinnate and linear-lanceolated in outline; with membranaceous pinnules, obliquely to right inserted by their entire base, alternately, contiguous, terminating in an obtusely rounded apex, reaching a height up to 15 mm. Venation pattern are tenuous, with a straight mid-vein ascending to near the apex and dichotomizing once; lateral veins arise alternately from the midvein and dichotomize 1-2 times on their curved course to the margin. There are between 6 to 11 pairs of circular sinangia parallels of the midvein bear 5 or 6 (rarely 4) fusiform sporangia each; monolete or pseud-trilete spores, slightly punctuated, quasilævigate.

Diagnose ampliada e revisada

Fronde polimórficas, tripinadas, lanceoladas, com raque principal de até 20 mm de largura. Segmentos lanceolados, bastante próximos entre si, arranjados sobre as respectivas raques de modo alternado e perpendicular, em ângulos próximos a 70° . As pinas secundárias indiferenciadas são pinatífidas ou semelhantes a pínulas lobuladas, com 3 cm de comprimento em média, de ápice obtuso arredondado, com veia média reta e veias laterais dicotomizadas desigualmente, duas ou mais vezes, no seu curso até a margem. As pinas secundárias diferenciadas são verdadeiramente pinadas, linear-lanceoladas, com pínulas membranáceas, inseridas reta ou obliquamente por toda a extensão de suas bases, alternas, contíguas, terminando em ápice obtuso arredondado, alcançando até 15 mm de comprimento. Venação tênue, veia média ascendendo até próximo ao ápice, quando dicotomiza-se uma vez; veias laterais surgem da veia média alternadamente e dicotomizam-se 1-2 vezes em seu curso curvo até a margem. Há entre 6 a 11 pares de sinângios circulares

dispostos paralelamente à veia média, portando de 5 a 6 (raramente 4) esporângios fusiformes. Esporos monoletes ou pseudo-triletes, levemente punctuados, quasilævigate.

Descrição

Fragmentos de frondes tripinadas com no mínimo 300 mm de comprimento e 160 mm de largura. Raque principal bastante grossa, de até 20 mm de largura. Pinas de primeira ordem com raque igualmente grossa, de 6 a 10 mm de largura, inseridas na raque principal alternadamente, em ângulos entre 40° e 70°, podendo arquear-se em direção ao ápice da fronde e dispondose muito próximas umas das outras, por vezes, tocando-se na base. Pinas de segunda ordem verdadeiramente pinadas, quando diferenciadas, ou pinatífidas e semelhantes a uma pínula lobulada, quando indiferenciadas. As pinas dispõem-se alternadamente, muito próximas umas das outras, inseridas em ângulos entre 50° e 90°, por vezes se inclinando em direção ao ápice das pinas primárias; alcançam até 80 mm de comprimento por 14 mm de largura; raques com até 2,1 mm de largura. As pinas secundárias, quando indiferenciadas e semelhantes a pínulas lobuladas, tem raques laterais semelhantes a veias médias e veias médias semelhantes a nervuras laterais que dividem-se 2 ou mais vezes. Pínulas verdadeiras são vistas somente em pinas secundárias completamente diferenciadas. Estas pínulas dispõem-se alternadamente ao longo da raque da pina, em ângulos de 60° a 80°, alcançam 10 mm de comprimento por até 5 mm de largura, perfazendo uma razão comprimento/largura de 1,4 a 2,5. As pínulas são digitiformes, inseridas à raque secundária por toda a sua base e de margens retas e paralelas. Possuem veia média com aproximadamente 0,3 a 0,5 mm de largura, retas e indivisas até quase o ápice, onde dividem-se uma única vez. Nervuras laterais ocorrem em elevada densidade (aproximadamente, 2 / mm), partindo de forma alterna e decorrente da veia média, mas logo inflexionando-se em direção à margem da pínula, de tal forma que os dois ramos resultantes da única dicotomia, ocorrida no primeiro terço de sua extensão, alcançam a margem da pínula entre 70° a 90°. Os sinângios possuem forma de rosetas, com até 1,5 mm de diâmetro, dispondose junto à extremidade distal das nervuras laterais e próximos uns

aos outros. Ocorrem em média, 5 esporângios fusiformes por sinângio, raramente 4 ou 6.

Discussão e Comparações

Estas formas foram primeiramente registradas por FERUGLIO (1933), em estratos da Formação Rio Genoa (Eopermiano da Bacia Central Patagónica), e receberam uma classificação em *Pecopteris* sp. 3. Após, READ (1941) encontrou formas equivalentes em estratos da Formação Rio Bonito, mas não notou a semelhança de seus espécimes com os previamente descritos por FERUGLIO (1933). Dado o bom estado de preservação de seus exemplares, READ (1941) pode classificar seus espécimes como morfo-espécies, a saber, *Pecopteris pedrasica* e *P. cambuhyensis*.

Ao lidar com novo material pecopterídeo, FERUGLIO (1951) descreveu como *Pecopteris* sp. 2 formas que julgou muito semelhantes aos espécimes de READ (1941), embora ao fazer a comparação, a tenha feito com *P. paranaensis*, que não é a forma mais afim por não ser lobulada. Afora este lapso, havia sim uma correspondência morfológica entre as formas lobuladas da Argentina e do Brasil. Porém, FERUGLIO (1951) descartou uma possível sinonimização com os espécimes brasileiros em função de discrepâncias métricas entre as pínulas dos espécimes em questão (porém, considerou inválido este mesmo critério para separar espécimes grandes e pequenos da recém criada *Pecopteris* sp. 2).

Posteriormente, ao revisar o material pecopterídeo argentino, FRENGUELLI (1953) encontrou formas lobuladas exatamente como as acima mencionadas, porém, em estágios ontogenéticos diferentes, ou seja, apresentavam frondes férteis e estéreis. Às amostras férteis, denominou como *Asterotheca piatnitzkyi* e às amostras estéreis, foram identificadas como *Pecopteris pedrasica* e *P. cambuhyensis*, estabelecendo então, a devida relação entre os espécimes lobulados argentinos e brasileiros.

Este procedimento foi particularmente adequado porque manteve nomes morfo-genéricos distintos para estágios ontogenéticos distintos, tal como rezava o CINB. A razão disto reside na possibilidade que dois tipos diferentes de frondes em estágio fértil compartilhem um mesmo tipo de folhagem, ou vice-versa. Assim, torna-se difícil, quando não impossível, descobrir a qual

das espécies pertence este tipo de folhagem quando estéreis. Um bom exemplo disto é *Pecopteris hemitelioides*, cuja estrutura vegetativa já foi encontrada associada a estruturas férteis de *Asterotheca hemitelioides* KIDSTON (1924), *Dizeugotheca waltoni* ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) e *D. branisae* ARRONDO (ARCHANGELSKY, 1993).

A despeito disto, todos estes espécimes foram posteriormente englobados indistintamente sob o nome *Asterotheca piatnitzkyi* por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960), quando estudaram formas equivalentes da Formação La Golondrina (Eopermiano da Bacia La Golondrina).

Em seu estudo, ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) constataram que *A. piatnitzkyi* apresentava de frondes polimórficas, ou seja, que apresentavam diferentes tipos de pínulas ao mesmo tempo. Tal diferenciação é comum e decorre de processos heteroblásticos naturais durante o desenvolvimento ontogenético de muitas frondes (GUERRANT Jr., 1988). No caso específico de *A. piatnitzkyi*, ocorrem, simultaneamente, padrões vegetativos idênticos aos descritos para *Pecopteris cambuhyensis* e *P. pedrasica*.

Por este motivo, ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) ignoraram as precauções que FRENGUELLI (1953) havia tomado antes, e sinonimizaram seus espécimes estéreis descritos por FRENGUELLI como *Pecopteris cambuhyensis* e *P. pedrasica* aos espécimes férteis de *A. piatnitzkyi*. Não ficou claro se sob este nome, ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) colocavam em sinonímia também os espécimes de *Pecopteris cambuhyensis* e *P. pedrasica* de READ (1941).

Isto induziu RÖSLER (1972) a criar mais tarde a nova espécie *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis*, englobando sob este nome, os espécimes de *A. piatnitzkyi* FRENGUELLI descritos por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960), além dos espécimes de *Pecopteris cambuhyensis* e *P. pedrasica* descritos por READ (1941) e espécimes férteis e estéreis que ele havia coletado em estratos da Formação Rio Bonito, no Paraná.

Em 1978, CAZZULO-KLEPZIG sugeriu que a composição nomenclatural *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* não seria correta e, em

substituição a esta, criou o trinômio *Pecopteris (Asterotheca) cambuhyensis*. Porém, neste mesmo trabalho, alguns espécimes da Formação Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná) foram descritos como *?P. pedrasica* READ, nome que deveria ser considerado uma sinonímia do trinômio proposto. Por fim, também trabalhando com espécimes da Formação Rio do Rasto, ROHN & RÖSLER (1986) comparam sua forma recém descrita como *Pecopteris* sp. 3 com *Pecopteris pedrasica* READ, o que deixou dúvidas acerca da aceitação por parte de RÖSLER de sua proposta de sinonimização em *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* feita anteriormente (RÖSLER, 1972).

Entretanto, o presente estudo concluiu que tanto *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis*, quanto *Pecopteris (Asterotheca) cambuhyensis* devem ser considerados *nomen nudum*, pois estes trinômios contrariam o CINB pelos seguintes motivos: (a) o emprego de trinômios aplica-se somente em níveis inferiores ao de espécies; (b) o nome de um fóssil aplica-se apenas para espécimes no mesmo estágio de vida, de preservação ou parte equivalente; (c) não foram propostos em publicação considerada válida (no caso de RÖSLER, 1972); ou (d) não foi fornecida a devida diagnose e descrição (no caso de CAZZULO-KLEPZIG, 1978).

Após este confuso histórico, tornou-se comum que espécimes estéreis ou férteis com esta morfologia fossem classificados como *Asterotheca piatnitzkyi* na Argentina, ou como *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* no Brasil. A re-análise do material concernente a estas morfo-espécies permitiu concluir que se tratam realmente das mesmas formas e que, por isso, sua classificação deve obrigatoriamente englobar o material argentino e brasileiro. Porém, deve mater-se um nome para os espécimes estéreis e um para os férteis, pelos motivos acima expostos.

Assim, os espécimes completamente estéreis desta forma são classificados aqui como *Pecopteris pedrasica* READ, já que o nome tem precedência histórica (READ, 1941) sobre os demais (vide discussão de *Pecopteris pedrasica*, mais adiante). Do mesmo modo, os espécimes férteis desta forma estão sendo classificados como *Asterotheca piatnitzkyi*

FRENGUELLI, epíteto precedente aos demais sugeridos (FRENGUELLI, 1953).

A. piatnitzkyi FRENGUELLI recebe aqui uma emenda a sua diagnose, de forma a contemplar a variação nos tipos pinulares apresentados por ela e mitigar os problemas de classificação decorrentes desta característica. Além disso, fornece-se aqui uma diagnose em inglês para adequar a espécie às atuais normas do CINB.

Deste modo, dos espécimes anteriormente descritos como *Pecopteris* sp. II (FERUGLIO, 1933), *Asterotheca piatnitzkyi* (FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY, 1958; ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960; AZCUY & CÉSARI, 1980) e *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* (RÖSLER, 1972), somente aqueles férteis são considerados *A. Piatnitzkyi* FRENGUELLI, ainda que compartilhem com aqueles estereis de um mesmo tipo de folhagem e sejam encontrados juntos em um mesmo horizonte estratigráfico.

As pinas em vias de diferenciação de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI assemelham-se a *Pecopteris buttsii* WHITE (GASTALDO, 1984), forma lobulada encontrada em estratos do Pennsylvaniano Inferior do Alabama e do Tennessee. Porém, de acordo com o esquema de venações complexas proposto por GASTALDO & MATTEN (1978), *A. piatnitzkyi* apresenta venação do tipo *P. lamuriana* HEER, enquanto que *P. buttsii* apresenta o tipo *P. pseudovestita* WHITE. Além disso, tratam-se de espécimes em diferentes estágios de vida, sendo um fértil e outro estéril, o que inviabiliza maiores comparações. *A. oreopteridia* e *A. orientalis* (HALLE, 1927) são bastante semelhantes a *A. piatnitzkyi*, mas, conforme salientado por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960), a escassez de dados, de fotografias e desenhos referentes a estas espécies impossibilita maiores comparações.

Asterotheca piatnitzkyi Frenguelli assemelha-se muito a *A. golondrinensis* HERBST (ARCHANGELSKY *et al.*, 1999), mas ao contrário desta, não possui margens dentadas. Já *Asterotheca frenguelli* ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (CÚNEO *et al.*, 2000), é muito similar a *A. piatnitzkyi* FRENGUELLI, embora isto não tenha sido discutido pelos

autores quando da criação da primeira. Há algumas discrepâncias quantitativas entre ambas, mas a maioria não pode ser considerada significativa. A única exceção é com relação ao comprimento pinular, sensivelmente maior em *A. frenguelli* ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, havendo, em função disto, uma ligeira diferença na forma das pínulas desta espécie. Considerando, porém que os espécimes descritos como *A. frenguelli* não foram aqui analisados, foi mantida a distinção entre esta espécie e *A. piatnitzkyi*, com base nas descrições constantes na literatura recente (CÚNEO *et al.*, 2000).

Tabela 2 - Valores medidos e calculados para os espécimes de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI. Onde: LF = Largura da Fronde, FMC = Fronde de maior comprimento, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP1 = Ângulo de Inserção das Pinas Primárias , P1/100mm = Densidade de Pinas Primárias a cada 10 centímetros, LP1 = Largura das Pinas Primárias, P1MC = Pina Primária de Maior Comprimento, LRP1 = Largura das Raque da Pinas Primária, AP2 = Ângulo de Inserção das Pinas Secundárias, P2/50 mm = Densidade de Pínulas Secundárias a cada 5 centímetros, LP2 = Largura das Pinas Secundárias, P2MC = Pina Secundária de Maior Comprimento, LRP2 = Largura das Raque da Pinas Secundária, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro, N°Sin = Número de Sinângios a cada lado da nervura mediana, DSin = Densidade de Sinângios por milímetro, N°Esp/Sin = Número de esporângios por sinângio.

Parâmetros		<i>Asterotheca piatnitzkyi</i> Frenguelli
Frondes	LF mm	> 52 mm
	FMC mm	> 50 mm
	LRF mm	< 20 mm
	AP1	45° a 50°
	P1/100 mm	2
Pinas Primárias	LP1 mm	< 200 mm
	P1MC mm	< 90 mm
	LRP1 mm	6,0 a 10 mm
	AP2	50° - 90°
	P2/50 mm	< 6
Pinas Secundárias	LP2 mm	< 15 mm
	P2MC mm	< 80 mm
	LRP2 mm	1,0 - 2,1 mm
	API	60° - 90°
	PI/10 mm	2 - 3
Pínulas	LPI mm	2 - 6 mm
	CPI mm	4 - 10 mm
	CPI/LPI	1,5 - 2,5
Venação	ANs	30° - 35°
	N°Ns	< 12
	Ns/mm	1
Estruturas Reprodutivas	N°Sin	3 - 11
	DSin	1,0 - 1,5 mm
	N°Esp/Sin	4 - 6

7.2. *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* (HALLE) ARCHANG. & De La SOTA

(Prancha 2, Fig. 10, Tab. 3)

Material estudado

MHNC 12878, 12851

Ocorrência na América do Sul

Argentina - Bacia Central Patagónica: Formação Río Genoa; Bacia La Golondrina: Formação La Golondrina

Bolívia – Grupo Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição:

Fragmentos de frondes com comprimento máximo de 93,4 mm e largura máxima de 41 mm, com raque de até 8,6 mm de largura, ao longo da qual se inserem, alternadamente, pinas com ângulos entre 40° a 60°, numa densidade de aproximadamente 6 pinas a cada 10 cm. Os fragmentos de pinas possuem um comprimento máximo de 54 mm, por uma largura máxima de 15 mm, e portam raques de até 2 mm de comprimento, ao longo da qual se inserem pínulas, de modo alternado, com ângulos entre 40° e 90° e numa densidade de aproximadamente 4 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, com margens retas e paralelas, inseridas por toda a extensão de suas bases, tendo de 5,2 a 8,0 mm de comprimento por 2,0 a 3,0 mm de largura, com razão comprimento/largura variando entre 1,7 e 4. A venação caracteriza-se por uma veia média reta e indivisa até quase o ápice, quando então se divide pelo menos uma vez. Nervuras laterais partem alternadamente da veia média, com pronunciada decorrência, subdividindo-se duas vezes, a primeira junto à veia média e a segunda aproximadamente a dois terços da distância entre a veia média e a margem da pínula. Em algumas pínulas, parece ocorrer somente a primeira bifurcação. Ocorrem de 6 a 8 pares de sinângios rosetados e pentaloculares em cada pínula.

Discussão e comparações

Em função da ausência de ápices preservados, a forma das pinas não pode ser observada diretamente, mas o padrão alternado de inserção de suas pínulas, bem como a gradual atenuação no comprimento destas mesmas,

sugerem uma natureza imparipinada às pinas. Superficialmente, esta forma parece portar sinângios como os descritos para *Dizeugotheca*, porém, uma análise mais detalhada revela a presença de sinângios típicos ao gênero *Asterotheca*.

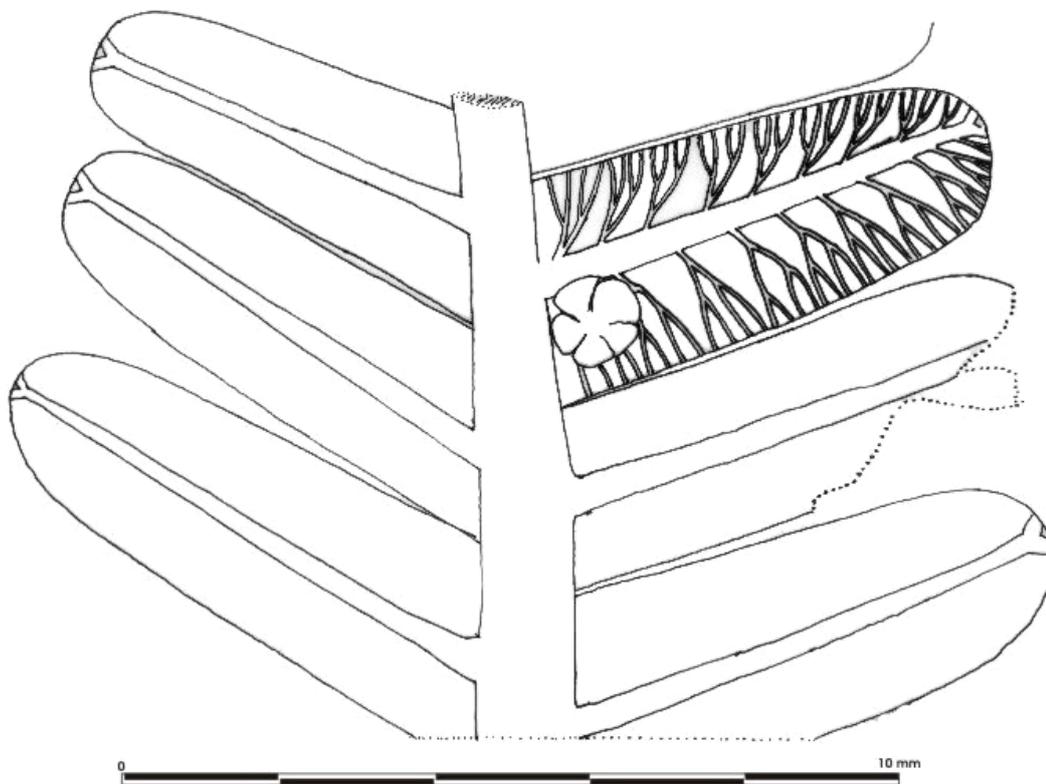
Embora a baixa qualidade de preservação impossibilite a visualização do padrão de venação em algumas pínulas, nos poucos casos em que está visível verifica-se que é bastante similar ao descrito para *Asterotheca anderssonii* (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960). Há entretanto, uma pequena discrepância. Nos espécimes estudados, quando ocorre uma terceira bifurcação das veias laterais, seja ana ou catadrômicamente, ela dá-se sempre nos ramos internos da bifurcação basiscópica e não nos acroscópicos como ilustrado na figura texto 3 de ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960). Talvez esta pequena diferença não seja significativa, ou decorra de engano ilustrativo, uma vez que é comum o desenvolvimento ontogenético de frondes ocorrer em sentido basilar-apical (BHARATHAN & SINHA, 2001; BHARATHAN *et al.*, 2002; KENRICK, 2001; ROTH-NEBELSICK *et al.*, 2001; FLEMING, 2002).

Entretanto, seria necessário uma re-análise de *A. anderssonii* para comprovar ou refutar tal suspeita, o que não foi feito. Como não há outras pecopterídeas gondwânicas com estas características e como na literatura não há dados suficientes para comparações seguras com material correspondente da Laurásia (seria necessário uma análise direta do material), os espécimes aqui discutidos são classificados como *Asterotheca* cf. *A. anderssonii*, a despeito de sua profunda semelhança com *A. anderssonii* e de sua ocorrência com a forma estéril desta, ou seja, *P. anderssonii*.

Tabela 3. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* HALLE. Onde: FMC = Fronde de maior comprimento, LF = Largura da Fronde, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP = Ângulo de Inserção das Pinas, P/100mm = Densidade de Pinas a cada 10 centímetros, PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro, N°Sin = Número de Sinângios a cada lado da nervura mediana, DSin = Densidade de Sinângios por milímetro, N°Esp/Sin = Número de esporângios por sinângio.

Parâmetros	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A. anderssonii</i>			
	MHNC 12851	MHNC 12878	Síntese	
Fronde	FMC mm	-	93,4	93,4
	LF mm	-	41,0	41,0
	LRF mm	-	8,6	8,6
	AP	-	40° a 60°	40° a 60°
	P/100 mm	-	6 / 10	6 / 10
Pina	PMC mm	54	48	58
	LP mm	10	15	15
	LRP mm	1	2	2
	API	40° a 90°	40° a 70°	40° a 90°
	PI/10 mm	4	4	4
Pínulas	LPI mm	5,2	8,0	8,0
	CPI mm	3,0	2,0	3,0
	CPI/LPI	1,7	4	1,7 a 4
Venação	ANs	-	-	-
	N°Ns	8	8	8
	Ns/mm	2	2	2
Est. Rep.	N°Sin	6 – 8	6 – 8	6 – 8
	Dsin	2	2	2
	N°Esp/Sin	4 - 5	4 - 5	4 – 5

FIGURA 10 – *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* (HALLE) ARCHANGELSKY & De La SOTA.
Desenho em câmara-clara do exemplar MHNC 12878.



7.3. *Asterotheca* sp. 1

(Prancha 3, Tab. 4)

Material estudado

MHNC 7754, 7756, 7758, 12861, 12872, 12874

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Grupo Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição:

Fragmentos de pinas, com 60 mm de comprimento, 18 mm de largura e raques de até 2 mm de largura. As pínulas dispõem-se alternadamente ao longo das raques das pinas, em ângulos de 50° a 90°, numa densidade de aproximadamente 3 a 4 por centímetro. As pínulas são digitiformes, inseridas à raque por toda a extensão de suas bases, de margens curvas em direção abaxial. As pínulas possuem comprimento de até 8,0 mm e largura de 3,0 mm, estando sua razão comprimento/largura compreendida entre 2,2 e 2,8. Possuem uma veia média reta e indivisa até quase o ápice, quando então, parece dividir-se. As nervuras laterais não são visíveis, pois estão encobertas pelas estruturas reprodutivas. Estas se compõem de sinângios tetraloculares, alongados, dispostos perpendicularmente à veia média, sendo dois esporângios assentados sobre a superfície foliar e dois sobrepondo-os exatamente. Ocorrem cerca de 8 a 12 pares de sinângios por pínula, numa densidade de aproximadamente dois por milímetro, compondo uma fileira sinangial paralela à veia média. Os esporângios são fusiformes, estão fusionados entre si e dispostos paralelamente à superfície da pínula.

Discussão e comparações:

Estruturas reprodutivas como as aqui descritas tem sido comumente classificadas como *Dizeugotheca* (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960). Porém, há ainda muita discussão sobre esta prática, uma vez que dependendo do histórico tafonômico associado, gêneros como *Asterotheca*, *Gemellithea*, *Pectinangium* e *Scolecoperis* podem também apresentar estas características (WAGNER *et al.*, 1985; WAN & BASINGER, 1992; VIEIRA & IANNUZZI, 2000a).

Nas formas analisadas, as estruturas reprodutivas são indiscutivelmente sinângios, uma vez que os esporângios estão fusionados por mais de dois terços de seu comprimento (Prancha 3). Além disso, conforme salientado por WAN & BASINGER (1992), é muito improvável que o perfeito alinhamento e sobreposição com que tais estruturas reprodutivas normalmente são encontradas seja um resultado fortuito dos processos deposicionais envolvidos, isto é, deve haver algum componente morfológico que condiciona seu alinhamento e sobreposição. Tais sinângios são tetraloculares, ou seja, possuem quatro esporângios, que, por sua vez, são fusiformes, alinhados paralelamente entre si e transversalmente à veia média, sendo dois assentados diretamente sobre a superfície foliar e dois exatamente sobre estes. Cada sinângio está alinhado paralelamente entre si e perpendicularmente à veia média, compondo uma linha sinangial longitudinal em cada lado da pínula (Prancha 3).

Por vezes, há uma espécie de capa fina de sedimento recobrimo a porção distal dos sinângios, ou seja, a porção próxima à margem das pínulas (Prancha 3). O limite desta capa se localiza na região média dos sinângios, de modo que vista em conjunto, assemelha-se às bandas espessas descritas para *Pectinangium* (WAN & BASINGER, 1992). Porém, ao contrário do ocorrido neste gênero, esta linha não é espessa e não se estende uniforme e retilineamente ao longo dos sinângios e da linha sinangial (Prancha 3), o que permite descartar a uma relação taxonômica das formas aqui descritas com *Pectinangium*.

Por sua aparência geral, as feições acima descritas assemelham-se às descritas para *Gemellitheca* (WAGNER *et al.*, 1985). Porém, ao contrário desta, os exemplares aqui descritos possuem quatro esporângios em cada sinângio, e não apenas dois, inviabilizando assim sua classificação neste gênero. Apesar disto, a extrema semelhança das feições descritas com *Gemellitheca* permite concluir, com um relativo grau de segurança, que as capas de sedimento que recobrem parcialmente as porções distais dos sinângios são, na realidade, parte das margens pinulares que se dobraram em direção abaxial. Assim, a linha longitudinal mediana vista em alguns sinângios é o limite da margem da pínula (Prancha 3).

Nos exemplares estudados, em alguns casos há também uma espécie de “vinco perpendicular” sobre a superfície dos sinângios (Prancha 3), feição esta interpretada aqui como um enrugamento dos mesmos em função da curvatura das pínulas em direção abaxial. Dependendo do grau com que isto ocorre, as extremidades sinangiais voltadas para a veia média deixam de alinhar-se horizontalmente com a superfície foliar, se erguendo para cima e possibilitando ver que estão livres, ou seja, que o ponto de inserção deste é no sentido oposto, afastado da veia média (Prancha 3).

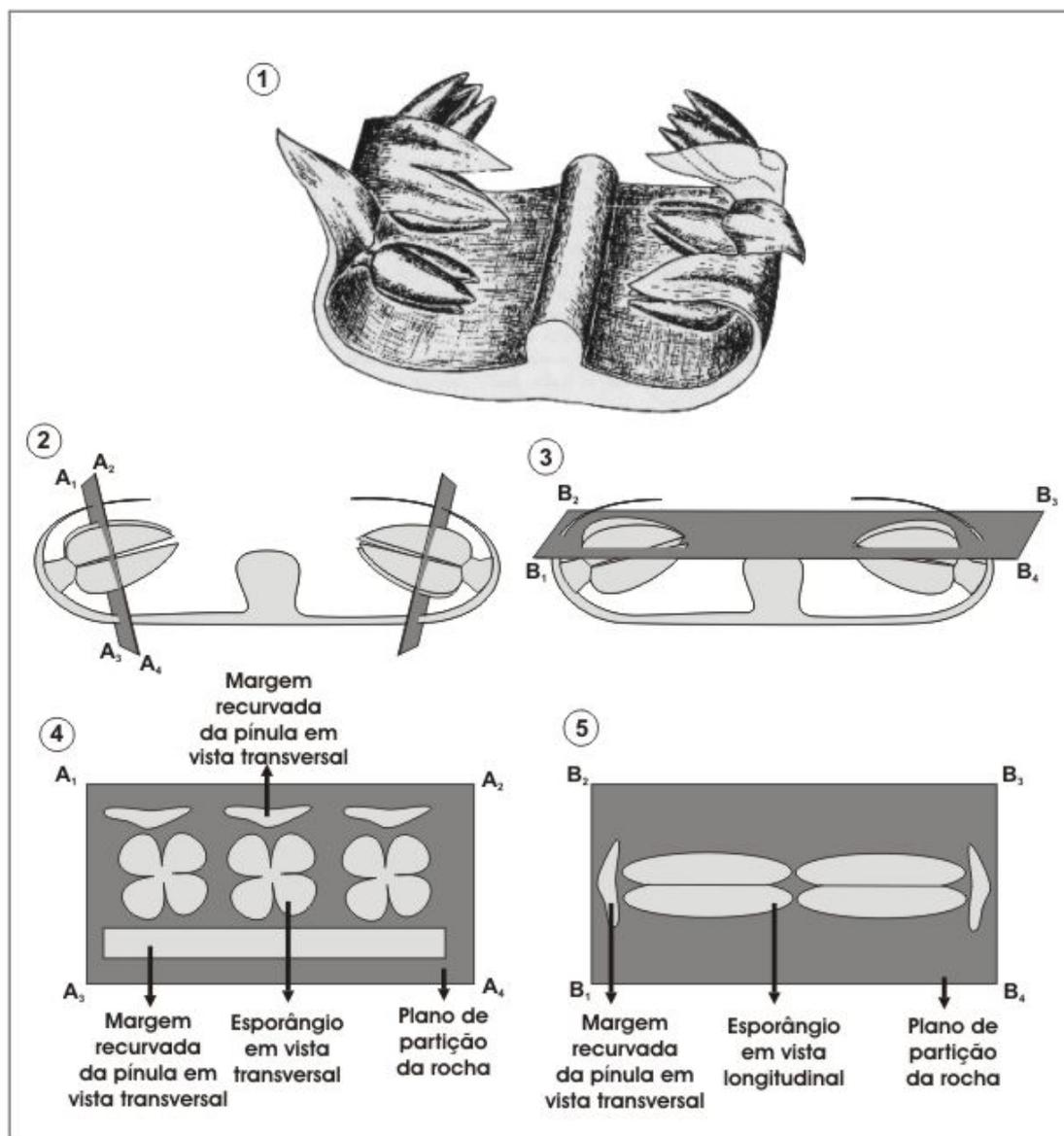
Scolecoperis incisifolia (MAMAY, 1950) apresenta características que, ao que tudo indica, se fossem preservadas como compressão/impressão confeririam-lhe aparência semelhante aos espécimes de *A. sp. 1*, sendo a única ressalva, o fato de que as margens de *S. incisifolia* são recortadas (Fig. 11). Considerando-se que os limites com que as capas de sedimento que recobrem os espécimes aqui descritos não são retilineamente distribuídas sobre a superfície dos sinângios, é plausível supor que suas margens pinulares poderiam também ser recortadas, embora isto não esteja bem claro.

Dada a maior quantidade de detalhes e características com que espécimes permineralizados apresentam, não é possível levar a cabo comparações mais efetivas entre *S. incisifolia* e os exemplares aqui descritos. Apesar de que *Scolecoperis* ter sido descrito também em frondes preservadas como compressões/impressões (PFEFFERKORN *et al.*, 1971), assume-se que *Asterotheca* é taxon mais adequado para classificar as formas com este tipo de preservação. Até o presente momento, *Dizeugotheca* não figura como uma das formas preservacionais de *Scolecoperis*, mas os sinângios de *S. incisifolia*, quando vistos em cortes longitudinais, assemelham-se muito aos descritos para *Dizeugotheca* (Fig. 11).

A julgar pelo ponto de inserção dos sinângios descritos aqui e pela forma rosetada com que suas extremidades voltadas à veia média, por vezes, se apresentam (Prancha 3), a semelhança com *Asterotheca* é muito grande. Porém, estes são igualmente muito parecidos com *Dizeugotheca*, o que leva a crer que esta última forma possa ser uma forma preservacional de *Asterotheca* e, por extensão, de *Scolecoperis*. WAN & BASINGER (1992) já chamavam

atenção para o fato de que, se confirmado seu ponto de inserção marginal, os sinângios de *Dizegotheca* seriam, na realidade, como os de *Asterotheca*.

Figura 11 – *Scoleopteris incisifolia* MAMAY. 1. Reconstituição esquemática de pínula. 2 e 3. Pínula vista em corte transversal. Os planos formados entre A_1, A_2, A_3 e A_4 cortam os sinângios transversalmente. Os planos formados entre B_1, B_2, B_3 e B_4 cortam os sinângios longitudinalmente. 4. Vista em planta dos sinângios cortados transversalmente pelo plano A. 5. Vista em planta dos sinângios cortados pelo plano longitudinal B. (Adaptado de MAMAY, 1950).



Assim, os exemplares aqui descritos são classificados em *Asterotheca*, cuja preservação deu-se como visto na Figura 11.5. As formas aqui descritas como *Asterotheca* sp. 1 assemelham-se a *Asterotheca* sp. descrita por VIEIRA & IANNUZZI (2000a), mas, em ambos os casos, o grau de preservação não permite maiores definições taxonômicas.

Tabela 4. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Asterotheca* sp. 1. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, N°Sin = Número de Sinângios a cada lado da nervura mediana, DSin = Densidade de Sinângios por milímetro, N°Esp/Sin = Número de esporângios por sinângio.

Parâmetros		Asterotheca sp. 1					Síntese
		MHNC					
		7754	7756	7758	12861	12872/ 12874*	
Pina	PMCmm	59	60	30	21	30	60
	LPmm	17	18	16	14	13	18
	LRPmm	2,0	2,0	1,5	1,5	1,0	2,0
	API	50° a 80°	50° a 80°	60° a 80°	50° a 90°	55° a 70°	50° a 90°
	PI/10mm	3	3	3	4	3	3 a 4
Pínulas	CPImm	7,5	6,5	8,0	8,0	7,0	8,0
	LPImm	3,0	3,0	3,5	3,0	2,5	3,5
	CPI/LPI	2,5	2,15	2,2	2,6	2,8	2,1 a 3,0
Est. Rep.	N°Sin	8 -12	8 -12	8 -12	8 -12	8 -12	8 -12
	DSin	2	2	2	2	2	2
	N°Esp/Sin	4	4	4	4	4	4

7.4. *Asterotheca* sp. 2

(Prancha 4, Tab. 5, Fig. 12)

Material estudado

URC PT 39 / 2B

Ocorrência na América do Sul

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmento de pina com até 123 mm de comprimento e 16 mm de largura, com raque de 2 mm de largura média, ao longo da qual inserem-se alternadamente pínulas, em ângulos de 40° a 90°, contíguas entre si, com densidade entre 2,5 a 3 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, de margens inteiras e levemente curvadas em direção ao ápice da pina, possuem comprimento máximo de 15,0 mm e mínimo de 6 mm, largura entre 4,0 e 3,0 mm, perfazendo uma razão comprimento/largura entre 2 e 3,75. O padrão de venação não é perfeitamente visível, sendo possível a visualização segura de uma veia média reta e indivisa até o ápice. As estruturas reprodutivas constituem-se de 5 a 6 esporângios fusionados em possíveis sinângios com forma de roseta, de aproximadamente 1,0 mm de diâmetro cada, dispostos próximos à margem das pínulas.

Discussão e Comparações

Este espécime foi anteriormente classificado por OLIVEIRA (1994) como *Dizeugotheca* sp. 1, pois se parece com este gênero. Porém, esta semelhança limita-se à ocorrência de feições retangulares alinhadas lado a lado e transversalmente à veia média (PRANCHA 4). Em alguns casos, estas feições são apenas impressões na rocha, em outros, elas parecem adquirir um relevo. Em ambos os casos, não é possível ver os quatro esporângios em cada sinângio propostos para *Dizeugotheca* por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960), o que invalida a classificação das formas aqui analisadas neste gênero. Porém, OLIVEIRA (1994) manteve sua classificação em função de sua suspeita de que o mesmo ocorria com vários dos espécimes-tipo utilizados para compor o referido gênero. A semelhança com *Dizeugotheca* é inegável,

mas a presença de sinângios rosetados (PRANCHA 4) é prova incontestável que o exemplar pertence ao gênero *Asterotheca*.

Dentre as frondes de *Asterotheca* já descritas, *A. fuchsii* (ZEILLER) SOLMS, 1899 (*in* TOWNROW, 1957) assemelha-se bastante às formas aqui descritas, particularmente quanto ao formato e disposição das pínulas, porém diferenciam-se significativamente quanto ao padrão de venação, pois em *A. fuchsii* as nervuras laterais bifurcam-se sempre junto ou muito próximas à veia média. *Pecopteris* (*Asterotheca*) *frenquellii* é também semelhante às formas aqui descritas, mas diferencia-se destas quanto às dimensões das pínulas e a relação entre o comprimento e largura destas. À falta de melhores fotografias e ilustrações para outras espécies de *Asterotheca* passíveis de comparação, mantém-se aqui a classificação aberta em *Asterotheca* sp. 2.

FIGURA 12 – *Asterotheca* sp. 2. Desenho em câmara-clara do exemplar URC/PT 39-2B.

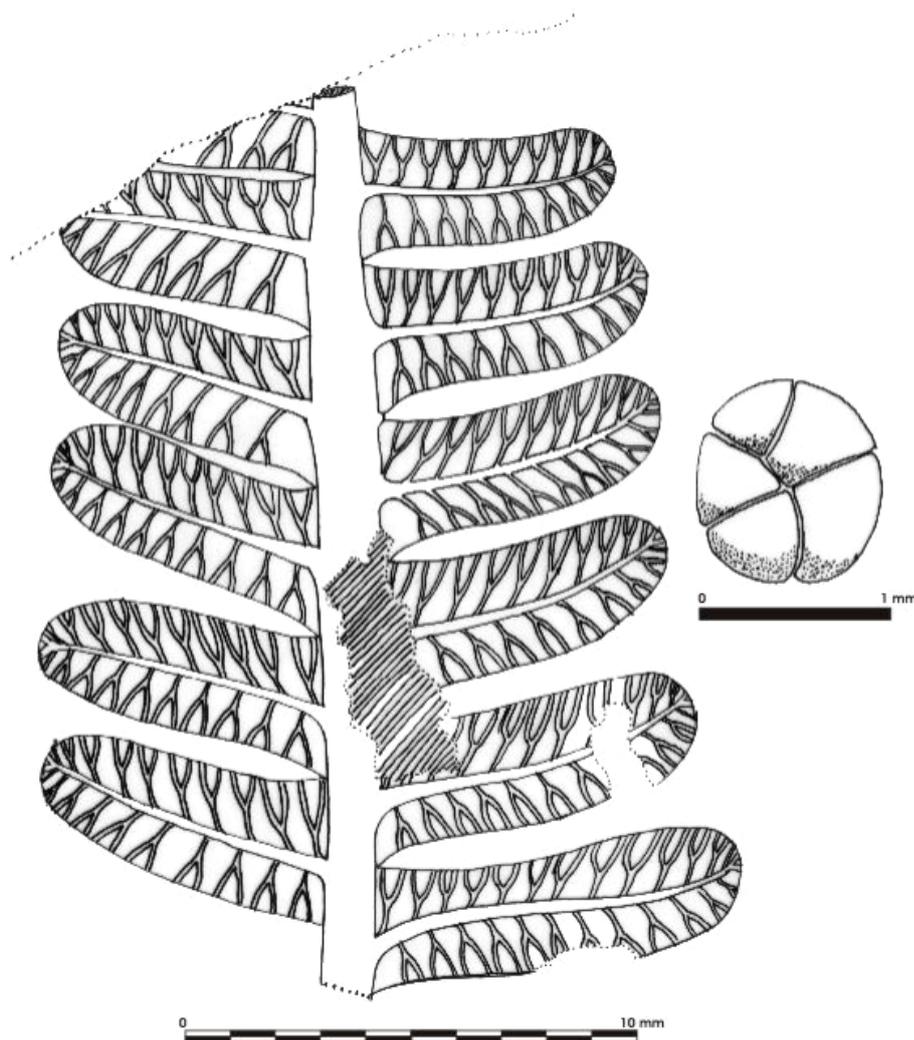


Tabela 5. Valores medidos e calculados para os espécimes pecopterídeos *Asterotheca* sp. 2. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro, N°Sin = Número de Sinângios a cada lado da nervura mediana, DSin = Densidade de Sinângios por milímetro, N°Esp/Sin = Número de esporângios por sinângio.

Parâmetros		<i>Asterotheca</i> sp. 2
		URC PT 39 / 2B
Pinas	PMCmm	123
	LPmm	16
	LRPmm	2,5
	API	40° a 90°
	PI/10mm	2,5 a 3,0
Pínulas	CPlmm	15,0
	LPlmm	4,0
	CPI/LPI	3,7
Est. Rep.	N°Sin	-
	DSin	-
	N°Esp/Sin	5 a 6

7.5. *Asterotheca* sp. 3

(Prancha 5, Tab. 6, Fig. 13)

Material estudado

MP-Pb 177

Ocorrência na América do Sul

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmento de pina com até 73 mm de comprimento por 16 mm de largura, e raque da pina com 1,5 mm de largura. As pínulas dispõem-se alternadamente ao longo da raque, em ângulos entre 70° a 90°, numa densidade de aproximadamente 2,5 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, inseridas à raque da pina por toda a extensão de suas bases, de margens retas e inteiras, paralelas entre si, com leve arqueamento em direção ao ápice da pina na porção apical das pínulas, medindo até 9,5 mm de comprimento, por até 4,0 mm de largura, o que resulta numa razão comprimento/largura de aproximadamente 2,3. As estruturas reprodutivas são sinângios pentaesporangiados, em forma de roseta. O padrão de venação não é visível.

Discussão e Comparações

Este exemplar foi classificado anteriormente por CAZZULO-KLEPZIG (1978) como *Dizeugotheca bortoluzzii*, pois apresenta uma nítida semelhança com este gênero. Entretanto, trata-se de mais um caso de simulação das características de *Dizeugotheca* em formas de *Asterotheca*, uma vez que, foram encontrados no espécime sinângios rosetados típicos deste último gênero (Fig. 13 e PRANCHA 5).

A semelhança com *Dizeugotheca* parece resultar de feições tafonômicas adquiridas durante o processo de fossilização, onde o sedimento encapsulado nos espaços inter-neurais cria estruturas retas e horizontalmente perpendiculares à veia média nas porções não arqueadas das pínulas e em forma de meia-lua, nas porções arqueadas destas. Como este fenômeno é um resultado da combinação do padrão de venação com o preenchimento dos espaços interneurais, a presença destas estruturas “pseudo-sinangiais” é

massiva, ocupando praticamente toda a área pinular. Isto impossibilita a visualização de caracteres diagnósticos, tais como, o padrão da venação secundária. Por isso MP-Pb 177 é classificado aqui como *Asterotheca* sp. 3.

Outras amostras classificadas originalmente em *D. bortoluzzii*, i. e MP-Pb 111, 166, 167, 170, 171, 179A e 179B, foram considerados exemplares completamente estéreis, e por isso estão sendo incluídas no morfo-gênero *Pecopteris* (ver descrições e discussões de *Pecopteris* sp. 6). Embora não representem o conjunto total de tipos que originalmente representavam a espécie *Dizeugotheca bortoluzzii*, os espécimes aqui discutidos são atualmente os únicos remanescentes de seus tipos, uma vez que os demais estão extraviados. Não foi possível encontrar as amostras MP-Pb 178, considerada seu sintipo, nem MP-Pb 176, que serviu de base para o desenho do padrão de venação da espécie (CAZZULO-KLEPZIG, 1978 - figura 5c) e MP-Pb 96. Com base nisso, esta espécie é desfeita aqui em função da nova classificação dada aos únicos espécimes que atualmente a representavam.

FIGURA 13 – *Asterotheca* sp. 3. Desenho em câmara-clara do exemplar MP-Pb 177.

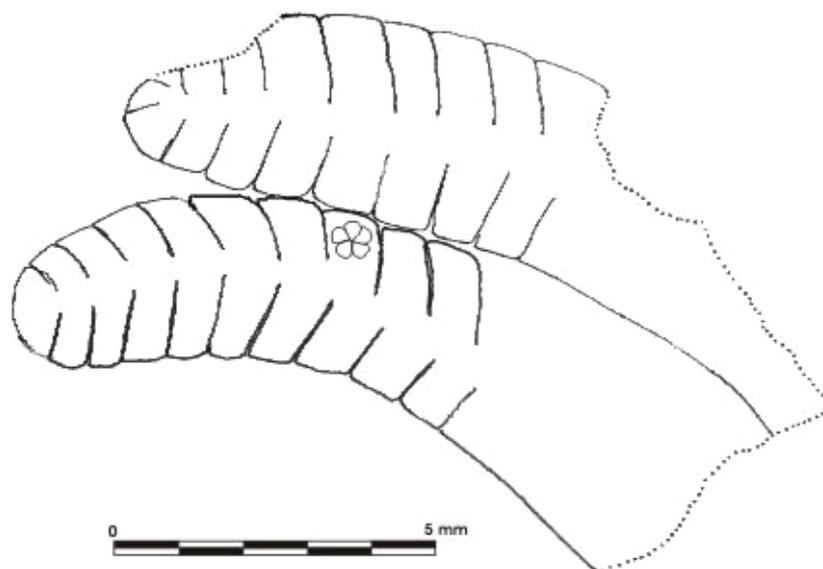


Tabela 6 - Valores medidos e calculados para os espécimes de *Asterotheca* sp. 3. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro, N°Sin = Número de Sinângios a cada lado da nervura mediana, DSin = Densidade de Sinângios por milímetro, N°Esp/Sin = Número de esporângios por sinângio.

Parâmetros	<i>Asterotheca</i> sp. 3	
	MP-Pb 177	
Pinas	PMCmm	> 73
	LPmm	> 16
	LRPmm	2,5
	API	70° a 90°
	PI/10mm	2,5
Pínulas	CPlmm	> 9,5
	LPlmm	> 4,0
	CPI/LPI	2,3
Est. Rep.	N°Sin	-
	DSin	-
	N°Esp/Sin	5

Divisão: *Incertæ sedis*

Grupo: Pteridophylla Nathorst (*In* BOUREAU & DOUBINGER, 1975)

Morfogênero: *Pecopteris* BRONGNIART, 1822

Morfoespécie tipo: *Pecopteris pennaeformis* BRONGNIART, 1822

7.6. *Pecopteris pedrasica* READ, 1941 nov. comb.

(Prancha 6, Tab. 7, Fig. 14)

Sinonímias

1941. *Pecopteris pedrasica*, READ. Monografia XII Div. Geol. Mineral. Minist. Agric. Br. p.72-3. Pl.2, Figs.6-9

1941. *Pecopteris combuhyensis*, READ. Monografia XII Div. Geol. Mineral. Minist. Agric. Br. p.74-5. Pl. 3, Figs. 8-9

1978. *Pecopteris pedrasica*, CAZZULO-KLEPZIG. Pesquisas, 11: 259. Fig. 7a; Est. VII, Fig. 1; Est. VIII, Fig. 1b

1986. *Pecopteris* sp.3, ROHN & RÖSLER. Bol. IG-USP, Ser. Cient., 17: 70. Figs. 9, 35-7

2004. *Pecopteris* cf. *P. pedrasica*, VIEIRA *et al.* An. Ac. Br. Cienc.,

Holótipo

USNM 40611

Material estudado

UFRGS - MP-Pb 160, 165, 168, 171, 175, 179, 3390-1, 3393-7, 3399 e 3402. USP - GP/3E 434, 651, 655, 656, 657, 661, 664, 668, 669, 673, 675, 678, 682, 684, 688, 690, 691, 749, 750, 753, 754, 756, 758, 759, 2092. USNM – 40607, 40608, 40609, 40610, 40611, 40612, 40617, 40620, 40621, 40622.

Ocorrência na América do Sul

Argentina – Bacia Central Patagônica: Formação Mojón de Hierro e Formação Río Genoa; Bacia La Golondrina: Formação La Golondrina

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Chutani

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio Bonito, Formação Rio do Rasto

Idade

Eopermiano - Neopermiano

Enlarged and reviewed diagnosis

Polymorphic fronds, tripinate at least, lanceolated, with primary raquis up to 15 mm width and longitudinally striated. Primary pinnae lanceolated, very close each other, alternately inserted on the main raquis, with angles near to 70° and raquis width near to 6 mm. Secondary pinnae alternately inserted on the primary raquis, with angles between 50° a 80°, very close each other

and 0.5 mm of raquis width. Undifferentiated secondary pinnae are pinnatifid or similar to a lobulated pinnulae, up to 80 mm in length and 12 mm in width, rounded apex and lateral veins with two or more divisions. Differentiated secondary pinnae are true pinnate, with alternately inserted pinnulae at the secondary raquis, very close each other, with angles between 50° e 90°. Pinnulae up to 6 mm in length and 2,5 mm in width, inserted to secondary raquis by their entire bases, with straight and parallel margins. Midvein straight and undivided ascending up to near the apex and dichotomizing once. Between 5 to 12 lateral veins arise alternately and with decurrence from midvein and dichotomize one time at the first third of their curved course toward the margin.

Diagnose ampliada e revisada

Frondes polimórficas, tripinadas, lanceoladas, com raque primária de até 12 mm de largura e estriada longitudinalmente. Pinas primárias lanceolados, bastante próximas umas das outras, dispostas alternadamente, inseridas em ângulos próximos a 70° e com largura média da raque igual a 6 mm. Pinas secundárias dispostas alternadamente sobre as raques das pinas primárias, em ângulos de 50° a 80°, muito próximas umas das outras e com raque igual a 0,5 mm de largura. Pinas secundárias indiferenciadas são pinatífidas ou semelhantes a uma pínula lobulada, com até 80 mm de comprimento e 12 mm de largura, de ápice arredondado e duas ou mais divisões das nervuras laterais. As pinas secundárias completamente diferenciadas são verdadeiramente pinadas, com pínulas dispostas alternadamente ao longo da raque terciária, muito próximas umas das outras, inseridas em ângulos de 50° e 90°. Pínulas com no máximo 6 mm de comprimento por 2,5 mm de largura, inseridas à raque por toda a extensão de suas bases, com margens retas e paralelas. Veia média reta e indivisa até quase o ápice, onde se divide uma única vez. De 5 a 12 veias laterais partem alternada e decorrentemente da veia média, inflexionando-se em direção às margens das pínulas e dividindo-se uma única vez no primeiro terço de seu comprimento.

Descrição

Fragmentos de frondes tripinadas, com 160 mm de comprimento mínimo e 245 mm de largura mínima. Raque principal com 10,9 mm de largura máxima e estriada longitudinalmente. Pinas primárias inseridas na raque principal em ângulos entre 60° e 70°, pinas secundárias inseridas à raque primária em ângulos de 50° a 80°. Há aproximadamente 2 pinas primárias a cada 10 cm de raque principal e 5 ou 6 pinas secundárias a cada 5 cm de pina primária. As pinas primárias são lanceoladas, com até 90 mm de largura, comprimento máximo igual a 125 mm e raque com até 6 mm de largura. Pinas secundárias com largura mínima igual a 12 mm, comprimento máximo igual a 80 mm, raque com até 0,4 mm de largura e ápices arredondados. Ocorrem aproximadamente 2 pínulas por centímetro, inseridas alternadamente, em ângulos entre 50° e 90°. Pínulas com largura entre 2,4 e 5,2 mm, comprimento entre 4,0 e 12,4 mm, perfazendo uma razão comprimento/largura entre 1,6 e 2,3. As pínulas são digitiformes, de margens retas e paralelas. A venação é tênue mas visível, composta por uma veia média distinta, reta e indivisa até quase o ápice, quando se divide uma vez; veias laterais partem alternadamente da veia média, em ângulos entre 20° a 30°, sofrendo em seguida uma inflexão de modo a formar arcos que resultam em ângulos levemente agudos com a margem das pínulas. Há 5 a 6 pares nervuras secundárias por pínula, numa densidade de aproximadamente uma nervura por milímetro.

Discussão e comparações

Por tratar-se de uma fronde polimórfica, *Pecopteris pedrasica* READ recebe aqui uma emenda à sua diagnose. Estabelece-se aqui o epíteto *Pecopteris pedrasica* como válido somente para os espécimes exclusivamente estéreis que reúnam as características constantes na diagnose e descrição apresentadas acima. Assim, dos espécimes anteriormente descritos como *Asterotheca piatnitzkyi* (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960) e *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* (RÖSLER, 1972), somente aqueles completamente estéreis são considerados *Pecopteris pedrasica* READ.

A partir de fragmentos mais completos, foi possível estabelecer uma relação ontogenética entre *P. pedrasica* e *P. cambuhyensis*, no sentido de que esta última corresponde aos estágios finais de desenvolvimento da primeira.

Desta forma, é feita uma nova combinação, onde *P. cambuhyensis* deixa de existir como nome taxonômico válido, passando então a ser uma sinonímia de *P. pedrasica*. A razão da escolha do nome *P. pedrasica* como representante destas formas deve-se ao fato de ser o que primeiro aparece na obra de READ (1941).

Em 1896, ROHN & RÖSLER descreveram para estratos da Formação Rio do Rasto, no Paraná, uma forma pecopterídea bastante semelhante a *P. pedrasica*, mas classificaram-na como *Pecopteris* sp. 3 por possuir pínulas maiores. Considerando-se que o que foi descrito por READ (1941) como *P. pedrasica* é, na realidade, uma pina em vias de diferenciação, é natural que haja diferenças nas dimensões e espaçamento das pínulas do material de READ, uma vez que ainda estão em crescimento. De fato, significativas variações de dimensões nestas frondes polimórficas já foram notadas anteriormente (FERUGLIO, 1933; FRENGUELLI, 1953), porém, foram devidamente descartadas como caractere diagnóstico para classificação. Assim, tendo em vista o exposto e a diagnose aqui proposta, é possível considerar as formas descritas como *Pecopteris* sp. 3 por ROHN & RÖSLER (1986) como partes da fronde em vias de diferenciação de *Pecopteris pedrasica* READ.

Outra forma similar, *Pecopteris* sp. II, descrita por VIEIRA & IANNUZZI (2000b) para estratos da Formação Rio Bonito no Rio Grande do Sul, provavelmente corresponde a porções de pinas secundárias em vias de diferenciação, tipicamente encontradas em *P. pedrasica* READ. Considerando que o registro de *Pecopteris* sp. II restringe-se a um único espécime mal preservado, onde não é possível distinguir maiores detalhes do padrão de venação, uma ampliação da amostragem é necessária para efetivar tal classificação.

Recentemente, VIEIRA *et al.* (2004) descreveram uma forma bastante similar para os depósitos permianos da Formação Chutani no norte da Bolívia, mas mantiveram uma classificação aberta, i.e. *Pecopteris* cf. *P. pedrasica*, em função de que amostragem limitava-se a um único exemplar. No entanto, o espécime boliviano encontra-se em excelente estado de conservação, o que permite enquadrá-lo em *Pecopteris pedrasica* com relativa segurança.

Por fim, *Pecopteris pedrasica* READ é bastante semelhante a *P. vera* (GASTALDO & MATTEN, 1978), mas diferencia desta pelos seus distintos padrões de venação. Além disso, há algumas formas polimórficas de pecopterídeas descritas na literatura (CORSIN, 1951; BOUREAU, 1970; BOUREAU & DOUBINGER, 1975) que parecem assemelhar-se aos espécimes tratados aqui, mas na falta de ilustrações que permitam verificar as feições diagnósticas em detalhe, estas não foram comparadas. Deste modo, são mantidos os argumentos originais de READ (1941) que suportam a manutenção do epíteto *P. pedrasica*.

FIGURA 14 – *Pecopteris pedrasica* READ. A. Reconstituição de uma fronde baseada na associação de dois ou mais tipos de pinas e pínulas (B, C, D, E, F, G).

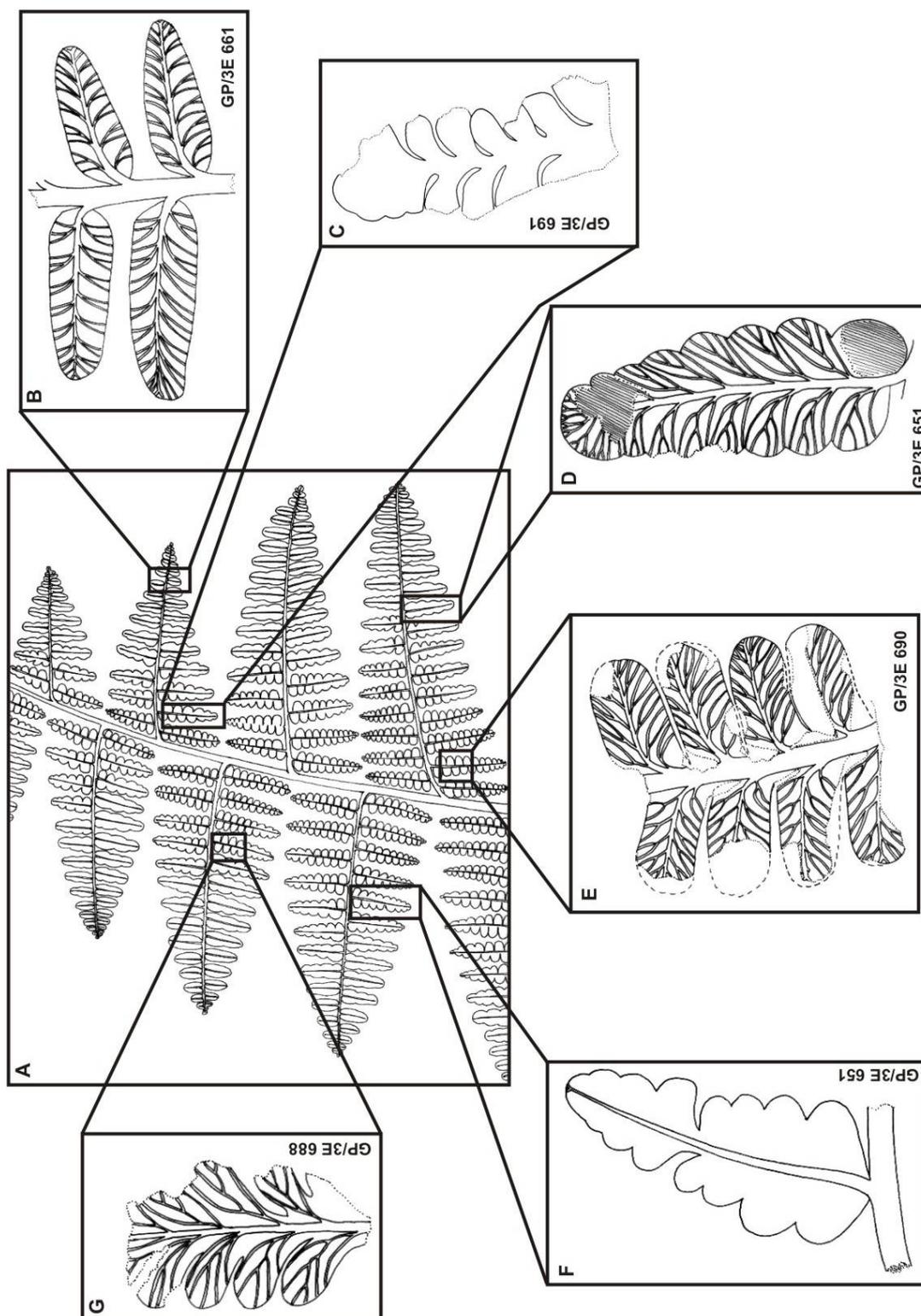


Tabela 7 - Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris pedrasica* READ. Onde: LF = Largura da Fronde, FMC = Fronde de maior comprimento, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP1 = Ângulo de Inserção das Pinas Primárias, P1/100mm = Densidade de Pinas Primárias a cada 10 centímetros, LP1 = Largura das Pinas Primárias, P1MC = Pina Primária de Maior Comprimento, LRP1 = Largura das Raque da Pinas Primária, AP2 = Ângulo de Inserção das Pinas Secundárias, P2/50 mm = Densidade de Pínulas Secundárias a cada 5 centímetros, LP2 = Largura das Pinas Secundárias, P2MC = Pina Secundária de Maior Comprimento, LRP2 = Largura das Raque da Pinas Secundária, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros		<i>Pecopteris pedrasica</i> Read
Frondes	LF mm	> 160
	FMC mm	> 245
	LRF mm	< 11
	AP1	60° - 70°
	P1/100 mm	2
Pinas Primárias	LP1 mm	< 200
	P1MC mm	< 125
	LRP1 mm	6
	AP2	45° - 90°
	P2/50 mm	< 6
Pinas Secundárias	LP2 mm	< 12
	P2MC mm	< 80
	LRP2 mm	0,4
	API	50° - 90°
	PI/10 mm	2 - 3
Pínulas	LPI mm	2,4 - 5,2
	CPI mm	4,0 - 12,0
	CPI/LPI	1,6 - 2,3
Venação	ANs	20° - 30°
	N°Ns	< 12
	Ns/mm	1

7.7. *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER

(Prancha, 7, Tab. 8, Figs. 15)

1986. *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER, Bol. IG-USP, 17: 62, Fig. 3, 16-23, Tab. 1.

2004. VIEIRA *et al.*, An. Acad. Bras. Cienc., 76: 119-120, Figs. 3A,B,C.

2004. *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER, An. Ac. Br. Cienc., 76: 119-120, Figs. 3A,B,C

Holótipo

Gp/3E – 1669a/b/cA

Material estudado

MHNC 283, 284, 285, 286, 287, 288

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Chutani

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmentos de frondes bipinadas e estéreis, com maior comprimento medido de 25mm e largura de 41mm. Raque da fronde com aproximadamente 5mm de largura, ao longo da qual se inserem pinas alternadamente, em ângulos entre 50° e 60°, bastante próximas umas as outras. Os fragmentos de pinas possuem até 80mm de comprimento por 15mm de largura e 3 mm de largura de raque. As pínulas estão dispostas alternadamente ao longo desta, em ângulos de 60° a 90°, sem espaços entre si, com densidade entre 3 a 4 por centímetro. As maiores pínulas possuem 8,3mm de comprimento e 4mm de largura, enquanto que as menores possuem 4,5mm de comprimento e 2,5mm de largura, o que resulta numa razão comprimento / largura entre 1,8 e 2,07. As pínulas são digitiformes, de margens retas e paralelas entre si, inseridas por toda a extensão de suas bases. O padrão de venação é caracterizado por uma nervura média reta e indivisa até quase o ápice, quando então, bifurca-se uma única vez. Desta, partem alternadamente nervuras laterais, em ângulos entre 30° e 50°, numa densidade de aproximadamente duas por milímetro, o que perfaz até 10 pares de nervuras laterais em cada pínula.

Discussão e comparações

Todas amostras contêm espécimes em que não estão preservados os ápices nem as bases das pinas, inviabilizando assim, a observação direta do formato destas. Entretanto, há uma diminuição progressiva do comprimento pinular em direção ao ápice das pinas, o que permite inferir um aspecto linear-lanceolado às mesmas. A julgar pelo padrão alterno de disposição das pínulas, acredita-se que as pinas são imparipinadas. Outra característica comum a grande parte destas amostras é a presença de um sulco longitudinal nas raques.

Em termos qualitativos, os espécimes aqui estudados correspondem perfeitamente aos descritos anteriormente como *Pecopteris dolianitii* (ROHN & RÖSLER, 1986). Em termos quantitativos, há somente uma pequena discordância com os valores apresentados anteriormente para esta espécie (Tab. 8). Trata-se do ângulo de inserção das pinas na fronde, uma característica altamente influenciada pelo histórico tafonômico associado ao fóssil em questão, portanto, sem significado taxonômico. Assim, esta pequena discordância pode ser descartada como razão para não enquadrar em *P. dolianitii* os espécimes aqui tratados.

FIGURA 15 – *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER. Desenho em câmara-clara do exemplar MHNC 287.

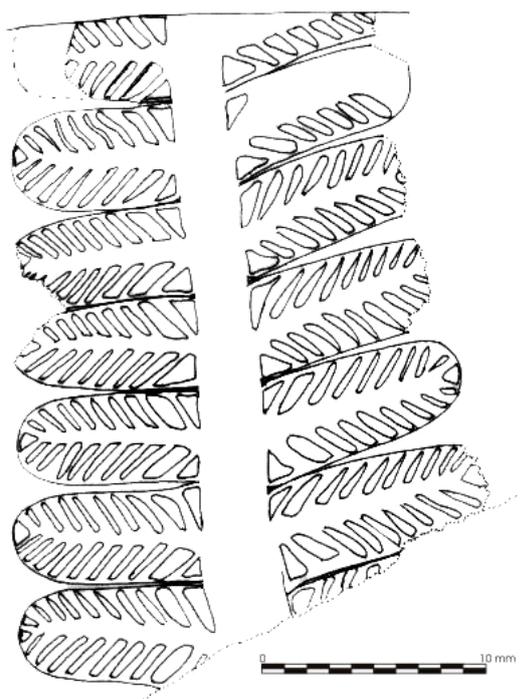


Tabela 8. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris dolianitii* ROHN & ROSLER. Onde: FMC = Fronde de maior comprimento, LF = Largura da Fronde, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP = Ângulo de Inserção das Pinas, P/100mm = Densidade de Pinas a cada 10 centímetros, PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

		<i>Pecopteris dolianitii</i>		
Parâmetros		ROHN & RÖSLER (1986)	VIEIRA <i>et al.</i> (2004)	MHNC 283, 284, 285, 286, 287, 288
Fronde	FMC mm	-	120,9	25
	LF mm	-	>78,2	41
	LRF mm	-	4,4	2,6
	AP	-	80° a 90°	50° a 60°
	P/100 mm	-	~ 1,5	1
Pina	PMC mm	>100	43,15	80
	LP mm	10 a 24	28,2	15
	LRP mm	0,7 a 2,6	1,5 a 3,0	3
	API	40° a 90°	55° a 90°	60° a 90°
	PI/10 mm	1,9 a 4,4	2 a 4	3 a 4
Pínulas	LPI mm	4,8 a 13,4	4,2 a 13,6	4,5 a 8,3
	CPI mm	1,8 a 4,5	2,0 a 5,8	2,5 a 4,0
	CPI/LPI	1,8 a 4,1	1,8 a 2,6	1,8 a 2,07
Venação	ANs	25° a 75°	30° a 60°	30° a 50°
	N°Ns	8 a 18	8 a 13	8 a 10
	Ns/mm	0,96 a 2,06	2	2

7.8. *Pecopteris anderssonii* HALLE

(Prancha 8, Tab. 9, Fig. 16)

1927. *Pecopteris anderssonii*. HALLE, Pal. Sinica, ser. A., 2(1): 78, Lâm. 18, Figs. 1-9.

1958. *Pecopteris anderssonii*. ARCHANGELSKY, Acta Geol. Lill., 2: 41, Figs. 22-4.

1972. *Pecopteris anderssonii* LEGUIZAMÓN, Ameghiniana, 11(4): 325-7, Fig. C,D, Lâm. V-2.

Material estudado

MHNC 12848, 12860, 12864, 12866, 12878

Ocorrência na América do Sul

Argentina – Bacia Central Patagónica: Formação Río Genoa; Bacia La Golondrina: Formação La Golondrina

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição

Fragmentos de frondes com 140 mm de comprimento e 39 mm de largura. Raque da fronde com 4 mm de largura, ao longo da qual dispõem-se pínulas, alternadamente, em ângulos de 45° a 80° e densidade de 9 pínulas a cada 10 cm. Pinas com comprimento máximo medido igual a 47 mm e largura igual a 15 mm, portando raques de até 1,5 mm de largura. As pínulas dispõem-se alternadamente ao longo da raque da pina, em ângulos de 40° a 80° , numa densidade de 3 a 4 por centímetro. As pínulas são digitiformes, de margens paralelas e retas, estão inseridas por toda a extensão de suas bases, medem até 7,5 mm de comprimento por 3 mm de largura, perfazendo uma razão comprimento / largura entre 2,2 e 3. A venação é caracterizada por uma veia média robusta, reta e indivisa até quase o ápice, quando então, se bifurca uma vez, produzindo dois pequenos ramos que, por sua vez bifurcam-se também, resultando em quatro pequenos ramos junto ao ápice da pínula. As nervuras laterais dispõem-se alternadamente ao longo da veia média, com leve decorrência, bifurcando-se pelo menos duas vezes, a primeira vez, junto ou proximamente à veia média e, a segunda vez, no segundo terço da distância compreendida entre a veia média e a margem da pínula, que é alcançada por 4 ramos resultantes. Na porção basal das pínulas, particularmente nas suas

porções catadrômicas, os ramos resultantes da segunda bifurcação podem, ou não, se bifurcarem novamente e darem origem a 7 ou 8 novos ramos.

Discussão e comparações

A característica distintiva desta forma é o seu padrão de venação, em que as bifurcações das nervuras laterais resultam numa densa rede de ramos terminais junto às margens das pínulas. Por esta particularidade, se distinguem de inúmeras pecopterídeas já descritas para o Gondvana sul-americano, à exceção de *Pecopteris anderssonii* HALLE (1927). A forma descrita é praticamente idêntica a esta espécie, inclusive no que tange às variações no padrão típico de dupla bifurcação das nervuras laterais, ou seja, nos raros casos em que há mais de duas bifurcações sucessivas. ARCHANGELSKY (1958) descreveu alguns espécimes de *P. anderssonii* provenientes de estratos Eopermianos da Argentina que, posteriormente, foram renomeados por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) como *Asterotheca anderssonii*.

Não está bem claro se todos os espécimes descritos anteriormente por ARCHANGELSKY (1958) eram de fato férteis e, então, passíveis de enquadramento em *A. anderssonii*, mas a julgar pelo estatus que esta morfo-espécie recebeu, de nova combinação, pressupõe-se que ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) combinaram sob este novo nome a morfo-espécie *P. anderssonii*. Como uma nova combinação, *P. anderssonii* deixa de existir como nome taxonômico válido, passando então a ser uma sinonímia de *A. anderssonii*.

Porém, conforme visto na discussão de *A. piatnitzkyi* e *P. pedrasica*, tal procedimento não está de acordo com as regras do CINB (GREUTER *et al.*, 2001) e não pode ser empregado quando os espécimes estão completamente estéreis. Desta forma, o nome *P. anderssonii* não pode ser combinado com *A. anderssonii*, que passa então a ser apenas um novo nome e não uma nova combinação. De fato, ao descrever pecopterídeas completamente estéreis da Formação Tasa Cuna (Eopermiano da Bacia Paganzo) como *Pecopteris anderssonii*, LEGUIZAMÓN (1972) chama a atenção ao fato de que seus espécimes são completamente estéreis e, portanto, não passíveis de classificação em *A. anderssonii*, ou seja, ignora a nova combinação feita por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) e mantém a espécie *P.*

anderssonii como um nome taxonômico válido, não sinônimo. Assim, a forma aqui descrita é classificada como *P. anderssonii* HALLE, pois são espécimes completamente estéreis.

FIGURA 16 – *Pecopteris anderssonii* HALLE. Desenho em câmara-clara do exemplar MHNC 12878

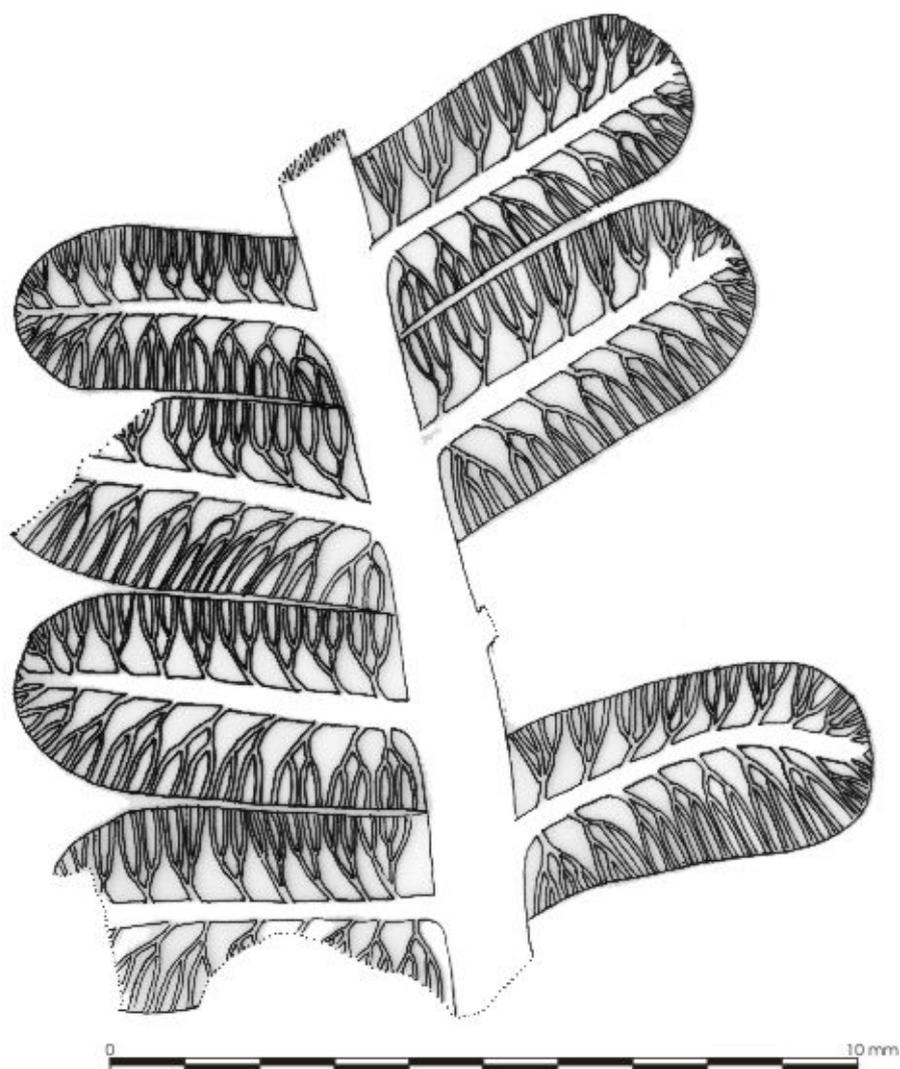


Tabela 9. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris anderssonii* HALLE. Onde: FMC = Fronde de maior comprimento, LF = Largura da Fronde, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP = Ângulo de Inserção das Pinas, P/100mm = Densidade de Pinas a cada 10 centímetros, PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros	<i>Pecopteris anderssonii</i>						
	MHNC						
	12848	12860	12864	12866	12878	Síntese	
Fronde	FMC mm	-	-	-	-	140	140
	LF mm	-	-	-	-	39	39
	LRF mm	-	-	-	-	4	4
	AP	-	-	-	-	45° a 80°	45° a 80°
	P/100 mm	-	-	-	-	9 / 10	9 / 10
Pina	PMC mm	40	43	47	40	26	47
	LP mm	15	15	14	15	9	15
	LRP mm	1,5	1,0	1,0	1,5	1,0	1,5
	API	50° a 80°	40° a 80°	40° a 80°	50° a 80°	40° a 80°	40° a 80°
	PI/10 mm	4	3	4	4	4	3 a 4
Pínulas	LPI mm	6,0	7,5	7,0	6,0	4,5	4,5 a 7,5
	CPI mm	2,0	3,0	3,0	2,0	2,0	2,0 a 3,0
	CPI/LPI	3	2,5	2,3	3	2,25	2,2 a 3,0
Venação	ANs	-	-	-	-	-	-
	N°Ns	-	8 a 10	-	-	6 a 8	6 a 10
	Ns/mm	-	2	-	-	-	2

7.9. *Pecopteris* sp. 1

(Prancha 9, Tab. 10, Fig. 17)

Material estudado

MHNC 12877

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição

Fragmentos de pinas, medindo, em média, 36 mm de comprimento por 10 mm de largura, com raque de 1 mm de largura, ao longo da qual dispõem-se pínulas alternadamente, em ângulos de 50° a 80°, juntas umas as outras, nunca sobrepostas, numa densidade de 4 por centímetro. As pínulas são digitiformes, inseridas por toda a extensão de suas bases, de ápice arredondado e margens paralelas entre si. Apresentam uma razão média entre o comprimento e a largura igual a 2, maior comprimento igual a 5 mm e maior largura igual a 2,5 mm. O padrão de venação caracteriza-se por uma veia média forte, reta e indivisa. Nervuras laterais partem alternadamente da veia média, em ângulos de quase 90°, aproximadamente 2 por milímetro, resultando em aproximadamente 8 pares em cada pínula. As nervuras laterais bifurcam-se uma única vez, sempre junto à veia média, originando ramos quase perpendiculares a esta e que alcançam as margens pinulares em ângulos próximos ao reto.

Discussão e comparações

A forma aqui descrita apresenta medidas equivalentes às descritas para *Pecopteris dolianitii* (ROHN & RÖSLER, 1986), no entanto, o espectro quantitativo desta espécie é muito amplo e abarca o descrito para várias outras espécies, por exemplo. Além disso, ao contrário de *P. dolianitii*, MHNC 12877 possui apenas uma única bifurcação das nervuras laterais e sempre muito próximas ou mesmo junto à veia média (Fig. 17). Dada a sua constância e relativa imunidade às vicissitudes tafonômicas, pode-se concluir que esta é uma característica própria deste espécime e não um resultado do processo de fossilização envolvido. Semelhante padrão de venação é muito comum e já foi

registrado em várias outras pecopterídeas, dentre elas, *Asterotheca singeri* (ARCHANGELSKY, 1958), *Gemellithea saudica* (WAGNER *et al.*, 1985), *Pectinangium unifurcata* (WAN & BASINGER, 1992), *Asterotheca* sp.1 (VIEIRA & IANNUZZI, 2000b). Entretanto, estes são exemplos de formas férteis, não passíveis de associação taxonômica com MHNC 12877, que é estéril.

A julgar por suas fotos e aspecto geral, *Pecopteris esperancensis* (ROHN & RÖSLER, 1986) apresenta grande semelhança com MHNC 12877, porém, de acordo com a descrição fornecida para esta espécie, as bifurcações das nervuras laterais ocorrem sempre no final do primeiro terço de sua extensão total e nunca junto às veias médias, invalidando então, a correlação taxonômica entre ambas formas. Como não foi analisado o material pecopterídeo da Laurásia e as informações bibliográficas constantes sobre algumas destas espécies não são satisfatórias para comparações seguras, mantém-se aqui uma classificação aberta em *Pecopteris* sp. 1.

FIGURA 17 – *Pecopteris* sp. 1. Desenho em câmara-clara do exemplar MHNC 12877.

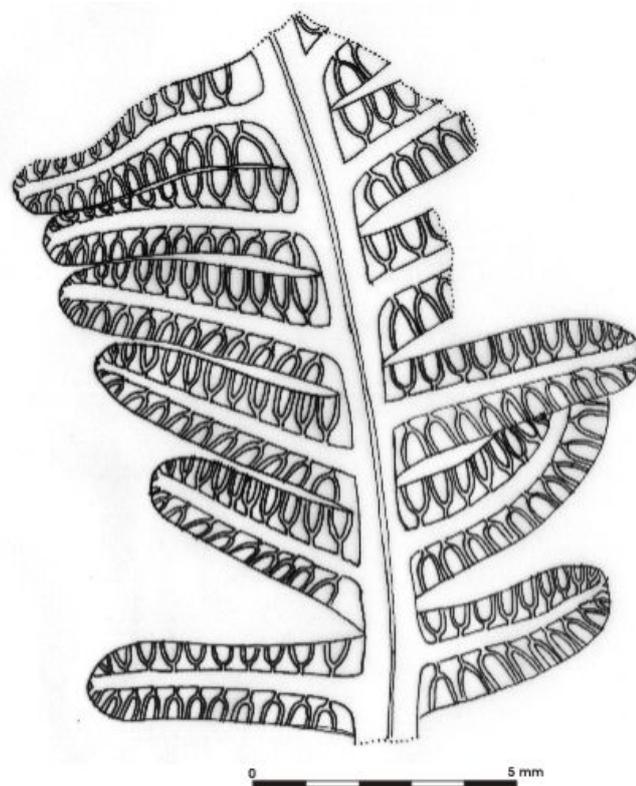


Tabela 10. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp.1. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros		<i>Pecopteris</i> sp. 1
		MHNC 12877
Pina	PMC mm	36
	LP mm	10
	LRP mm	1
	API	50 ° a 80 °
	PI/10 mm	4
Pínulas	LPI mm	5,0
	CPI mm	2,5
	CPI/LPI	2
Venação	ANs	~ 90 °
	N°Ns	8 a 10
	Ns/mm	2

7.10. *Pecopteris* sp. 2

(Prancha 9, Tab. 11)

Material estudado

MHNC 7755

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição

Fragmento de pina com 54 mm de comprimento por 10 mm de largura e raque com 1,0 mm de largura. As pínulas estão dispostas alternadamente sobre a raque da pina, em contato entre si, mas nunca se sobrepondo, formando ângulos de 40° a 90° e numa densidade de aproximadamente 4 por centímetro. As pínulas são digitiformes, inseridas à raque da pina por toda a extensão de suas bases e possuem margens inteiras e paralelas, medindo aproximadamente 5,2 mm de comprimento por 3,0 mm de largura, com razão comprimento / largura em média igual a 1,7. A veia média é reta e aparentemente indivisa.

Discussão e comparações

Conforme se depreende da descrição acima, o padrão de venação não está perfeitamente visível o que impossibilita conclusões taxonômicas seguras quanto a esta forma. Com relação à sua aparência geral e suas medidas, assemelha-se bastante aos espécimes descritos aqui como *Asterotheca* sp. 2, mas o grau de preservação é tão precário que não é possível assegurar se estão férteis ou estéreis. Muito provavelmente trata-se mesmo da forma estéril de *Asterotheca* sp. 2, mas à falta de mais amostras e detalhes diagnósticos confiáveis, mantém-se MHNC 7755 sob uma classificação aberta em *Pecopteris* sp. 2.

Tabela 11. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp.2. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas.

Parâmetros	<i>Pecopteris</i> sp. 2	
	MHNC 7755	
Pina	PMC mm	54
	LP mm	10
	LRP mm	1,0
	API	40 ° a 90 °
	PI/10 mm	4
Pínulas	LPI mm	3,0
	CPI mm	5,2
	CPI/LPI	1,7

7.11. *Pecopteris* sp. 3

(Prancha 9, Tab. 12)

Material estudado

MHNC 12863

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição

Fragmento de pina sem ápice nem base preservados, com 16 mm de comprimento, 16 mm de largura e 2 mm de largura da raque, ao longo da qual dispõem-se pínulas alternadamente, em ângulos de 50° a 80°, bem espaçadas umas das outras, à exceção na base, quando então chegam a tocar-se, porém sem nunca se sobrepor. As pínulas possuem ápices levemente acuminados, margens pouco paralelas e estão inseridas à raque da pina por toda a extensão de suas bases. Medem até 8,5 mm de comprimento por 2 mm de largura, perfazendo uma razão comprimento / largura igual a 4,25.

Discussão e comparações

Trata-se de um espécime com característica bastante distintiva dos demais espécimes estudados, pois apresenta pínulas compridas, finas, e bem espaçadas entre si. Superficialmente, lembram *Pecopteris* sp. 2, descrita por ROHN & RÖSLER (1986), mas sem o mesmo grau de recurvamento de suas pínulas. O grau de preservação deste espécime é bastante ruim, o que coloca em dúvida se esta é realmente a forma do organismo que deu origem ao fóssil, ou se é resultado do processo tafonômico envolvido. O contorno do fóssil parece não estar perfeitamente preservado, logo, as margens pinulares podem ser mais afastadas da veia média do que parece, ou seja, as pínulas podem ter larguras maiores do que a medida e, com isso, serem mais próximas umas as outras. Por tratar-se de um único espécime e por estar muito mal preservado, sem padrão de venação visível, mantém-se aqui a classificação aberta em *Pecopteris* sp. 3, até que sua validade como nova forma pecopterídea possa ser testada à luz de novos espécimes.

Tabela 12. Valores medidos e calculados para os espécimes *Pecopteris* sp.2. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros		<i>Pecopteris</i> sp. 3
		MHNC 12863
Pina	PMC mm	47
	LP mm	15
	LRP mm	1,5
	API	40 ° a 80 °
	PI/10 mm	3 a 4
Pínulas	LPI mm	7,5
	CPI mm	3,0
	CPI/LPI	2,3 a 3,0
Venação	ANs	~ 90 °
	N°Ns	8 a 10
	Ns/mm	2

7.12. *Pecopteris* sp. 4

(Prancha 9, Tab. 13, Fig. 18)

Material estudado

MHNC 12872, 12874

Ocorrência na América do Sul

Bolívia – Gp. Titicaca: Formação Copacabana

Idade

Eopermiano

Descrição

Fragmento de fronde com 26 mm de comprimento e 17 mm de largura, com raque de 1,0 mm de largura, sobre a qual inserem-se alternadamente as pinas, em ângulos de 40° a 60°, aproximadamente duas por centímetro. As pinas estão ainda indiferenciadas e se assemelham a pínulas lobuladas de 9 mm de comprimento, por 6 mm de largura e raque de 1,0 mm de largura. Os lóbulos possuem em média 1,5 mm de largura, ocorrendo aproximadamente 3 lóbulos a cada 5 mm, e os que se encontram na base podem sobrepor levemente a raque da fronde.

Discussão e comparações

Estes espécimes encontram-se muito mal preservados, de modo que o padrão de venação não está visível. Entretanto, seu contorno está muito bem definido, o que possibilita reconhecer uma forma nitidamente lobulada. Por esta característica, assemelha-se a *Pecopteris pedrasica* (READ, 1941). Baseado nesta semelhança superficial com *P. pedrasica*, seus segmentos foram tomados como pinas em vias de diferenciação e não como pínulas lobuladas. Neste contexto, o aprofundamento e individualização de cada lóbulo formarão as futuras pínulas, mas ainda não refletem as dimensões finais destas. O precário grau de preservação inviabiliza qualquer comparação mais efetiva entre MHNC 12872 e 12874 e *P. pedrasica*, por isso mantém-se aqui esta forma sob uma classificação aberta em *Pecopteris* sp. 4.

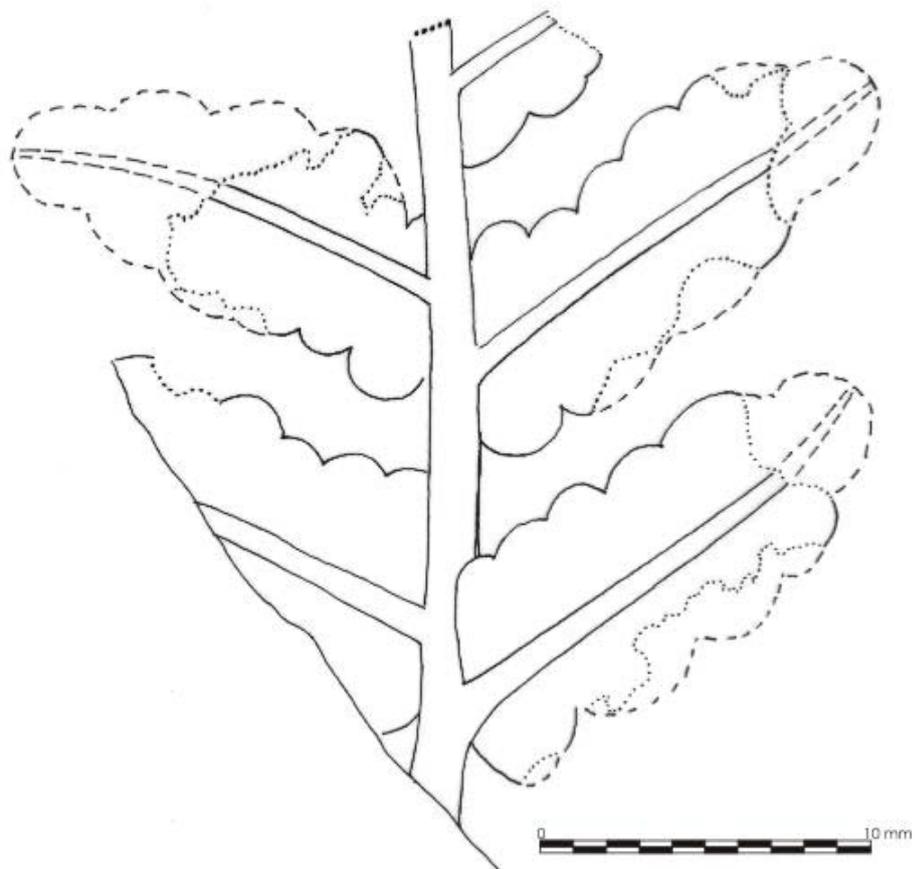
FIGURA 18 – *Pecopteris* sp. 4. Desenho em câmara-clara do exemplar MHNC 12874-2.

Tabela 13. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp. 4. Onde: FMC = Fronde de maior comprimento, LF = Largura da Fronde, LRF=Largura da Ráquis da Fronde, AP = Ângulo de Inserção das Pinas, P/100mm = Densidade de Pinas a cada 10 centímetros, PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, Llob = Largura dos lóbulos, DLob = .Densidade de lóbulos por centímetro.

Parâmetros	<i>Pecopteris</i> sp. 4	
	MHNC 12872, 12874	
	FMC mm	26
	LF mm	17
Fronde	LRF mm	1,0
	AP	40 ° a 60 °
	P/100 mm	2
	PMC mm	9,0
	LP mm	6,0
Pina	LRP mm	1,0
	Llob mm	1,5
	DLob/10mm	3 / 5

7.13. *Pecopteris* sp. 5

(Prancha 10, Tab. 14, Fig. 19)

Material estudado

URC PT 39 / 2A; 39 / 9; 50 / 28; 50 / 35

Ocorrência na América do Sul

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmentos de pinas com até 123 mm de comprimento por 23 mm de largura, e raque com até 2,0 mm de largura, ao longo da qual inserem-se pínulas, alternadamente, em ângulos entre 40° a 90°, numa densidade de até 3 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, de margens retas e paralelas, inseridas à raque da pina por toda a extensão de suas bases, com comprimento de até 16 mm e largura máxima de 4,6 mm, cuja razão comprimento / largura varia entre 2,7 a 3,7.

Possuem uma veia média fina, com aproximadamente 0,5 mm de largura, que parte da raque da pina com leve decorrência e segue reta e indivisa até quase o ápice, quando então, se divide uma única vez. As nervuras laterais partem oblíqua e alternadamente da veia média, com pouquíssima decorrência, em ângulos de 45° a 60°, sofrendo uma única bifurcação no início do último terço da extensão compreendida entre a veia média e a margem da pínula. Os ramos resultantes desta bifurcação apresentam concavidades voltadas para si, ou seja, interna. Ocorrem cerca de 10 a 14 pares de nervuras laterais por pínula, numa densidade de aproximadamente 2 nervuras laterais por milímetro.

Discussão e comparações

Conforme visto na discussão de *Asterotheca* sp. 3, os exemplares aqui descritos foram classificados anteriormente como *Dizeugotheca* sp. 1 (OLIVEIRA, 1994), dada sua grande semelhança com este gênero. Porém, essa semelhança deve-se à ocorrência de pseudo-sinângios formados pelo sedimento encapsulado entre as nervuras das pínulas. Dado o volume com que ocorrem tais estruturas, é muito difícil, ou mesmo impossível visualizar o

padrão de venação, mas em pelo menos um exemplar, URC PT 50 / 28, as porções superiores da pina apresentam-se sem tais estruturas, ou seja, com o padrão de venação perfeitamente visível.

Dentre as pecopterídeas já descritas para o Gondvana, *Asterotheca feruglioi* (FRENGUELLI, 1953) apresenta grande semelhança quantitativa e qualitativa com os exemplares descritos aqui, mas não pode ser relacionada com os estes últimos por se tratar de gênero exclusivo de frondes férteis. Entretanto, ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) ilustram e figuram alguns espécimes de *A. feruglioi* que parecem ser completamente estéreis (Fig. 6, Lam. 6), ou seja, que não poderiam ter sido enquadrados no gênero *Asterotheca* e portanto, passíveis de correlação com o material aqui descrito. Entretanto, à falta de material correspondentes a *A. feruglioi* para comparações mais efetivas, manteve-se aqui uma classificação aberta do material em *Pecopteris* sp. 5.

FIGURA 19 – *Pecopteris* sp. 5. Desenho em câmara-clara do exemplar URC/PT 39/9.

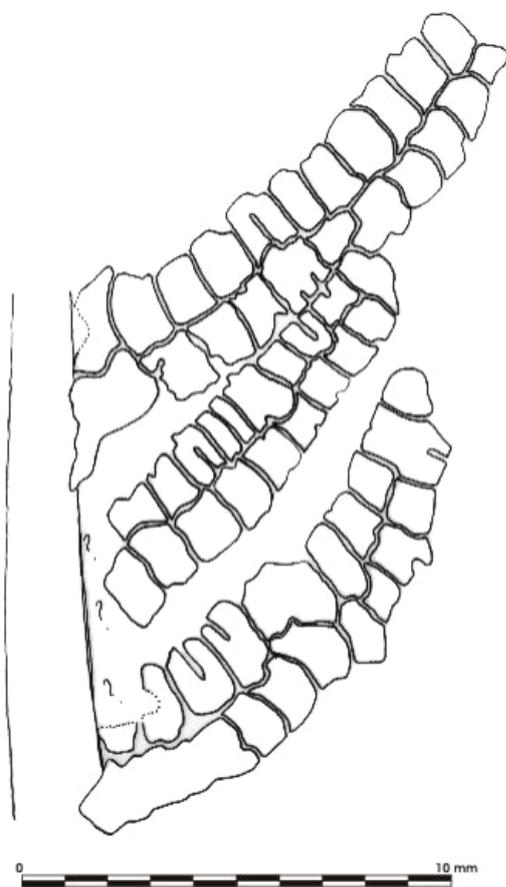


Tabela 14. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp. 5. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros		<i>Pecopteris</i> sp. 5				
		URC PT				
		39 / 9	39 / 2A	50 / 28	50 / 35	Síntese
Pinas	PMC mm	58	47	95	50	> 123
	LP mm	23	23	23	18	16,0 a 23,0
	LRP mm	-	-	2,5	-	2,5
	API	40° a 80°	40° a 80°	40° a 80°	50° a 70°	40° a 90°
	PI/10 mm	2,0	3,0	2,5 a 3,0	2,0	2,0 a 3,0
Pínulas	LPI mm	14,0	10,0	11,0	16,0	10,0 a 16,0
	CPI mm	4,6	3,4	4,0	4,4	3,4 a 4,6
	CPI/LPI	3,0	2,9	2,7	3,6	2,7 a 3,7
Venação	ANs	-	-	45° a 60°	-	45° a 60°
	N°Ns	-	-	10 a 14	-	10 a 14
	Ns/mm	-	-	2	-	2

7.14. *Pecopteris* sp. 6

(Prancha 10, Tab. 15)

Material estudado

MP-Pb 166, 167, 170, 179A, 179B

Ocorrência na América do Sul

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmentos de pinas, com até 61 mm de comprimento e 27 mm de largura, com raque de 1,5 mm de largura, com sulco longitudinal. As pínulas dispõem-se alternadamente ao longo da raque da pina, em ângulos de 50° a 90°, sem espaços entre si, com densidade entre 2 a 3 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, inseridas por toda a extensão de suas bases, de margens retas e paralelas entre si, medindo até 17,0 mm de comprimento por 5,0 mm de largura, resultando numa razão comprimento / largura entre 2,2 e 3,5. O padrão de venação, não é perfeitamente visível.

Discussão e comparações

Conforme visto na discussão de *Asterotheca* sp. 3, estas amostras foram descritas anteriormente como *Dizeugotheca bortoluzzii* (CAZULLO-KLEPZIG, 1978), em função de sua grande semelhança com este gênero, mas são exemplares completamente estéreis, não passíveis de tal enquadramento taxonômico. O que foi interpretado como sinângios são, na realidade, pseudo-sinângios e não foram encontrados sinângios verdadeiros. Embora, os pseudo-sinângios presentes sejam resultante das veias médias e nervuras laterais, a abundância e a forma com que ocorrem inviabilizam a observação do padrão de venação, de forma que comparações e correlações taxonômicas ficam comprometidas. Apesar disso, é possível reconhecer a forma pecopterídeas das pínulas, bem como o caráter estéril do material, o que permite então, classificar o material como *Pecopteris* sp. 6.

Tabela 15. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp. 6. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros	<i>Pecopteris</i> sp. 6			Síntese	
	MP-Pb 166 / 170	MP-Pb 167	MP-Pb 179B		
Pinas	PMC mm	60	58	61	> 61,0
	LP mm	15	22	27	> 27,0
	LRP mm	-	-	2,5	2,5
	API	70° a 90°	70° a 80°	70° a 90°	50° a 90°
	PI/10 mm	3,0	2,0	2,0	2,0 a 3,0
Pínulas	LPI mm	10,0	16,0	17,0	> 17,0
	CPI mm	4,0	4,5	5,0	> 5,0
	CPI/LPI	2,5	3,5	3,4	2,2 a 3,5
Venação	ANs	-	-	-	-
	N°Ns	-	-	-	> 8
	Ns/mm	-	-	-	2

7.15. *Pecopteris* sp. 7

(Prancha 10, Tab. 16, Fig. 20)

Material estudado

MP-Pb 179A

Ocorrência na América do Sul

Brasil – Bacia do Paraná: Formação Rio do Rasto

Idade

Neopermiano

Descrição

Fragmento de pina com 33 mm de comprimento por 15 mm de largura, portando raque de 1,5 mm de largura, cujas pínulas estão inseridas formando ângulos de 50° a 80° e numa densidade de aproximadamente 2 pínulas por centímetro. As pínulas são digitiformes, com porções basais mais largas que as apicais, margens sinuosas e ápices não preservados, medindo até 9,0 mm de comprimento por 4,0 mm de largura, ou seja, com razão comprimento / largura igual a 2,2. Possuem veia média bem visível, levemente decorrente, reta e indivisa até o fim do fragmento de pínula. As nervuras laterais partem da veia média decorrentemente, flexionando-se logo em seguida em direção à margem. Muito próximo à veia média, sofrem uma bifurcação, dando origem a dois ramos, dos quais, o acroscópico sofre uma segunda bifurcação, de modo que três pequenos ramos alcançam as margens pinulares. O correm no mínimo 8 pares de nervuras laterais por pínula, numa densidade de aproximadamente 2 por milímetro.

Discussão e comparações

Esta amostra também foi classificada anteriormente como *Dizeugotheca bortoluzzii* (CAZZULO-KLEPZIG, 1978), mas é completamente estéril, inclusive sem os pseudo-sinângios que simulam a aparência deste gênero fértil. Trata-se de folhagem bastante distinta das demais pelo seu contorno, que, a grosso modo, lembra muito as frondes lobuladas de *Pecopteris pedrasica*. Porém, ao contrário desta espécie, MP-Pb 179A não estão bem definidas as margens pinulares, logo, a semelhança com lóbulos que apresentam pode ser apenas aparente. Considerando-se que algumas nervuras

laterais apresentam-se consideravelmente mais extensas do que outras e que tal característica não reflete uma possível irrigação de cristas e vales lobulares, ou seja, não está relacionada aos prováveis lóbulos, é plausível supor que, de fato, os limites observados não são os limites reais das margens pinulares e que, portanto, a forma e contorno observados nestas pínulas não são as originais. Por isto e mais o fato de que não compartilham exatamente o mesmo padrão de venação, MP-Pb 179A não é classificado aqui como *Pecopteris pedrasica*, embora exista grande semelhança com esta espécie.

A irregularidade de preservação por vezes confere uma aparência recortada a algumas porções das margens pinulares, tal como descrito para *Asterotheca golondrinensis* (ARCHANGELSKY *et al.*, 1999), mas como esta característica não ocorre uniformemente ao longo das pínulas e como são folhagens em estágios de vida diferentes, não há como classificar o exemplar aqui descrito nesta espécie. Por fim, são bastante semelhantes a *Asterotheca frenguelli* (CÚNEO *et al.*, 2000), mas o estado de preservação com que se encontram os espécimes aqui estudados não permite uma comparação segura, uma vez que não estão preservados os ápices pinulares e o padrão de venação não é inteiramente visível ao longo das pínulas, sendo muito poucas as nervuras laterais preservadas (o desenho fornecido é uma amplificação do pouco observado). Além do mais, *Asterotheca frenguelli* é uma forma fértil e MP-Pb 179A é completamente estéril. Assim, mantém-se aqui uma classificação aberta em *Pecopteris* sp. 7, dada a má preservação do material.

FIGURA 20 – *Pecopteris* sp. 7. Desenho em câmara-clara do exemplar MP-Pb 197A.

Tabela 16. Valores medidos e calculados para os espécimes de *Pecopteris* sp. 7. Onde: PMC = Pina de Maior Comprimento, LP = Largura das Pinas, LRP = Largura das Raque da Pinas, API = Ângulo de Inserção das Pínulas, PI/10mm = Densidade de Pínulas por Centímetro, LPI = Largura das Pínulas, CPI = Comprimento das Pínulas; CPL/LPI = Razão Comprimento/Largura das Pínulas, ANs = Ângulos das Nervuras Secundárias, N°Ns = Número de Nervuras Secundárias, Ns/mm = Densidade de Nervuras Secundárias por Milímetro.

Parâmetros		<i>Pecopteris</i> sp. 7
		MP-Pb 179A
Pina	PMC mm	33
	LP mm	15
	LRP mm	2,5
	API	50 ° a 80 °
	PI/10 mm	2
Pínulas	LPI mm	9,0
	CPI mm	4,0
	CPI/LPI	2,2
Venação	ANs	-
	N°Ns	> 8
	Ns/mm	2

8. DISCUSSÕES

Mais do que uma mera listagem de tipos pecopterídeos ocorrentes nos níveis estudados, os resultados taxonômicos obtidos permitem uma série de considerações paleontológicas. Assim, o presente capítulo divide-se em discussões taxonômicas, paleobiológicas, tafonômicas, paleoecológicas e paleofitogeográficas.

As discussões taxonômicas aqui apresentadas são um aprofundamento das discussões feitas para cada forma descrita e classificada no capítulo anterior. Neste sentido, as classificações apresentadas implicam em considerações acerca da relação entre *Asterotheca* e *Dizeugotheca*, mas também em relação a questões referentes à identificação e classificação de pecopterídeas sob diferentes contextos preservacionais.

As discussões paleobiológicas referem-se a *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELI e *Pecopteris pedrasica* READ, uma vez que a correta identificação e classificação destas formas passou pelo reconhecimento de que tratavam-se de frondes polimórficas, ou seja, de frondes com diferentes formas num mesmo indivíduo. Assim, foi possível constatar uma relação ontogenética entre estas distintas formas e, a partir desta, montar um esquema de desenvolvimento para este tipo de fronde polimórfica.

As discussões tafonômicas referem-se especificamente às frondes, embora muitos de seus conceitos sejam comuns a todos os tipos de folhas. Estas discussões fundamentam-se na necessidade de definição da representatividade ecossistêmica de tais restos, uma vez que, dependendo do grau de transporte dos mesmos, uma ou mais unidades ecológicas poderão estar representadas nas assembléias estudadas. Esta definição é imprescindível às discussões paleoecológicas desejadas, pois garantem a acuidade dos resultados em relação ao paleoambiente representado nos níveis em questão.

As discussões paleoecológicas são desenvolvidas com base nas ecomorfolgias encontradas nas frondes aqui descritas e na estrutura populacional das assembléias de cada uma das formações estudadas. Dada a ausência de informações correlatas nas demais pecopterídeas sul-americanas, ou seja, naquelas não estudadas diretamente aqui as implicações e aplicações paleoecológicas dos caracteres aqui identificados estão restritas às formações

Rio Bonito e Rio do Rasto, da Bacia do Paraná e das formações Copacabana e Chutani, do Grupo Titicaca.

As discussões paleoecológicas baseiam-se nas abordagens em Tipos (ou grupos) Funcionais. Tipos Funcionais são grupos formados pelos organismos que portam as mesmas características ecomorfológicas e/ou ecofisiológicas, independentemente da classificação taxonômica que recebam. Por estas características, organismos de distintos grupos taxonômicos compartilham uma mesma funcionalidade ecológica (McINTYRE, 1999).

Esta abordagem elimina o problema de correlações e comparações entre vegetações com distintas composições florísticas, pois é independente da classificação taxonômica recebida pelos elementos envolvidos (PILLAR, 1999a). Esta faculdade é particularmente útil à paleontologia, uma vez que elimina problema de indefinição taxonômica comum à maioria dos fósseis. Nestes casos, os esforços passam a concentrar-se na identificação dos grupos funcionais, e não mais em grupos taxonômicos. Uma vez identificados, é possível relacionar unidades ecológicas distintas em termos espaciais (DÍAZ *et al.*, 1999) e, por extensão, temporais.

Por fim, as discussões paleofitogeográficas procurarão integrar os resultados obtidos e discutidos, de modo a apresentar um modelo integrado do significado paleontológico das pecopterídeas na América do Sul.

8. 1. TAXONOMIA

As descrições taxonômicas e revisões estabelecidas no capítulo anterior possibilitaram o reconhecimento de pelo menos quinze distintas formas de pecopterídeas, das quais somente quatro estão em condições de preservação satisfatória o suficiente para permitir uma classificação confiável em morfo-espécies definidas, a saber, em *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI, *Pecopteris pedrasica* READ, *P. anderssonii* HALLE e *P. dolianitii* ROHN & RÖSLER. As demais formas só puderam ser seguramente classificadas como morfo-espécies indefinidas dos morfo-gêneros *Asterotheca* PRESL e *Pecopteris* BRONGNIART.

Assim, tem-se quatro formas classificadas em morfo-espécies definidas e onze classificadas abertamente como *Asterotheca* spp. ou *Pecopteris* spp.

Destes, apenas *Pecopteris* sp. 4 pode ser relacionado a uma das morfo-espécies aqui descritas, os demais tipos, possuem afinidades taxonômicas com morfo-espécies não descritas aqui. Em alguns casos, o enquadramento taxonômico em morfo-espécies descritas por outros autores só não foi realizado porque não foi possível esclarecer alguns detalhes acerca de um ou outro carácter específico.

Este é o caso particular de *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* e *Asterotheca* sp. 3, que são extremamente semelhantes a *Asterotheca anderssonii* HALLE e *Asterotheca feruglioi* FRENGUELLI, respectivamente. No primeiro caso, não foram assim classificados por uma pequena discrepância na bifurcação das nervuras laterais terminais e, no segundo caso, por diferenças nas dimensões pinulares. As demais formas permanecem sem qualquer paralelo taxonômico possível.

Considerando-se o motivo que levou à classificação destas formas em onze tipos indefinidos de pecopterídeas, ou seja, o estado de preservação e/ou a baixa quantidade de espécimes, este número parece elevado. Entretanto, considerando-se o fato de que estes espécimes provêm de distintas unidades litoestratigráficas e geocronológicas, a quantidade de tipos indefinidos obtida torna-se bastante plausível.

Em termos quantitativos, os valores paramétricos obtidos para cada forma aqui descrita são muito próximos uns dos outros, o que sugere uma indistinção numérica às mesmas. Isto pode ser facilmente observado no Gráfico 1, onde os valores paramétricos passíveis de comparação (i. e., os ocorrentes em todos os tipos) foram agrupados em gráficos para melhor demonstrar suas semelhanças numéricas. A fim de testar a significância estatística desta similaridade quantitativa aparente, os valores paramétricos em questão foram submetidos a testes qui-quadrado (X^2). Os resultados obtidos foram então comparados com os resultados de testes qui-quadrado aplicados a valores paramétricos de morfo-espécies já definidas e aceitas pela comunidade paleobotânica, particularmente aquelas descritas por ROHN & RÖSLER (1986), que melhor disponibilizam os valores em questão.

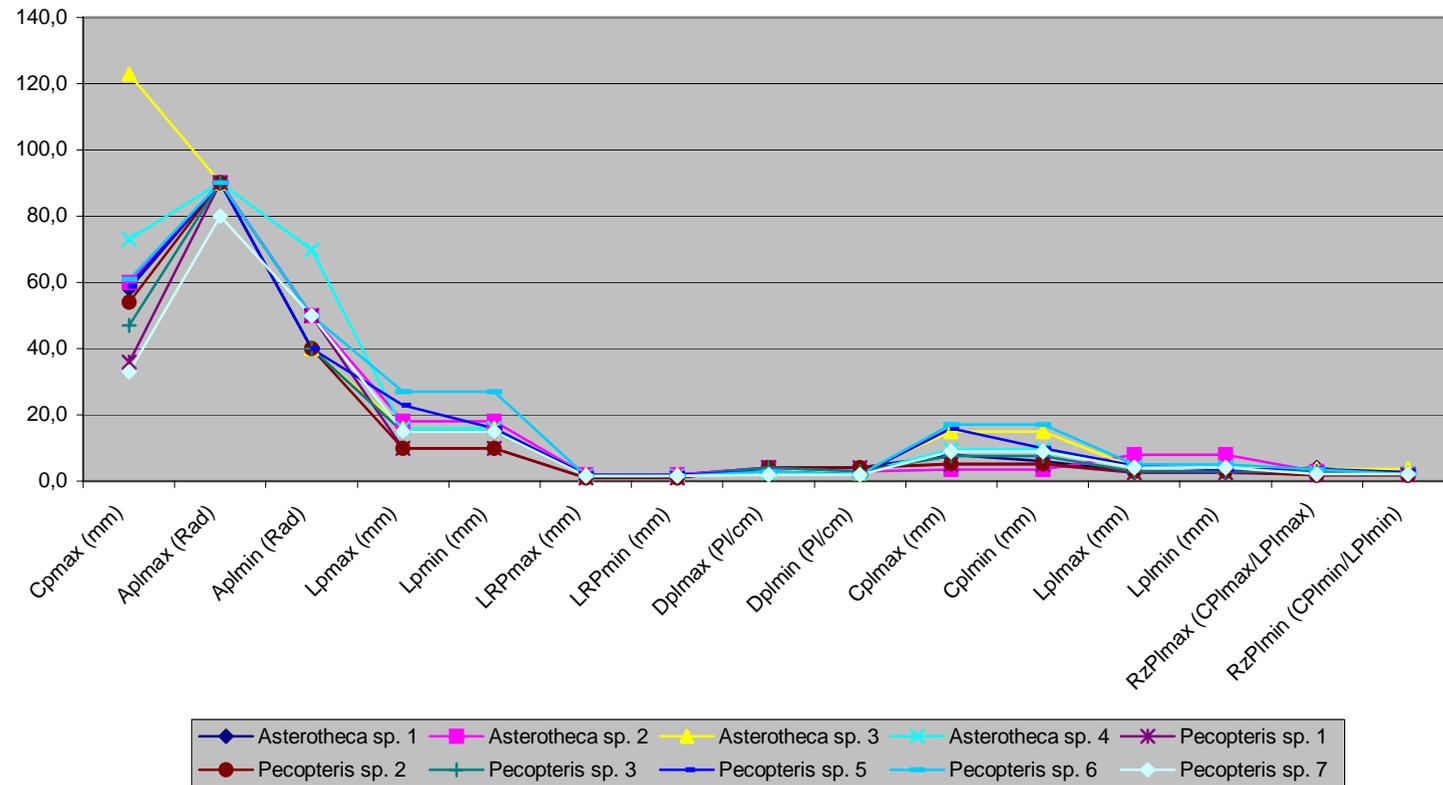


Gráfico 1 – Valores paramétricos absolutos das pinas e pínulas das formas aqui classificadas abertamente. Onde, respectivamente, Cpmax = comprimento máximo da pina; Aplmax e Aplmin = ângulo máximo e mínimo de inserção pinular; Lpmax e Lpmin = largura máxima e mínima das pinas; LRPmax e LRPmin = largura máxima e mínima das raques das pinas; Dplmax e Dplmin = densidade máxima e mínima de pínulas por centímetro; Cplmax e Cplmin = comprimento máximo e mínimo das pínulas; Lplmax e Lplmin = largura máxima e mínima das pínulas e RzPlmax e RzPlmin = razão pinular máxima e mínima (comprimento pinular/largura pinular).

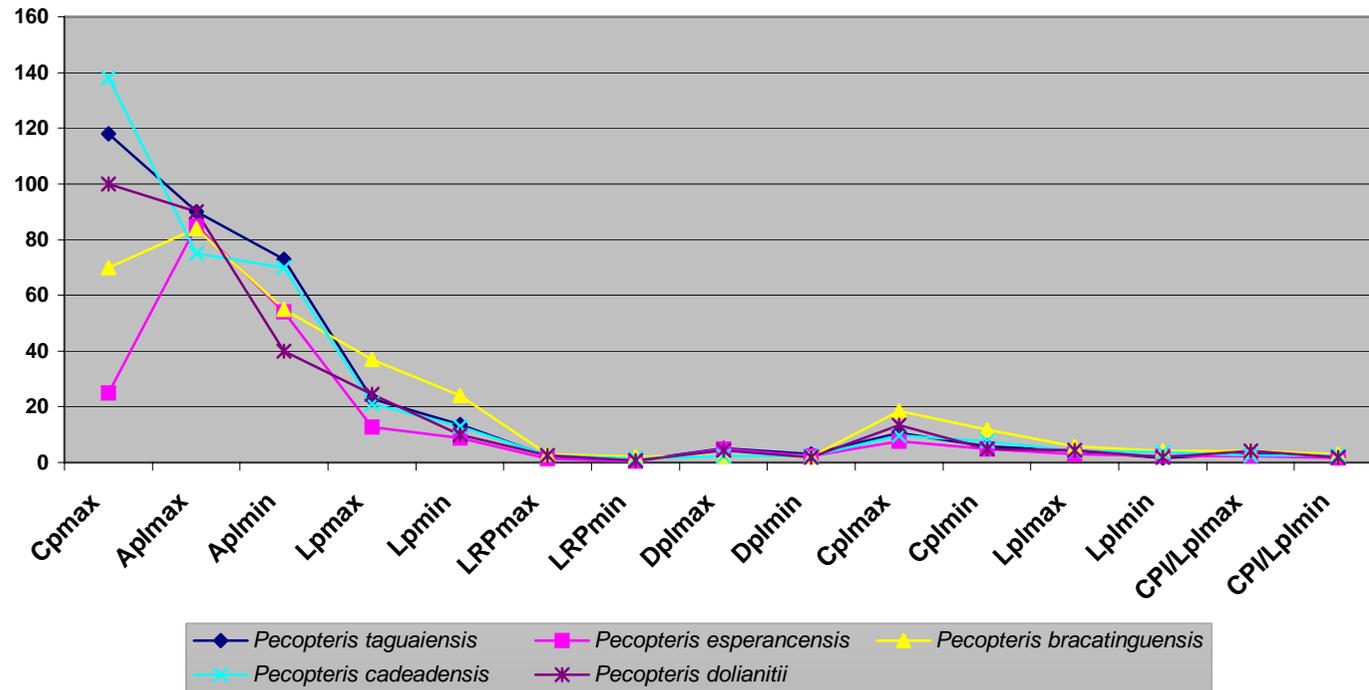


Gráfico 2 –Valores paramétricos absolutos das pinas e pínulas das morfo-espécies definidas por ROHN & RÖSLER (1986).

Tomados em termos absolutos, os valores paramétricos das morfo-espécies de ROHN & RÖSLER (1986) também parecem muito semelhantes entre si (Gráfico 2). Porém, quando submetidos a análise estatística, observa-se que seus valores paramétricos de pinas e pínulas diferem significativamente entre si ($p < 0,05$), ou seja, são maiores do que as diferenças esperadas para uma variação aleatória natural de uma população. Espera-se, então, que as formas aqui classificadas abertamente tenham também uma distribuição quantitativa semelhante, caso contrário, não se justificaria sua identidade em dez tipos distintos.

A análise estatística dos tipos aqui classificados como *Asterotheca* spp. e *Pecopteris* spp. (menos *Pecopteris* sp. 4) revelou que seus valores paramétricos de pinas e pínulas também diferem significativamente entre si ($p < 0,05$), corroborando então, as diferenças observadas em seus caracteres qualitativos. Deste modo, é possível assegurar quantitativa e qualitativamente uma diferença entre cada uma das formas aqui classificadas abertamente em *Asterotheca* e *Pecopteris*.

Pecopteris sp. 4 não foi incluída na análise porque seu estado de preservação não permite a visualização e mensuração de muitos parâmetros descritivos, logo, inviabilizando sua comparação quantitativa com as demais formas. Entretanto, sua distinção das demais formas é assegurada pela sua singularidade qualitativa, uma vez que trata-se de espécime com pínulas aparentemente lobuladas e consideravelmente mais longas.

8.1.1. Taxonomia: Espécimes Fértéis

Outra questão relativa aos resultados taxonômicos obtidos aqui é a extrema semelhança dos espécimes férteis aqui classificados no morfo-gênero *Asterotheca* PRESL com aqueles de *Dizeugotheca* ARCHANGELSKY & DE LA SOTA. À exceção de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI, os demais espécimes aqui classificados como *Asterotheca* possuem semelhança tão grande com *Dizeugotheca*, que alguns (*Asterotheca* sp. 2 e *Asterotheca* sp. 3) já foram assim classificados anteriormente (CAZZULO-KLEPZIG, 1978; OLIVEIRA, 1994). Porém, a presença de sinângios em forma de roseta é prova incontestável de que se tratam mesmo de *Asterotheca*.

No caso dos espécimes classificados aqui como *Asterotheca* sp. 2 e *Asterotheca* sp. 3, sua antiga classificação em *Dizeugotheca bortoluzzii* (CAZZULO-KLEPZIG, 1978) e *Dizeugotheca* sp. 1 (OLIVEIRA, 1994), respectivamente, implica em algumas considerações acerca da presença do gênero *Dizeugotheca* no Brasil. A princípio, tanto uma quanto outra destas formas de *Dizeugotheca* estariam automaticamente desfeitas pela nova classificação proposta. Porém, isto não seria possível porque, em ambos os casos, não foram analisados a totalidade dos espécimes que compunham os tipos de *Dizeugotheca bortoluzzii* e *Dizeugotheca* sp.

Entretanto, os espécimes não analisados de *Dizeugotheca bortoluzzii* que foram citados e figurados originalmente (CAZZULO-KLEPZIG, 1978), não foram encontrados e possivelmente estejam extraviados. Desta forma, o conjunto analisado representa a totalidade *atual* dos tipos correspondentes a *Dizeugotheca bortoluzzii*, permitindo então a invalidação desta espécie como uma entidade taxonômica real, uma vez que não há mais representantes desta.

O mesmo, porém, não pode ser afirmado com relação a *Dizeugotheca* sp. 1 (OLIVEIRA, 1994). Com isso, o gênero ainda estaria representado no Brasil pelos espécimes não analisados de *Dizeugotheca* sp. 1 e *Dizeugotheca* sp. 2. Entretanto, esta representatividade é duvidosa, uma vez que parte substancial dos espécimes que compunham o universo total de *Dizeugotheca* no Brasil foi classificada como *Asterotheca* e/ou *Pecopteris* (vide o capítulo anterior e VIEIRA & IANNUZZI, 2000b). De fato, os espécimes analisados estavam dentre os que melhor representavam *Dizeugotheca* sp. 1. Por este motivo, a presença de *Dizeugotheca* no Brasil será mantida em função dos espécimes não analisados citados, mas com as devidas reservas acerca desta identidade taxonômica.

Os espécimes aqui classificados como *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* e *Asterotheca* sp. 1, possuem uma semelhança tão grande com *Dizeugotheca*, que é possível que *Dizeugotheca branisae* ARRONDO (1967), ocorrente nos mesmos níveis, seja na realidade uma destas formas (*Asterotheca* sp. 1, mais especificamente). *D. branisae* foi erigida com base em espécimes férteis inéditos da Formação Copacabana, mas posteriormente ARCHANGELSKY (1993) sugeriu informalmente que sob este nome fossem incluídos também os

espécimes estéreis destes níveis que foram identificados por RODRIGO & CASTAÑOS (1980) como *Pecopteris hemitelioides* BRONGNIART.

Porém, se é verdade que frondes férteis de *D. branisae* possuem porções vegetativas idênticas a *P. hemitelioides*, o mesmo acontece com *D. waltonii* ARCHANGELSKY & De La SOTA e *Asterotheca hemitelioides* KIDSTON. De fato, *D. waltonii* foi erigida com base em espécimes anteriormente classificados como *A. hemitelioides* (ARCHANGELSKY, 1958), cujas porções estéreis são atribuíveis a *P. hemitelioides*. Assim, exemplares classificados como *P. hemitelioides* podem ser o estágio estéril tanto de *D. branisae*, como de *D. waltonii* e/ou *A. hemitelioides*, logo, é impossível atribuí-los a algumas destas formas férteis a partir somente de sua estrutura vegetativa.

Assim, os espécimes estéreis da Formação Copacabana identificados como *P. hemitelioides* (não podem passar a ser considerados como *D. branisae*, uma vez que, além de referirem-se a estágios ontogenéticos diferentes, não há como saber se estes espécimes não são também o estágio estéril de *D. waltonii* ou de *Asterotheca hemitelioides*. Isto resulta na manutenção de *P. hemitelioides* como uma das morfo-espécies pecopterídeas ocorrentes Formação Copacabana (Gp. Titicaca).

A presença desta morfo-espécie nos níveis em questão permite a seguinte especulação: os espécimes férteis aqui classificados como *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* e *Asterotheca* sp. 1, poderiam ser, na realidade, *Dizeugotheca waltonii* e *D. branisae*, duas formas férteis possíveis de *P. hemitelioides*?

Em caso afirmativo, isto explicaria as semelhanças de *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* e *Asterotheca* sp. 1 com *Dizeugotheca*. Porém, conforme já salientado, a ocorrência de sinângios rosetados não deixa dúvidas de que se tratam realmente de espécimes de *Asterotheca*. Isto permite inverter a especulação apresentada, ou seja: seriam *D. waltonii* e *D. branisae*, na realidade, formas de *Asterotheca*, mais especificamente de *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* e *Asterotheca* sp. 1?

Dizeugotheca waltonii é a espécie-tipo do gênero *Dizeugotheca* e foi criada por ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) a partir de espécimes

anteriormente classificados como *Asterotheca hemitelioides* KIDSTON (ARCHANGELSKY, 1958). Ao criarem *D. waltoni* (e o gênero), ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960) não combinaram nem sinonimizaram sob este nome *A. hemitelioides*, pois nesta última, os sinângios apresentam-se tanto na forma clássica de *Asterotheca*, ou seja, verticalizados, quanto na forma única de *Dizeugotheca*, ou seja, horizontalizados (KIDSTON, 1924).

Além de *A. hemitelioides*, outras formas pecopterídeas já haviam sido descritas com sinângios mais ou menos horizontalizados, o que levou a ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960, pg. 100) elaborarem duas hipóteses para justificar *Dizeugotheca* como um gênero distinto. Na primeira, os sinângios seriam compostos por quatro cápsulas (esporângios) dispostas horizontal ou obliquamente sobre as lâminas pinulares e inseridas proximamente à veia média (dita “*inserção costal*”). Na segunda, as frutificações seriam constituídas de quatro cápsulas sinangiais, cujo par marginal seria menor e passível de ser recoberto pelo par interno, tal como descrito para algumas formas de *Asterotheca*. Esta última hipótese foi descartada por que implicaria em um ponto de inserção sinangial afastado da veia média e, até então, os autores assumiam um ponto de inserção costal. Com base nisso, assumiu-se a primeira hipótese como mais provável e como base para a criação de *Dizeugotheca*.

Deste modo, *Dizeugotheca* se diferenciaria das demais pecopterídeas férteis (e de *Asterotheca* em particular) por possuir sinângios com inserção costal e disposição horizontal invariável. Porém, não está claro porque estes seriam motivos suficientes para erigir um novo gênero, pois existem formas de *Asterotheca* que apresentam desde sinângios inseridos próximos à veia média, quanto próximos às margens, bem como sinângios eretos ou horizontalizados sobre a superfície das pínulas.

Além disso, ARCHANGELSKY assumiu posteriormente que *Dizeugotheca* poderia ter um ponto de inserção sinangial tanto próximo quanto afastado da veia média (em comunicação pessoal WAGNER *in* WAGNER *et al.*, 1985), o que desfaz uma de suas principais singularidades morfológicas e recolocou em questão a segunda hipótese.

A asunção de tal ponto de inserção deve-se ao crescente número de evidências obtidas a partir de novos espécimes e espécies de *Dizeugotheca* ou formas afins (ARRONDO, 1967; CAZZULO-KLEPZIG, 1978; WAGNER *et al.*, 1985; WAN & BASINGER, 1992; OLIVEIRA, 1994). Neste contexto, também a natureza das estruturas reprodutivas de *Dizeugotheca* passou a ser objeto de discussão (WAGNER *et al.*, 1985; WAN & BASINGER, 1992; OLIVEIRA, 1997) e, posteriormente, a influência do processo tafonômico na aparência final de pecopterídeas férteis (VIEIRA & IANNUZZI, 2000b).

Aparentemente, as discussões sobre a natureza das estruturas reprodutivas de *Dizeugotheca* surgiram em função de pequenas contradições na diagnose, descrição e discussão do novo gênero. Em sua diagnose, as estruturas reprodutivas constam como "*cápsulas reprodutivas*", ou, com ressalvas, como esporângios (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960, pg. 99). Na subsequente interpretação destas estruturas reprodutivas (pg. 99), os autores as descrevem como "*corpos oblongos geminados*". Por fim, ao discutirem a posição sistemática de *Dizeugotheca* e sua relação com formas afins (pg. 100), os autores mencionam a ausência de uma "*cápsula sinangial*".

Ao que tudo indica, as reservas tomadas quanto à natureza esporangial destas estruturas reprodutivas deve-se à insólita posição horizontal das mesmas, uma vez que são em tudo semelhantes a qualquer esporângio de maratiácea fóssil. De fato, não há explicação formal dos motivos pelos quais estas estruturas reprodutivas não foram definitivamente consideradas esporângios. Quanto à natureza do conjunto de esporângios, embora não portem uma cápsula sinangial, possuem a característica típica de sinângios, a saber, esporângios parcial ou totalmente fusionados (=geminados). Por fim, se não fossem sinângios, estas frondes não poderiam ser classificadas como maratiácea, pois esta é uma condição *sine qua non* da família.

Quanto ao ponto de inserção das estruturas reprodutivas de *Dizeugotheca*, não houve em sua diagnose uma menção definitiva sobre isto, apenas uma especulação informal na descrição e discussão posteriores, de que "provavelmente" seria costal, ou seja, próximo ou mesmo junto à veia média (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960). A proposição deste ponto costal de inserção foi elaborada com base na constatação de que as extremidades

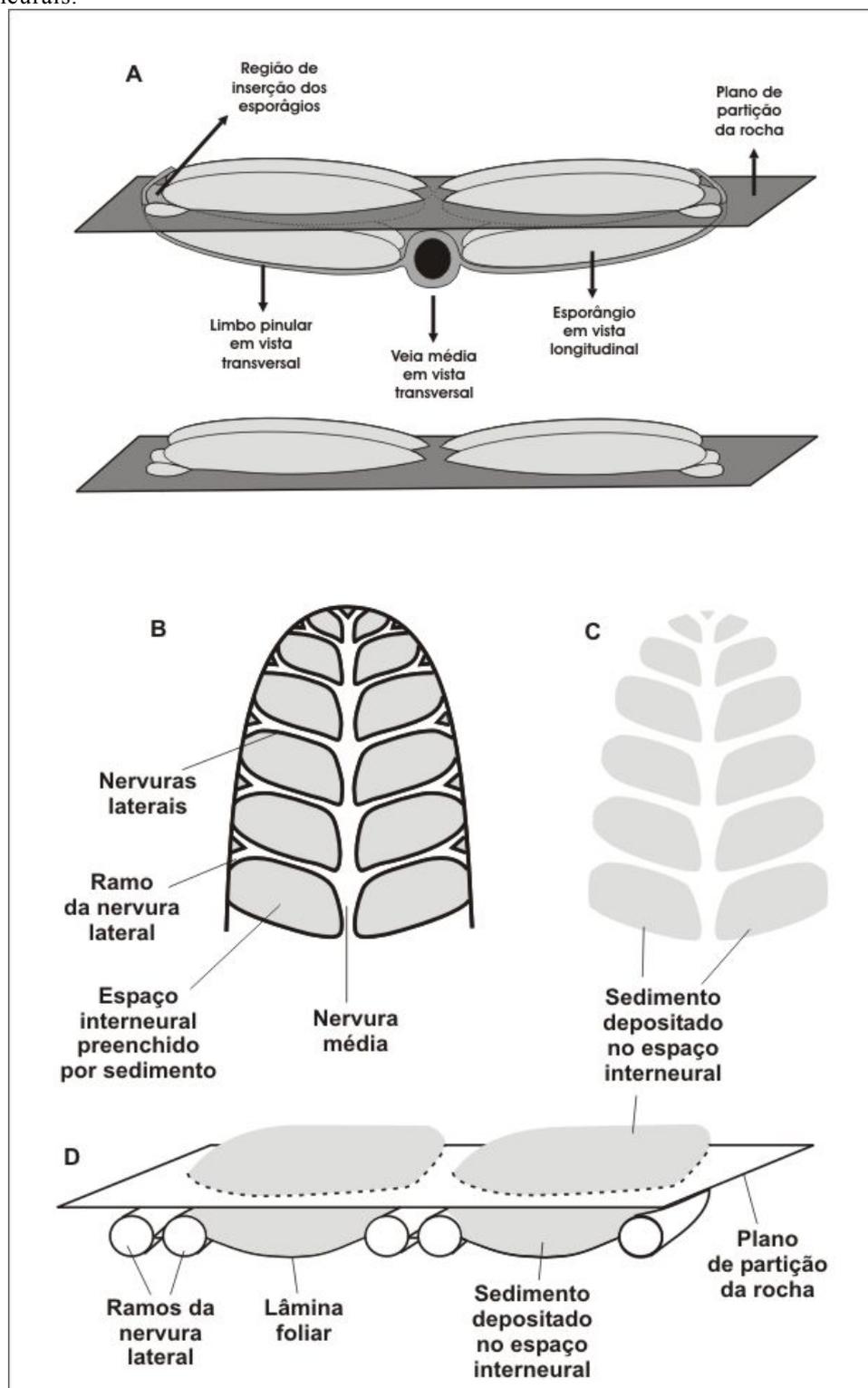
esporangiais voltadas para a margem das pínulas encontravam-se livres. Porém, como visto mais acima, foi posteriormente admitido que o ponto de inserção em *Dizeugotheca* poderia ser tanto costal quanto marginal.

A princípio, esta questão não é relevante para a identificação e definição de *Dizeugotheca*, uma vez que tal caracter não consta da diagnose da mesma. Porém, no âmbito da discussão sobre sua validade como entidade taxonômica independente de *Asterotheca*, esta questão é pertinente. Considerando-se então que *Dizeugotheca* possui sinângios e esporângios verdadeiros e que seu ponto de inserção pode ser tanto costal quanto marginal, então a única diferença restante entre *Dizeugotheca* e *Asterotheca* seria a uniformidade com que os sinângios dispõem-se horizontalmente na primeira.

Diferentemente das interpretações dadas, esta uniformidade foi interpretada aqui como resultantes de um mesmo fenômeno, a saber, a conjugação do plano de partição da rocha com a curvatura das margens das pínulas em direção abaxial. Neste sentido, as estruturas reprodutivas seriam sinângios tetraloculares inseridos próximos às margens das pínulas. Estas, por sua vez, ao se dobrarem em direção abaxial, disporiam os sinângios horizontalmente sobre a superfície das pínulas. De acordo com o plano de partição da rocha, os esporângios assim arranjados poderiam ser cortados longitudinalmente e assumir a forma sugerida para *Dizeugotheca* (Fig. 21).

O grau de uniformidade com que os esporângios encontrar-se-iam horizontalizados nas pínulas seria diretamente proporcional ao grau de curvatura das pínulas. Com uma leve curvatura, o par marginal de esporângios de um sinângio poderia se encontrar em posição oblíqua à superfície da pínula, enquanto que o par interno estaria totalmente paralelo a mesma. Nesta situação, o par interno de esporângios seria cortado longitudinalmente pelo plano de partição da rocha, enquanto que o par externo (marginal) seria cortado oblíqua ou transversalmente próximo a sua base (Fig. 21). Sob esta configuração, os sinângios pareceriam formados por um par externo menor e um interno maior, tal como estipulado na segunda hipótese de ARCHANGELSKY & DE LA SOTA (1960).

FIGURA 21 – Modelos de preservação de pecopterídeas em que a aparência de *Dizeugotheca* ARCHANGELSKY & De La SOTA é simulada. Em A e B estão representadas pecopterídeas férteis, em C, D e E, Pecopterídeas estéreis. A. Vista longitudinal aos sinângios e transversal à pínula. B. Idem, porém, foram retiradas as estruturas situadas abaixo do plano de partição da rocha. C. Vista em planta da porção apical de uma pínula estéril. D. Vista em planta do plano que passa imediatamente acima das nervuras laterais de uma pínula estéril. E. Visão transversal das nervuras secundárias e do sedimento enclausurado em seus espaços interneurais.



Já uma curvatura pinular mais acentuada forçaria todos os sinângios de encontro à lâmina foliar, dispondo-os horizontalmente sobre a mesma. Em casos extremos de curvatura pinular, os sinângios poderiam ser pressionados de tal forma contra a superfície da mesma, que acabariam dobrando-se levemente. Dependendo do grau com que ocorresse, este processo geraria uma leve rugosidade transversal na porção mediana dos sinângios, o que pode ser observado nas formas aqui descritas como *Asterotheca* sp. 2 (Prancha 4) e em algumas formas afins (*Gemellithea*, *Pectinangium*). Quanto mais medial fosse a inserção sinangial, mais os sinângios poderiam ser total ou parcialmente recobertos pelas margens pinulares.

Há inúmeros outros exemplos na literatura que demonstram bem este fenômeno, porém, é de particular interesse à discussão feita aqui, o caso de *Scolecoperis incisifolia* MAMAY. Esta espécie foi descrita com base em espécimes preservados em *coal-balls* (MAMAY, 1950). Neste caso, é possível ver claramente este fenômeno em cortes transversais às pínulas (Fig. 11). É plausível supor que casos como o de *S. incisifolia* pareceriam muito como *Dizeugotheca* quando preservados em compressão-impressão. Entretanto, considerando-se as afinidades paleobiológicas de *Scolecoperis* (vide capítulo 5), as formas assim preservadas poderiam tranquilamente ser classificadas como *Asterotheca*.

É possível então, que os demais exemplares de *Dizeugotheca* sejam expressões das formas preservacionais de *Asterotheca*, porém, como não foram analisados diretamente, não há como ter certeza disto. É possível também, que se tratem de formas de pecopterídeas com sinângios horizontalizados por outras causas que não o dobramento das margens pinulares. Neste caso, *Dizeugotheca* seria sim uma forma incomum de pecopterídea fértil, embora não singular. Estudos mais aprofundados devem ser conduzidos para esclarecer estas questões, mas o modelo de preservação de espécimes pecopterídeos férteis que fornece-se aqui é plausível o bastante para enquadrar em *Asterotheca* os espécimes férteis com sinângios horizontalizados descritos aqui, e não em *Dizeugotheca*.

8.1.2. Taxonomia: Espécimes Estéreis

Até aqui, as considerações feitas referiam-se a espécimes férteis, porém, conforme se depreende do capítulo anterior, há casos também de espécimes completamente estéreis que parecem portar esporângios como os descritos para *Dizeugotheca*. Nesta condição enquadram-se os espécimes aqui descritos como *Pecopteris* sp. 5, *Pecopteris* sp. 6 e *Pecopteris* sp. 7.

A impressão de que espécimes estéreis portam sinângios horizontalizados foi interpretada aqui também como um resultado do processo tafonômico envolvido. Tal semelhança provavelmente seja o resultado do acúmulo de sedimento nos espaços interneurais. Neste caso, as nervuras laterais e a veia média parecem ser suficientemente salientes para conter considerável quantidade de sedimento no espaço entre elas, até que sejam cobertas completa e uniformemente. O material enclausurado nestes espaços, ao ser compactado, comporta-se como um “pseudo-sinângio” (Fig. 21). A forma do material enclausurado nos espaços interneurais é resultante da orientação das nervuras laterais. Assim, nas porções apicais das pínulas, onde elas encurvam-se, estes “pseudo-sinângios” assumem a forma de meia-lua; quando não há curvatura pinular, possuem forma retilínea.

Se fossem sinângios verdadeiros, ou seja, uma estrutura sólida, tal forma de meia-lua não poderia ocorrer sem que estivesse associado um enrugamento de sua superfície, pois um sinângio é uma estrutura sólida e coesa. Exemplo deste enrugamento pode ser visto em *Asterotheca* sp. 2, descrita anteriormente. Ao contrário, se considerarmos que estas estruturas são “pseudo-sinângios” formados durante o processo de sedimentação, é esperado que a forma resultante acompanhe os limites impostos pelas nervuras sem qualquer enrugamento associado.

Assim, o dimorfismo observado em tais estruturas (meia-lua X retilíneas) pode ser arrolado como mais uma prova de *Pecopteris* sp. 5, *Pecopteris* sp. 6 e *Pecopteris* sp. 7 não possuem sinângios como os de *Dizeugotheca*, ou seja, sinângios tetrasporangiados, horizontais e perpendiculares à veia média, mas sim, estruturas inorgânicas formadas pela deposição e compactação diferencial do sedimento interneural.

8.2. PALEOBIOLOGIA

A partir dos aspectos morfológicos das frondes polimórficas de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI e *Pecopteris pedrasica* READ, foi possível elaborar um esquema de desenvolvimento ontogenético para as mesmas (Fig. 22), diferenciado daquele proposto para frondes lobopterídeas (ZODROW & BANERJEE, 1993).

Conforme se depreende de tais frondes polimórficas, pinas secundárias em estágios iniciais de desenvolvimento apresentam uma forma idêntica a pínulas verdadeiras, mais especificamente, a grandes pínulas pecopterídeas com veia média e nervuras laterais uma ou duas vezes divididas (Fig. 22). Porém, são na realidade pinas cujas raques aparentam ser veias médias. Pinas com aparência geral de uma pínula serão chamadas aqui de pseudo-pínulas.

Com a continuidade de seu desenvolvimento, estas pseudo-pínulas começam a apresentar uma progressiva constrição em suas bases, de modo que, assumem o aspecto de uma grande pínula neuropterídea (Figs. 14b e 22). Estas constrições representam o início do processo de lobulação das mesmas. Neste estágio, o padrão de venação permanece inalterado, ou seja, igual ao das pseudo-pínulas descrito no parágrafo anterior.

Gradualmente, as margens retas das pseudo-pínulas dão lugar a margens lobuladas. Inicialmente, estas lobulações restringem-se à base das pseudo-pínulas (Figs. 14d e 22), por fim, expandem-se para seus ápices (Figs. 14c,f e 22). Durante este processo, as pinas assumem o aspecto de grandes pínulas lobopterídeas (Fig. 22). Neste estágio o padrão de venação constitui-se de ramos laterais três ou mais vezes bifurcados. As segundas bifurcações ocorrem sempre nos ramos acroscópicos, as terceiras sempre nos ramos basiscópicos e as quartas sempre nos acroscópicos (Fig. 22). Assim, é possível se depreender o estabelecimento de um padrão de bifurcação alterno nesta fase.

Com a continuidade do processo de lobulação, desaparece a semelhança com pínulas e torna-se possível antever a aparência de uma pina, embora ainda pinatífida, ou seja, sem pínulas independentes umas das outras. Neste estágio, os ramos laterais internos das n bifurcações passam a orientar-se segundo um eixo aproximadamente longitudinal ao lóbulo, dando origem ao processo de formação das veias médias.

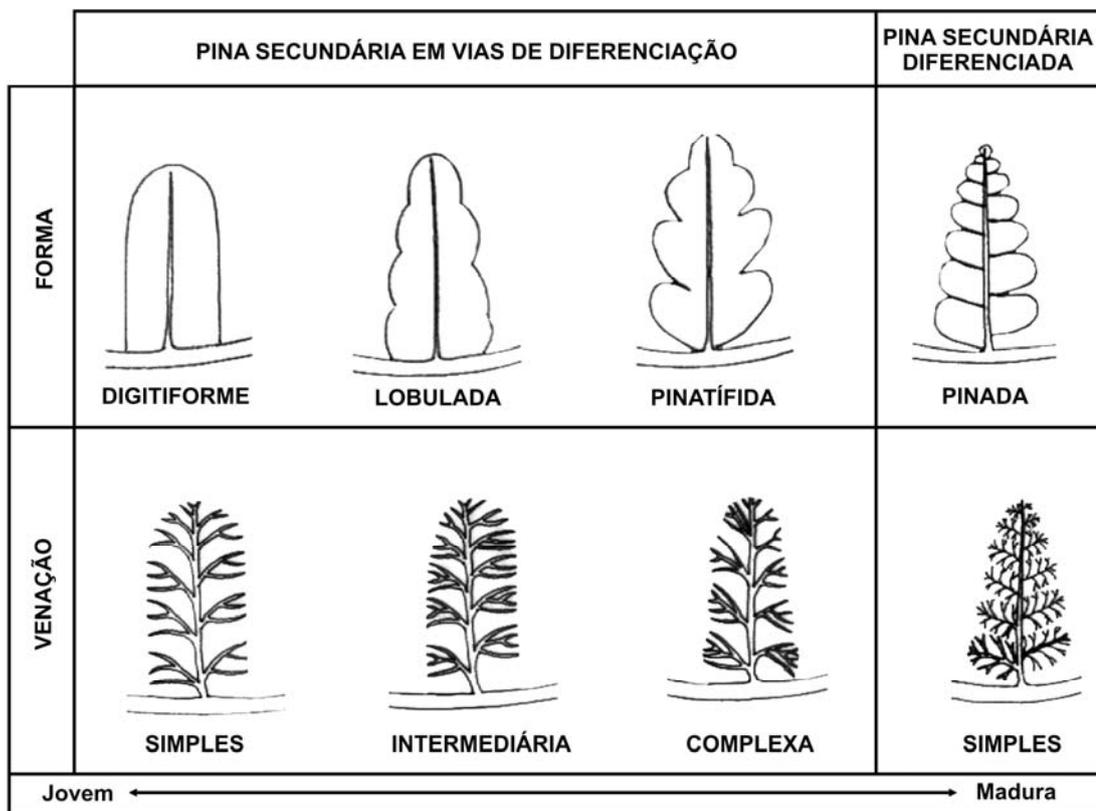
Ao final do processo, corta-se todo o contato laminar entre os lóbulos subseqüentes, de modo que, cada lóbulo dá lugar a pínulas verdadeiras, completando assim o ciclo de desenvolvimento da pina (Figs. 14e e 22). Como se pode ver deste esquema, as frondes apresentam um sentido ascendente de desenvolvimento da base ao ápice, ou seja, suas pinas basais são mais desenvolvidas do que as apicais. Por outro lado, as pinas apresentam um padrão inverso, em que as pínulas apicais são as primeiras a se formar.

A compreensão deste ciclo ontogenético foi o que possibilitou a correta designação taxonômica dos espécimes estudados, solucionando um antigo problema de classificação destas formas argentinas e brasileiras.

Astherotheca piatnitzkyi e *Pecopteris pedrasica* surgiram no Neocarbonífero do noroeste da Argentina (AZCUY & CÉSARI, 1980), mas a partir do Eopermiano, passam a ser encontradas também, no sul da Argentina (ARCHANGELSKY & DA LA SOTA, 1960; CÚNEO, 1983, 1987), e sul do Brasil (READ, 1941; RÖSLER, 1972; VIEIRA *et al.*, 2001). Por fim, alcançou a costa oeste da Bolívia no Neopermiano (VIEIRA *et al.*, 2003), o que lhe confere o título de pecopterídea de maior amplitude estratigráfica e geográfica da América do Sul.

Esta grande amplitude implica numa grande plasticidade ecológica. Esta, por sua vez, muito provavelmente está relacionada à polimorfia de suas frondes. De fato, os locais habitados por estas formas ao longo de seu histórico vão desde ambientes transicionais da Bacia Paganzo, passando por ambientes com influência glacio-eustática da Bacia Central Patagónica (Formação Mojón de Hierro), por ambientes flúvio-lacustres das bacias La Golondrina e do Paraná, até transicionais áridos como os do Grupo Titicaca (Formação Chutani) (SUÁREZ-SORUCO & DÍAZ-MARTÍNEZ, 1996; ARCHANGELSKY *et al.*, 1999; AZCUY *et al.*, 1999; HOLZ, 1999; LIMARINO *et al.*, 1999).

FIGURA 22 – Modelo de desenvolvimento das frondes polimórficas de *Asterothea piatnitzkyi* FRENGUELLI e *Pecopteris pedrasica* READ.



8.3. TAFONOMIA DE FRONDES FÓSSEIS

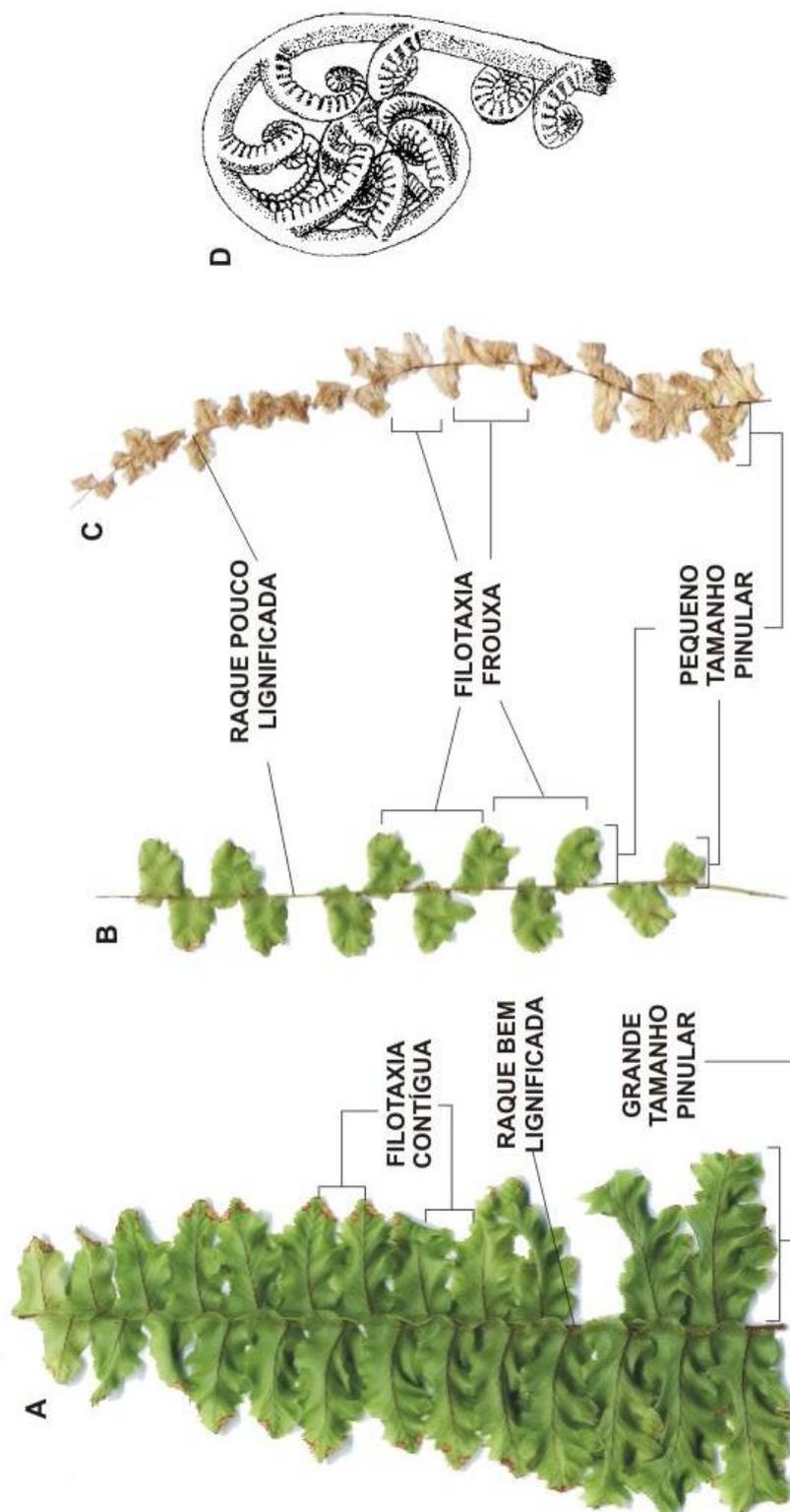
De modo geral, os restos vegetais aqui estudados constituem-se, em pínulas isoladas, pinas e frondes. Embora não tenham sido estimados quantitativamente, é possível observar uma diferença incontestável entre as proporções de cada um destes restos. Assim, em ordem ascendente de ocorrência, pínulas isoladas são menos freqüentes do que fragmentos de frondes, que, por sua vez, são menos abundantes do que fragmentos de pinas.

Nos níveis Eopermianos estudados, ou seja, nas formações Copacabana (Gp. Titicaca) e Rio Bonito (Bacia do Paraná), os restos formam densos agregados nos horizontes fossilíferos onde ocorrem, cujos elementos encontram-se pouco distantes uns dos outros, ou mesmo superpostos. Nos níveis Neopermianos estudados, ou seja, nas formações Chutani (Gp. Titicaca) e Rio do Rasto (Bacia do Paraná), os restos estão mais frouxamente arranjados e são comuns fragmentos isolados uns dos outros.

Nas formações Copacabana (Eopermiano do Gp. Titicaca), Rio Bonito e Rio do Rasto (respectivamente, Eo e Neopermiano da Bacia Paraná) os restos não apresentam significativas marcas de decomposição mecânica e/ou biótica, sendo comum pinas completas e frondes quase inteiras. Na Formação Chutani (Neopermiano do Gp. Titicaca), os restos estão bastante fragmentados. Como resultado, pínulas isoladas podem estar bem fragmentadas e ocorrer em número relativamente maior do que o observado nas demais formações, embora, não a ponto de se tornarem restos mais abundantes do que os de pinas.

Em todas as formações estudadas, os restos estão preservados sem orientação definida e constituem-se invariavelmente em frondes maduras e bem desenvolvidas, algumas inclusive em estágio reprodutivo. Báculos e frondes jovens são muito raros. Báculos são facilmente identificados porque todos seus eixos apresentam-se enrolados (Fig. 23). De acordo com BOWER (1935), frondes jovens possuem raques menos lignificadas e pínulas pequenas e mais distanciadas umas das outras (=filotaxia frouxa), enquanto que frondes maduras possuem raques bastante lignificadas, pínulas maiores e muito próximas umas das outras (=filotaxia contígua)(Fig. 23).

FIGURA 23 – Diferenças entre frondes jovens e frondes maduras. A. Fragmento de fronde madura sem marcas de decomposição. Uma das pínulas foi retirada para melhor demonstrar sua ráque. B. Fragmento de fronde jovem sem marcas aparentes de decomposição. C. Fragmento de fronde jovem já em avançado estado de decomposição bioquímica. Notar a perda da cor verde característica. D. Fronde jovem ainda enrolada (vernação circinada).



No que se depreende da natureza e arranjo de tais restos, não houve um transporte bioestratinômico significativo dos restos nas formações Copacabana (Gp. Titicaca), Rio Bonito e Rio do Rasto (Bacia Paraná), enquanto que na Formação Chutani (Gp. Titicaca), o grau de fragmentação com que se encontram indica um transporte considerável. Em todas as ocorrências, porém, parece haver uma seleção tafonômica quanto aos estágios ontogenéticos dos restos, uma vez que são, em sua maioria, frondes maduras. Estas questões remetem a alguns esclarecimentos acerca do processo tafonômico envolvido, afim de elucidar se o que está sendo observado em tais restos representa realmente suas respectivas biocenoses e tanatocenoses.

Quanto a sua gênese, os fragmentos de frondes podem ser divididos naqueles produzidos por causas intrínsecas e naqueles produzidos por causas extrínsecas. Causas intrínsecas são todas aquelas relacionadas à senescência natural (ontogenética) ou induzida (por patogenias e/ou estresse ambiental) que resultam na perda das pínulas pelas frondes. Causas extrínsecas são todas aquelas relacionadas aos fatores bióticos (herbivoria, pisoteio, etc.) e/ou abióticos (soterramentos, desmoronamentos, inundações, tormentas, etc.) que resultam em fragmentos de frondes, pinas ou pínulas.

A produção de restos de frondes ocorrida através de causas intrínsecas é mais contínua e freqüente do que a ocorrida por causas extrínsecas, que são mais episódicas e aleatórias. Entretanto, o volume de restos produzidos por causas extrínsecas é consideravelmente maior. A representatividade destes restos na serrapilheira será inversamente proporcional ao tempo que passam na mesma, bem como ao seu estado de degeneração e/ou fragmentação. Neste sentido, restos gerados por causas intrínsecas são mais facilmente decompostos do que os de causas extrínsecas bióticas, que, por sua vez, são mais facilmente decompostos do que aqueles produzidos por causas extrínsecas abióticas (MARTÍN-CLOSAS & GOMEZ, 2004).

De fato, restos perdidos por senescência natural ou induzida (ou seja, pínulas perdidas por causas intrínsecas) sofrem uma espécie de degeneração bioquímica antes de serem efetivamente perdidas. Neste processo, metabólitos secundários como lignina, cutina, suberina e celulose são re-aloçados para outras partes da planta ou não mais produzidos (WARDLE *et al.*, 2002). Sob

estas condições, as pínulas perdem sua capacidade fotossintetizante (e, por extensão, sua cor verde típica), tornam-se mais tenras e delgadas e, concomitantemente, menos resistentes à decomposição mecânica e bioquímica e menos prováveis de serem fossilizados.

Como uma exceção a essa regra, a probabilidade que restos assim gerados venham a ser fossilizados é aumentada quando sua origem está relacionada à caducifolia de um dossel florestal. Nestes casos, o volume de restos gerados é tão grande, que os produtos de sua própria decomposição podem ser a causa de tamponamento ou cessação da mesma, uma vez que diminuem os níveis de oxigênio e aumentam o pH e a temperatura interna dos densos agregados foliares formados. Este fenômeno pode ser observado tanto em restos ainda não incorporados ao sistema sedimentar, ou seja, ainda na serrapilheira (BAKER III *et al.*, 2001), quanto naqueles de leitos de lagos, baías inter-distributárias, planícies de inundação, pântanos, etc. (MARTÍN-CLOSAS & GOMEZ, 2004).

Por outro lado, restos gerados por traumatismos bióticos (ou seja, por causas extrínsecas) sofrem uma espécie de degeneração mecânica antes e durante seu processo de desarticulação da fronde de origem. Os restos vegetais assim gerados são acompanhados de marcas bastante específicas e fáceis de reconhecer, tais como limbos e/ou raques rasgados, divididos, amassados ou dobrados. Sob estas condições, os restos são também mais suscetíveis à decomposição, embora em menor escala do que a ocorrida com restos que tenham sofrido degeneração bioquímica (BAKER III *et al.*, 2001).

Por fim, restos gerados por fatores abióticos (ou seja, por causas extrínsecas) correspondem aqueles oriundos de pisoteio, herbivoria, soterramento, inundação, etc. Consequentemente, podem sofrer varáveis graus de traumatismo mecânico. Como resultado, os restos gerados podem apresentar-se mais ou menos íntegros. Os processos extrínsecos abióticos de geração de fragmentos vegetais geralmente estão associados a eventos que acabam por isolar total ou parcialmente tais restos dos agentes decompositores (MARTÍN-CLOSAS & GOMEZ, 2004).

Assim, se por um lado as plantas podem acabar bastante fragmentadas pelo impacto de partículas sedimentares em sua estrutura quando soterradas

por considerável fluxo de massas, por outro lado elas podem também ser arrancadas suave e inteiramente de solos tornados instáveis quando da inundação lenta e progressiva de planícies fluviais distais, uma vez que possuem raízes pouco profundas. A possibilidade de que estes restos possam vir a ser fossilizados está diretamente relacionada ao modo e velocidade com que são incorporados a um sistema sedimentar associado. Quanto mais rapidamente forem incorporados, maior a probabilidade de serem preservados, pois quanto mais tempo passarem na serrapilheira, maior a probabilidade de serem decompostos por agentes bióticos e abióticos (MARTÍN-CLOSAS & GOMEZ, 2004).

A incorporação destes restos aos depósitos sedimentares depende basicamente de dois agentes de transporte, o vento e a água. Plantas de soto-bosque, como as produtoras de frondes, geralmente não são afetadas pelo vento, apenas pela água (SCHEIHING, 1980; FERGUSSON, 1985, GASTALDO, 1988). Assim, tafocenoses com restos de plantas de soto-bosque presentes indicam uma deposição autóctone ou parautóctone (van der BURGH, 1994; GASTALDO *et al.*, 1995; 1996b).

Estudos actuopaleontológicos tem demonstrado que restos foliares não são carregados por grandes distâncias, sem antes encharcarem-se e afundarem e/ou desintegrarem completamente (SCHEIHING & PFEFFERKORN, 1984; GASTALDO, 1988; RICH, 1989). Isto implica em transporte pouco significativo dos restos vegetais, nunca excedendo os limites do sistema deposicional em que originalmente viviam, nem misturando-os demasiadamente a elementos de outros paleoambientes, sendo suficiente apenas para conduzi-los até um sítio interno de descarte (GASTALDO *et al.*, 1996b).

Conforme se depreende dos parágrafos anteriores, causas intrínsecas e causas extrínsecas bióticas comprometem demais os restos gerados, aumentando seu potencial de decomposição e diminuindo seu potencial de resistência ao transporte. A conjunção destes fatores diminui sobremaneira o potencial de fossilização de tais restos. Por outro lado, os restos gerados por causas extrínsecas abióticas apresentam um razoável potencial de preservação,

uma vez que podem ser pouco danificados e estarem associados a eventos sedimentares que os isolam dos agentes decompositores.

Considerando-se que causas extrínsecas abióticas não apresentam degeneração bioquímica prévia de seus restos, a geração de pínulas isoladas só será possível através de violentos traumatismos, uma vez que estão firmemente inseridas às raques (principalmente frondes pecopterídeas, que inserem-se às raques por toda a extensão de suas bases). Nesta condição, sofrerão considerável degeneração mecânica, o que reduz sua probabilidade de preservação. Assim, os restos gerados por causas extrínsecas abióticas passíveis de preservação são aqueles correspondentes a fragmentos de pinas e frondes. Isto explica as proporções entre os tipos de restos de frondes observadas em tafocenoses, inclusive aquelas dos níveis aqui estudados.

Desta breve descrição depreende-se também que, embora possam apresentar-se bastante fragmentados, ainda assim restos foliares estarão dentro dos limites paleoambientais a qual pertenciam. Neste sentido, tem-se associações autóctones/parautóctones nas formações Copacabana (Eopermiano do Gp. Titicaca), Rio Bonito e Rio do Rasto (respectivamente, Eo e Neopermiano da Bacia Paraná), e associações parautóctones na Formação Chutani (Neopermiano do Gp. Titicaca). Assim, as ecomorfologias observadas em cada associação estudada podem ser consideradas como um reflexo ecológico de um mesmo paleoambiente, no qual desenvolveram-se as plantas originadoras dos restos em questão.

Quanto a predominância absoluta de frondes em estágio ontogenético maduro observada nos níveis amostrados, para que possa ser considerada uma característica decorrente do processo tafonômico envolvido na deposição de tais restos, seria necessário estabelecer taxas de decomposição e/ou transporte diferentes entre aquelas e frondes imaturas. De fato, a menor quantidade de lignina das raques das frondes imaturas pode provocar sua decomposição mais acelerada do que a de frondes maduras, mas, neste caso, restariam inúmeras pínulas isoladas, uma vez que não há diferenças estruturais significativas entre as pínulas de diferentes estados ontogenéticos. Porém, a raridade com que pínulas isoladas ocorrem e o baixo transporte dos restos inviabilizam a hipótese

de que a predominância de frondes em estágio ontogenético maduro deve-se ao processo tafonômico associado aos mesmos.

Por fim, a presença de um báculo na associação pecopterídea de Mariana Pimentel (afloramento Morro do Papaléo), no Eopermiano da Bacia do Paraná, embora numericamente insignificante, é prova incontestada de que este tipo de estrutura pode ser fossilizado junto com frondes desenvolvidas caso fossem produzidas continuamente e abundantemente como o foram os elementos adultos.

8. 4. PALEOECOLOGIA

8.4.1. ECOMORFOLOGIAS

Em termos ecomorfológicos, as pecopterídeas das formações Copacabana (Neocarbonífero / Eopermiano do Gp. Titicaca) e Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná) não diferem entre si, mas em seu conjunto, diferem consideravelmente do conjunto formado pelas pecopterídeas das formações Chutani (Neopermiano do Gp. Titicaca) e Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná). Estas últimas, por sua vez, diferem ligeiramente entre si quanto as ecomorfológicas que apresentam. Estes registros demonstram uma diferenciação ecomorfológica temporal entre as pecopterídeas do Eo e Neopermiano, bem como uma incipiente diferenciação regional dentro deste último período de tempo.

8.4.1.1. Eopermiano

As pecopterídeas das formações Copacabana (Gp. Titicaca) e Rio Bonito (Bacia Do Paraná), constituem-se geralmente em frondes grandes e bastante ramificadas, com pinas muito próximas umas das outras e igualmente grandes, com até 3 a 4 pínulas por centímetro de raque. As pínulas são bastante delgadas, apresentam venação delicada, bem espaçada e pouco ramificada. As raques secundárias são relativamente finas, porém, as raques principais podem alcançar espessos calibres.

Tomadas em conjunto, estas características evidenciam a predominância de pinas e frondes com grande área límbica, por conseguinte, com maior área fotossintetizante e evapotranspirante. De fato, nestas condições, folhas compostas simulam o aspecto de grandes folhas simples, ou seja, de limbo

contínuo. Do mesmo modo, limbos delgados resultam em uma alta razão superfície / volume, o que confere às folhas uma alta taxa fotossintética por centímetro cúbico (LARCHER, 2000).

Nervuras delicadas, pouco ramificadas e bem espaçadas representam também meios de otimização límbica, uma vez que a área ocupada pela venação é reduzida. Tem-se demonstrado também que a densidade de venação é inversamente proporcional ao potencial hídrico celular das folhas (UHL & MOSBRUGGER, 1999; ROTH-NEBELSICK *et al.*, 2001). Assim, folhas pouco enervadas têm alto potencial hídrico, o que lhes habilita a movimentar água para fora das células, uma vez que o potencial hídrico da água pura (atmosférica) é igual a zero (LARCHER, 2000). Por fim, raques principais robustas conferem resistência mecânica para a sustentação de grandes frondes, que podem tornar-se mais pesadas ainda com a umidade atmosférica precipitadas sobre sua superfície (GARTNER, 1995).

Tais ecomorfologias são conhecidas como hidromorfias e as folhas que apresentam estas características são conhecidas como “Folhas de Sombra” - em contraposição às “Folhas de Sol”, que são menores, mais espessas e mais enervadas (ESAU, 1976). Folhas de sombra são consideradas adaptações típicas aos vegetais de ambientes com boa disponibilidade hídrica e intenso sombreamento pelo denso docel florestal (LARCHER, 1995). Tais ambientes estão de acordo com os dados geológicos sobre o paleoclima e paleoambiente propostos para o Eopermiano desta parte do Gondvana (ZIEGLER, 1990; WNUK, 1996), bem como para as formações Copacabana e Rio Bonito (GUERRA-SOMMER *et al.*, 1991).

De fato, em uma das localidades da Formação Rio Bonito amostrada, ou seja, São João do Triunfo, as pecopterídeas provém de um pacote argiloso (com fina intercalção de lâminas de carvão em sua base), sobreposto a um pacote arenítico de granulometria média e sotoposto a um pacote arenítico fino (Fig. 7). Estes níveis foram interpretados como oriundos de depósitos em meandros abandonados ou de área palustre marginal em ambientes flúvio-deltáicos (RÖSLER, 1972).

Já na outra localidade da Formação Rio Bonito amostrada, ou seja, Mariana Pimentel (Morro do Papaléo), as pecopterídeas provém de um pacote

siltico, finamente laminado, sobreposto a arenitos conglomeráticos na base, com estratificação cruzada (Fig. 7). Estes níveis foram interpretados como depósitos de uma planície de inundação, formada durante períodos de mínima transgressão do mar epicontinental que então cobria grande parte da Bacia do Paraná (IANNUZZI *et al.*, 2003).

Nestes ambientes, há umidade em quantidade o suficiente para garantir uma boa disponibilidade hídrica às plantas de qualquer um de seus sub-ambientes. Além disso, as freqüentes inundações enriquecem o solo com nutrientes, tornando a região propícia para o desenvolvimento de densa e exuberante vegetação (STRAHLER & STRAHLER, 1997). De fato, tanto em São João do Triunfo, quanto em Mariana Pimentel uma rica e diversa tafoflora tem sido registrada, composta principalmente por glossopterídeas, esfenófitas, licófitas e filicófitas (RÖSLER, 1972; IANNUZZI *et al.*, 2003).

Em São João do Triunfo, os níveis aflorantes da Formação RioBonito já revelaram a presença de *Lycopodiopsis pedroanus* (CARR.) EDWARDS, *Sphenophyllum brasiliensis* RÖSLER, *Annularia readi* RÖSLER, *Annularia occidentalis* RÖSLER, *Paracalamites australis* RIGBY, *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI, *Asterotheca derbyi* RÖSLER e *Glossopteris communis* FEISTMANTEL (RÖSLER, 1972). Em Marina Pimentel ocorrem associados às pecopterídeas, plantas como *Glossopteris occidentalis* WHITE, *Gangamopteris obovata* (CARR.) WHITE, *Cordaites hislopii* UNGHER, *Brasilodendron pedroanum* (CARR.) CHALONER, *Samaropsis* sp., *Cordaicarpus* sp., *Kawizophyllum* sp., *Cyclodendron* sp. e *Arberia* sp. (IANNUZZI *et al.*, 2003).

Quanto à Formação Copacabana, a associação pecopterídea encontrada em Apillapampa provém de níveis correspondentes a pelitos carbonosos intercalados à rochas carbonáticas e arenitos finos (Fig. 7). Estes níveis foram interpretados como resultado de deposição de siliciclásticos finos em plataforma costeira rasa, em bacia *back-arc* (REYES, 1972; ISAACSON *et al.*, 1995; GRADER *et al.*, 1999; SUÁREZ-SORUCO, 2000). A associação destes níveis carbonosos com sedimentos carbonáticos atesta inegavelmente uma influencia marinha sobre a região.

De fato, estudos micropaleontológicos nos níveis carbonáticos revelaram a presença de fusulinídeos, foraminíferos, braquiópodes, exclusivos de ambiente marinho tais como *Neospirifer cameratus* MORTON, *Kiangsiella pinguis* CHRONIC, *Dictyoclostus inca* D'ORBIGNY, *Neospirifer condor* D'ORBIGNY, *Stereochia inca* D'ORBIGNY, *Omphalotrochus* sp., *Linoproductus* cf. *L. cora* D'ORBIGNY, *Linoproductus cora* D'ORBIGNY, *Kochiproductos peruvianus* D'ORBIGNY, *Derbyia* sp. D'ORBIGNY, *Biseriella parva*, *Millerella extensa* MARSHALL, *Cleiothyridina barbata* D'ORBIGNY, etc (COUSMINER, 1965; GROVES *et al.*, 1997; OTTONE *et al.*, 1998).

Entretanto, para os níveis siliciclásticos carboníferos correspondentes a folhelhos carbonosos de Apillapampa foram descritas duas associações esporopolínicas, bastante diversificadas. Uma basal dominada por *Verrucosporites* aff. *V. leopardus* BALME & HENNELLY, *Lycospora variabila* COUSMINER, *Punctatisporites minutiaricus* COUSMINER, interpretada como deposição em ambientes pantanosos geradores de carvão, e outra, dominada por *Stroterporites apillapampensis* COUSMINER, *Florinites eremus* BALME & HENNELLY e *Vittatina* aff. *V. fasciolata* (BALME & HENNELLY) BHARDWAJ, interpretada como associação alóctone derivada das gimnospermas do entorno. Estas associações possuem afinidades com as associações esporopolínicas eopermianas da Índia, Austrália e África do Sul, ou seja, possuem uma natureza gondwânica (COUSMINER, 1965).

As pecopterídeas em questão estão associadas a primeira associação esporopolínica de COUSMINER (1965), ou seja, aos ambientes pantanosos. Neste contexto, explica-se a influência hídrica ambiental necessária para o desenvolvimento de hidromorfias pelas plantas que habitavam a área de entorno. Quanto às condições de sombreamento associadas a tais hidromorfias, até o presente momento ainda não há registros dos principais elementos do docel das floras gondwânicas, ou seja, glossopterídeas (ARCHANGELSKY, 1990).

Os macrofitofósseis já registrados até o momento para a Formação Copacabana correspondem a *Pecopteris hemitelioides* BRONGNIART, *Dizeugotheca branisae* ARRONDO, *Brasilodendron pedroanum* CHALONER,

Cordaites sp., *Noeggerathiopsis* sp., *Phyllothea* sp. Apenas *Cordaites* e *Noeggerathiopsis* constituem-se em elementos arbóreos. Considerando-se o hábito meso-higrófilo destes elementos, é possível então que tenham formado o docel dos pântanos geradores de carvão da Formação Copacabana (Gp. Titicaca) e, por extensão, que tenham fornecido as condições de sombreamento necessárias ao desenvolvimento das hidromorfias observadas na associação pecopterídea estudada.

8.4.1.2. Neopermiano

As associações pecopterídeas das formações Chutani (Gp. Titicaca) e Rio do Rasto (Bacia do Paraná), constituem-se em frondes e pinas com raques de grosso calibre, comumente com marcas de pêlos e sulcos longitudinais. Suas pínulas possuem lâmina foliar e venação bastante espessas. A densidade pinular das pecopterídeas da Formação Chutani (Grupo Titicaca) varia de 3 a 4 pínulas por centímetro, enquanto que a densidade pinular das pecopterídeas Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná) varia de 2 a 3 pínulas por centímetro (Tab. 17), ou seja, há menos pínulas por centímetro neste último caso.

Em termos quantitativos, as dimensões pinulares das associações neopermianas são maiores do que as de associações eopermianas, porém, em função do recurvamento superficial de suas pínulas, aparentam menor largura. Esta característica é expressa no registro pela concavidade/convexidade das pínulas. Como resultado, as pínulas neopermianas aqui estudadas geralmente possuem três planos distintos de superfície límbica, um central paralelo e dois marginais perpendiculares ao plano da superfície da pina (Fig. 24).

Pode-se hipotetizar que esta característica é uma consequência do processo tafonômico e não um caracter real da planta original, no entanto, a natureza das pínulas pecopterídeas parece contradizer isto. Estas pínulas estão cracteristicamente inseridas à raque da pina por toda a extensão de suas bases. Caso o recurvamento das pínulas fosse um resultado tafonômico, então as bases pinulares deveriam estar inseridas num mesmo plano. Assim, para que houvesse um recurvamento, as pínulas teriam de perder seu contato com a raque da pina, ao longo de uma pequena extensão de sua base, em ambos os lados da nervura secundária, ou seja, teriam de ser rasgadas. Não há qualquer

vestígio deste processo nas pínulas estudadas, logo, descarta-se a possibilidade de que o recurvamento superficial das pínulas neopermianas seja decorrente do processo tafonômico e aceita-se que sejam uma característica original das plantas representadas.

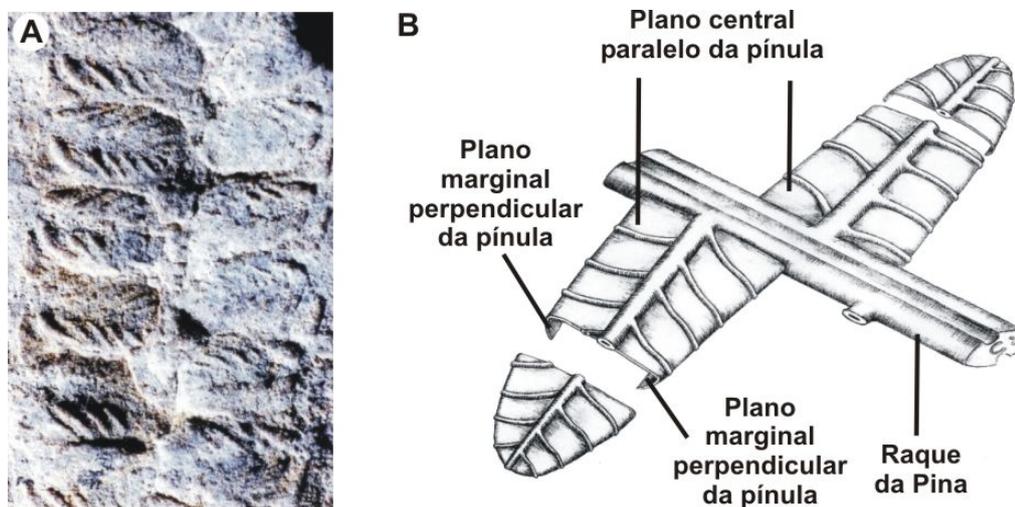


Figura 24 – Pecopterídeas neopermianas. A. Exemplo MHNC, com pínula de *Pecopteris dolianitii*, de San Pablo de Tiquina, Formação Chutani (Neopermiano do Gp. Titicaca). Notar a convexidade das superfícies pinulares e as espessas veias médias. B. Reconstituição hipotética de uma pínula com pínulas recurvadas, mostrando os diferentes planos de exposição solar formados.

Superfícies foliares com diferentes planos de orientação são uma estratégia adaptativa de plantas para enfrentar o ressecamento pela exposição solar. De fato, as superfícies de cada plano formado constituem-se em diferentes faces de exposição ao sol, diminuindo assim, a forte pressão fotossintética e evapotranspiratória exercida pelo sol (ARENS & BARACALDO, 2000; BJÖRKMAN & DEMMIG-ADAMS, 1995; LÖSCH & SCHULZE, 1995; RANAL, 1999).

Raques e nervuras medianas espessas também contribuem para a diminuição da área límbica efetiva, pois ocupam grande área da superfície pinular. (GIVNISH, 1995). Em alguns casos, o valor absoluto do calibre das raques e nervuras médias das pecopterídeas neopermianas aqui estudadas não é significativamente maior do que o observado em pecopterídeas eopermianas, porém, ante o recurvamento superficial das pínulas, a área ocupada no plano central paralelo é bastante expressiva. De fato, nos exemplares aqui classificados como *Pecopteris dolianitii* as veias médias chegam a ocupar 1/3 da área do plano central de exposição da pínula recurva.

Parâmetros	EOPERMIANO									NEOPERMIANO						
	FORMAS FÉRTEIS			FORMAS ESTÉREIS						FORMAS FÉRTEIS		FORMAS ESTÉREIS				
	<i>Asterotheca piamitzkyi</i> <i>Frenguelli</i>	<i>Asterotheca</i> cf. <i>A.</i> <i>anderssonii</i>	<i>Asterotheca</i> sp. 1	<i>Pecopteris pedrasica</i> Read nov. comb.	<i>Pecopteris anderssonii</i>	<i>Pecopteris</i> sp. 1	<i>Pecopteris</i> sp. 2	<i>Pecopteris</i> sp. 3	<i>Pecopteris</i> sp. 4	<i>Asterotheca</i> sp. 2	<i>Asterotheca</i> sp. 3	<i>Pecopteris dolianitii</i>	<i>Pecopteris</i> sp. 5	<i>Pecopteris</i> sp. 6	<i>Pecopteris</i> sp. 7	
FMC mm	> 50	41	-	> 245	140	-	-	-	26	-	-	41	-	-	-	
LF mm	> 52	93,4	-	> 160	39	-	-	-	17	-	-	25	-	-	-	
LRF mm	< 20	8,6	-	< 11	4	-	-	-	1	-	-	2,6	-	-	-	
AP1 (Graus)	45° a 50°	40° a 60°	-	60° a 70°	45° a 80°	-	-	-	40° a 60°	-	-	50° a 60°	-	-	-	
P1/100 mm	2	6	-	2	9	-	-	-	2 / cm	-	-	10	-	-	-	
P1MC mm	< 90	-	-	< 125	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LP1 mm	< 200	-	-	< 200	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
LRP1 mm	6,0 a 10	-	-	6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
AP2 (Graus)	50° - 90°	-	-	45° - 90°	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
P2/50 mm	< 6	-	-	< 6	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
P2MC mm	< 80	< 58	60	< 80	47	36	54	47	9	123	> 73	80	> 123	> 61,0	33	
LP2 mm	< 15	< 15	18	< 12	15	10	10	15	6	16	> 16	15	16 a 23	> 27,0	15	
LRP2 mm	1,0 - 2,1	2	2	0,4	1,5	1	1	1,5	-	2,5	2,5	3	3	2,5	2,5	
API (Graus)	60° - 90°	40° a 90°	50° a 90°	50° a 90°	40° a 80°	50° a 80°	40° a 90°	40° a 80°	-	40° a 90°	70° a 90°	60° a 90°	40° a 90°	50° a 90°	50° a 80°	
PI/10 mm	2 - 3	4	3 a 4	2 a 3	3 a 4	4	4	3 a 4	-	2,5 a 3	2,5	3 a 4	2 a 3	2 a 3	2	
CPI mm	4 a 10	6 - 8	8	4,0 - 12	4,5 a 7,5	5	5,2	7,5	-	15	> 9,5	4,5 a 8,3	10 a 16	> 17,0	9	
LPI mm	2 a 6	3	3,5	2,4 - 5,2	2 a 3	2,5	3	3	-	4	> 4,0	2,5 a 4,0	3,4 a 4,6	> 5,0	4	
CPI/LPI	1,5 - 2,5	1,7 - 4,0	2,1 a 3,0	1,6 - 2,3	2,2 a 3,0	2	1,7	2,3 a 3,0	-	3,7	2,3	1,8 a 2,1	2,7 a 3,7	2,2 a 3,5	2,2	
ANs (Graus)	30° - 35°	-	-	20° - 30°	-	~ 90°	-	~ 90°	-	-	-	30° - 50°	45° a 60°	-	-	
N°Ns	< 12	8	-	< 12	8 a 10	8 a 10	-	8 a 10	-	-	-	8 a 10	10 a 14	> 8	> 8	
Ns/mm	1	2	-	1	2	2	-	2	-	-	-	2	2	2	2	
NSin	3 a 11	6 - 8	6 - 12	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Sin / mm	1,0 - 1,5	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
Esp/Sin	4 - 6	4 - 5	4	-	-	-	-	-	-	5 a 6	5	-	-	-	-	

Tabela 17 – Valores paramétricos obtidos a partir das associações pecopterídeas Eo e Neopermianas aqui estudadas.

Neste sentido, espessas nervuras médias também contribuem para a diminuição da área fotossintetizante e evapotranspirante das folhas (UHL & MOSBRUGGER, 1999; ROTH-NEBELSICK *et al.*, 2001).

A presença de densa cobertura pilosa em raques e nervuras médias proporciona uma espécie de camada intermediária entre a superfície da planta e o meio circundante. Estas camadas proporcionam proteção contra o excesso de temperatura e iluminação do meio, criando um microclima mais ameno e úmido do que o meio externo. Estas características resultam também na diminuição da taxa fotossintética e evapotranspiratória das plantas (SPICER, 1989; GARTNER, 1995; GIVNISH, 1995; LARCHER, 1995, 2001; BARTHEL & VEIß, 1997).

Pêlos podem também estar associados a outros fatores que não a proteção contra a desidratação. Há inúmeros casos de plantas pilosas de interior de matas úmidas e fechadas, por exemplo. Porém, nestes casos os pêlos são comuns em indivíduos imaturos, cujas gemas germinativas precisam ser protegidas do ataque de invertebrados herbívoros. Geralmente esta cobertura desaparece assim que os indivíduos alcançam a maturidade. Estes pêlos também estão freqüentemente associados a glândulas variadas, que segregam substâncias químicas nocivas aos herbívoros. Estes pelos são conhecidos como tricomas, são morfológicamente maiores e mais complexos do que pêlos simples (GARTNER, 1995; GIVNISH, 1995).

Aparentemente, as marcas encontradas nas raques das pecopterídeas neopermianas aqui discutidas correspondem a pêlos simples, sem glândulas associadas, o que permite relacioná-los mais a proteção contra o estresse hídrico do que ao ataque de herbívoros.

Limbos espessos protegem o mesófilo contra o ressecamento imposto por temperaturas elevadas e intensa luminosidade. Este princípio é melhor observado em plantas de deserto, cuja suculência é sua expressão máxima (LARCHER, 1995, 2001). A espessura dos limbos aqui estudados pode ser inferida a partir da impressão que deixaram na rocha, uma vez que as pínulas estão curvadas. Estas impressões consistem numa linha contornando o perímetro das pínulas. Em alguns casos, esta linha é espessa o suficiente para ser confundida com nervuras médias de pínulas onde o ápice não foi

preservado. Porém, embora sejam espessas tais linhas, elas nunca chegam a atingir as dimensões alcançadas pelas nervuras médias.

RHON & RÖSLER (1986, pg. 63) registraram uma situação semelhante ao descreverem *Pecopteris dolianitii*, a partir de espécimes do Paraná (Neopermiano da Bacia do Paraná, Brasil). Nesta ocasião, registraram: “(...) os espaços largos deixados entre a impressão da provável porção abaxial e a ‘moldura’ correspondente ao perfil da impressão da porção abaxial sugere limbo mais ou menos espesso e/ou margens das pínulas enroladas sobre si mesmas”.

A presença de sulcos proporciona planos variados de exposição à insolação direta, bem como microambientes com temperaturas variadas. Nos espaços formados pelos sulcos, pode haver um superdesenvolvimento de pelos e tricomas, o que auxilia também na manutenção de uma camada isolante do meio circundante. Esta característica tem por propriedade dificultar a perda de água pelas plantas ao exterior (GIVNISH, 1995).

Conforme se depreende das propriedades listadas para cada uma das ecomorfologias aqui descritas para as pecopterídeas neopermianas, é possível distinguir uma clara função de retenção de água na planta e diminuição da taxa fotossintética. Tais ecomorfologias são conhecidas como xeromorfias e são comuns a plantas que enfrentam estresse hídrico rigoroso. A julgar pelos paleoambientes sugeridos pela geologia aos níveis de cada uma das associações pecopterídeas em questão, estas xeromorfias parecem estar de acordo com os mesmos.

A associação pecopterídea do Membro Morro Pelado, Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), aflorante na Serra dos Doze (Paraná), ocorre em argilitos avermelhados, com estratificação plano-paralela, em níveis intercalados a arenitos tabulares ou lenticulares, por vezes com gretas de contração associadas. Junto com as pecopterídeas, foram encontrados plantas como *Paracalamites australis* RIGBY, *Sphenopteris alata* (BRONGNIART) PRESL, *Noeggerathiopsis hislopi* (BUNBURY) FEISTMANTEL emend. MAITHY, *Glossopteris indica* SCHIMPER e *Schizoneura paradoxa* SCHIMPER & MOUGEOT, além de conchostráceos. Estes níveis tem sido

interpretados como evidência de planície aluvial inundada por rios meandantes (CAZZULO-KLEPZIG, 1980).

TASCH (1969) demonstrou que conchostráceos correspondem a “fósseis index” para fácies estritamente não marinhas, vivendo em lagos efêmeros. O ressecamento cíclico destes corpos d’água e a consequente mortalidade das assembléias que se preservaram como tanatocenoses, também indicam periodicidade no suprimento de água.

As xeromorfias registradas nestas pecopterídeas são ligeiramente menos expressivas do que aquelas registradas nos níveis da Formação Chutani (Gp. Titicaca), por exemplo. Talvez seu grau leve de xeromorfia deva-se à umidade que um rio meandrante oferece. Sendo assim, a xeromorfias encontradas poderiam ser devidas mais à condições de intensa insolação e temperatura do que a condições de seca ambiental.

Como elementos de sotobosque, as pecopterídeas somente poderiam estar expostas a intensa iluminação solar através de descontinuidades significativas no dossel florestal. É possível também que esta descontinuidade fosse expressiva o suficiente para formar grandes clareiras sobre as quais as pecopterídeas desenvolveriam-se abundantemente, uma vez que são elementos reconhecidamente pioneiros (ARENS, 1991; BARTHEL & WEIß, 1997; RÖSSLER & BARTHEL, 1998). Processo semelhante ocorre na atualidade, quando plantas com frondes como *Rhumora adiantiformis* (G. FORST.) CHING e *Pteridium aquilinum* (L.) KUHN, formam densa cobertura vegetal sobre clareiras de matas.

Dado que a tafoflora da Serra dos Doze aqui citada constitui-se de elementos de distintos habitats, é possível que os níveis onde as pecopterídeas são mais abundantes correspondam à captura de tais clareiras pelo sistema deposicional.

A associação pecopterídea da do Membro Serrinha, Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), aflorante no Km 103,7 da rodovia BR 373 (Paraná), ocorre em siltitos arenosos, laminados, que gradam para siltitos argilosos laminados. Associados às pecopterídeas foram encontrados plantas como *Paracalamites*, *Sphenophyllum paranaense* RÖSSLER & ROHN, *Glossopteris* spp. (ROHN *et al.*, 1997b). Esta tafoflora foi interpretada como tendo sido

depositada em paleoambiente lacustre raso com desembocadura de rios associadas, em climas relativamente úmidos. Também neste caso, as xeromorfias observadas devem ser decorrentes de intensa iluminação sob dosséis florestais descontínuos.

A associação pecopterídea do Membro Morro Pelado, Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), aflorante no Km 32,2 da rodovia PR 239 (Paraná), ocorre em siltitos arenosos vermelhos, que tendem a rítmicos. Associados às pecopterídeas foram encontrados plantas como *Schizoneura gondwanensis* FEISTMANTEL, *Paracalamites* sp. e *Glossopteris* sp., além de conchostráceos. Esta taoflora foi interpretada como tendo sido depositada em paleoambiente com maior contribuição sedimentar eólica e relativamente mais árido. Neste contexto, os depósitos de desembocadura nos lagos representariam eventos de rápida sedimentação após chuvas torrenciais (ROHN *et al.* 1997c). Esta ciclicidade parece ser corroborada pelos conchostráceos encontrados em tais níveis (TASCH, 1969).

Neste caso, a aridização proposta para o ambiente é fator influente o suficiente para gerar as leves xeromorfias encontradas no material estudado. Cabe salientar que a maior contribuição eólica implica no fluxo relativamente livre do vento. Assim, é possível que esta seja uma prova indireta do distanciamento espacial dos elementos arbóreos que compunham a formação vegetal em questão, ou seja, uma prova indireta da intensa insolação que as pecopterídeas estavam a experimentar.

A associação pecopterídea da Formação Chutani (Gp. Titicaca), aflorante em San Pablo de Tiquina, ocorre em dolomitos. Além de pecopterídeas, os níveis estudados apresentam também glossopterídeas (IANNUZZI *et al.*, 2004). Esta taoflora foi interpretada como tendo sido depositada em planície de maré (ISAACSON & DIAZ-MARTÍNEZ, 1995; SUAREZ-SORUCO & DIAZ-MARTÍNEZ, 1996; SEMPERE, 1995).

Considerando-se o clima árido proposto para esta seção e sua associação com evaporitos, ficam claras as condições de estresse hídrico que fomentaram o desenvolvimento de xeromorfias nas pecopterídeas desta formação. Cabe ressaltar que também nas glossopterídeas foram encontrados sinais de xeromorfia (IANNUZZI *et al.*, 2004). Ao contrário do ocorrido com

as pecopterídeas da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná), as xeromorfias da Formação Chutani (Gp. Titicaca) são muito mais acentuadas. Esta característica parece ter sido potencializada pelas condições salinas que um ambiente costeiro próximo impõem às plantas que habitam-no. Neste caso, é possível que as pecopterídeas estivessem próximas o suficiente do mar a ponto de serem consideradas como plantas de restinga.

O transporte sofrido por tais restos, embora não seja significativo o suficiente para considerá-los como elementos alóctones, foi entretanto suficiente para caracterizá-los como paraautóctone, ou seja, transportados de um sub-sistema para outro dentro de um mesmo sistema. Aliando-se a isso o fato de que não há ainda perfis paleoecológicos detalhados para estes níveis, a identificação de parâmetros paleoambientais torna-se bastante dificultada. Assim, não é possível assegurar se as pecopterídeas da Formação Chutani (Gp. Titicaca) conviviam ou não nos mesmos habitats das glossopterídeas encontradas nos mesmos níveis.

Além disso, as características xeromórficas apresentadas por ambos grupos de plantas conferem-lhes não só resistência à desidratação solar e halina, mas também mais resistência física, química e biológica contra agentes decompositores bióticos e abióticos. Como resultado, estes elementos podem ser os únicos até então encontrados na tafloflora da Formação Chutani (Gp. Titicaca) porque foram os únicos a resistirem ao processo tafonômico operado em tais planícies de maré.

Por outro lado, a natureza instável deste tipo de ambiente, ou seja, sua freqüente alteração pela ação das marés, pode estar correlacionada com a maior quantidade e diversidade com que os elementos pecopterídeos são encontrados, uma vez que, estes são oportunistas e favorecidos por tais condições. Por fim, é provável também que a paleoflora original da Formação Chutani (Gp. Titicaca) tenha sido muito mais diversa do que demonstram seus poucos registros. Por estes motivos, reconstruções paleoambientais para este sistema são ainda precipitadas, ante a falta de maiores detalhes estratigráficos e paleontológicos.

8.4.2. MODELOS VEGETACIONAIS

Considerando-se as associações pecopterídeas estudadas como populações de um mesmo ecossistema, então a estrutura etária de seus indivíduos pode ser considerada como um parâmetro analítico demográfico das mesmas. Conforme já mencionado anteriormente, as associações pecopterídeas estudadas possuem uma estrutura etária homogênea, (dita iso-etária), pois constituem-se predominante ou exclusivamente de frondes maduras, bem desenvolvidas e aptas à reprodução.

De fato, até o presente momento, apenas um báculo foi encontrado, mais especificamente, em Mariana Pimentel, na Formação Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná). Nos demais níveis com pecopterídeas estudados, ou seja, nas formações Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná), Copacabana e Chutani (respectivamente, Eo e Neopermiano do Gp. Titicaca), báculos ou frondes jovens não foram encontrados ainda.

Fronde imaturas são conhecidas em muitas associações fossilíferas, logo, sua ausência nas associações aqui estudadas não é a única expressão possível de estrutura etária em associações de frondes fósseis. Considerando-se que esta característica não pode ser creditada às vicissitudes do processo tafonômico (vide discussões tafonômicas), então outras causas devem estar influenciando nesta configuração demográfica.

Trabalhando com plantas atuais, PAGE (2002) demonstrou que nas florestas com estabilidade climática e ambiental frondes jovens são produzidas ao longo de todo o ano, enquanto que nas florestas com instabilidade climática e ambiental frondes jovens são produzidas apenas em determinadas épocas do ano. Isto confere um caráter etário heterogêneo às frondes de florestas com estabilidade climática e ambiental, e homogêneo às frondes de florestas com tais instabilidades.

Florestas tropicais são estáveis, uma vez que não se desenvolvem sob o regime de grandes variações climáticas e ambientais anuais. Por outro lado, florestas estacionais são consideradas instáveis por serem suscetíveis a estas variações. Florestas estacionais caracterizam-se pela queda sazonal das folhas dos elementos arbóreos que compõem seu dossel. Este fenômeno é conhecido como caducifolia e é observado somente durante os períodos do ano em que há

secas, seja por motivos ambientais, seja fisiológicos, ou ainda, uma combinação de ambos os casos (STRAHLER & STRAHLER, 1997; BARNES *et al.*, 1998).

Exemplos de florestas caducifolias atuais são as florestas temperadas, florestas de monções, bosques estivifolios, florestas pluviais sazonais, florestas tropicais decíduas, etc. (WALTER, 1986; RAVEN *et al.*, 1996; SOLOMON *et al.*, 1996; STRAHLER & STRAHLER, 1997).

A caducifolia funciona como uma estratégia mitigadora do estresse hídrico imposto pelo macro-clima, uma vez que, com a diminuição da área fotossintetizante, há uma concomitante diminuição da evapotranspiração (LARCHER, 1995). Entretanto, tal estratégia que serve aos elementos mais superiores de uma floresta, acaba por alterar significativamente o micro-clima de seu interior. Nestes andares, variáveis ambientais como precipitação, radiação, vento, temperatura, umidade, troca de gases e materiais tem seus regimes consideravelmente alterados, aumentando ainda mais os efeitos do estresse hídrico macro-climático (PARKER, 1995; BARNES *et al.*, 1998).

Estas flutuações climáticas e ambientais de florestas estacionais são constrangimentos significativos para a maioria das frondes atuais, o que as obriga a desenvolverem uma série de estratégias adaptativas para contornar estes problemas. A principal delas refere-se a uma periodização na emergência de novas frondes. Ao contrário das pteridófitas jovens, indivíduos maduros possuem baixa tolerância a amplas variações ambientais, uma vez fixados e desenvolvidos, são incapazes de readaptarem-se a novas e drásticas condições ambientais. Assim, pteridófitas de comunidades estacionais tendem a sincronizar a emergência de novas frondes com períodos de melhoria climática, iniciando-a ao final do período crítico de estresse e terminando-a na metade da primavera. A partir de então os esporófitos completam seu desenvolvimento e estabelecem-se efetivamente em condições mais favoráveis (PAGE, 2002).

Como resultado, populações de pteridófitas de regiões com sazonalidade climática apresentam uma estrutura iso-etária durante e imediatamente após o final da estação seca e/ou fria (PAGE, 2002). Assumindo-se uma correlação estrutural e funcional entre frondes de distintas

épocas, é possível transportar estes resultados para frondes fósseis, porém, com o acréscimo dos devidos cuidados estratigráficos e tafonômicos que podem estar influenciando na composição final das tafofloras estudadas. Então, esta estrutura poderia ser resultante de períodos em que não houve emergência de novas frondes, tal como ocorre nas atuais florestas estacionais atuais.

As associações fossilíferas aqui estudadas estão incluídas na flora gonduânica que se desenvolve a partir do limite Carbonífero-Permiano dominada por glossopterídeas (ARCHANGELSKY, 1990). As formas pioneiras de glossopterídeas surgem repentinamente acompanhadas pela extinção de muitos dos elementos do Carbonífero (GASTALDO *et al.*, 1996a). O gênero *Glossopteris* BRONGNIART constitui-se no elemento mais abundante desta flora justificando-se sua denominação como Flora *Glossopteris*. Estas plantas estão representadas no registro fóssil principalmente através de extensas e volumosas redes de folhas imbricadas e sobrepostas umas as outras. As evidências fornecidas pela presença de tais redes foliares restritas a determinadas lâminas de varvitos glacio-lacustres, onde ocorre intensa deposição orgânica, levou PLUMSTEAD (1958, 1962) a considerar tais depósitos como "bancos outonais", ou seja, formados pela deciduidade das folhas de glossopterídeas.

Posteriormente, o caráter decidual das glossopterídeas (particularmente de *Glossopteris*) foi reforçado através da demonstração de certa ciclicidade estratigráfica dos depósitos onde ocorrem (RETALACK, 1980) e, por fim, pela demonstração de que possuem macroblastos (PIGG, K. B. & THOMAS, 1993), estruturas relacionadas à deciduidade de formas gimnospérmicas (GIFFORD & FOSTER, 1989). A origem das glossopterídeas, decíduas, estaria relacionada à migração de formas que ocorriam em áreas sazonais secas dos trópicos no Pensilvaniano, estando parcialmente pré-adaptadas aos climas frios sazonais do hemisfério sul neste período (LEARY, 1980; ARCHANGELSKY, 1990).

A introdução nos sistemas deposicionais de significativas quantidades de órgãos foliares provenientes da deciduidade, geraria, de acordo com PLUMSTED (1958, 1962) grande parte da matéria orgânica formadora dos carvões gondvânicos. Entretanto, para a maioria dos carvões permianos do sul

da Bacia do Paraná, hipo-autóctones, dados palinológicos de MARQUES-TOIGO (1988), CAZZULO-KLEPZIG (2001), CAZZULO-KLEPZIG *et al.* (2002, 2003), indicaram a predominância de formas relacionada a plantas pteridofíticas e, em segundo lugar, gimnospermas. Ressalta-se porém que em determinadas camadas de carvão, como por exemplo na jazida do Faxinal, dominam os pólenes de gimnospermas. Da mesma forma, a *roof-shale* flora associada a essas camadas de carvão têm como elementos dominantes folhas de glossopterídeas, em proporções de aproximadamente 70% (GUERRA-SOMMER, 1988; GUERRA-SOMMER *et al.*, 1991).

Correlações uniformitaristas tem estendido esta propriedade para outros elementos da Flora *Glossopteris*. Tais correlações têm se baseado em modelos fitogeográficos uniformitaristas que sugerem condições climáticas e ambientais propícias para o exercício da deciduidade, levando-se em conta tanto dados geológicos quanto paleontológicos (CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003). Como exemplo, pode-se citar o desenvolvimento de anéis de crescimento em gimnospermas permianas do Gondwana que refletiriam ciclos sazonais em florestas de latitude temperada. As dimensões expressivas das folhas da vegetação arbórea da Flora *Glossopteris* (RETALACK, 1980), além de sedimentos e estruturas estratigráficas típicas (GASTALDO *et al.*, 1996a; GIBBS *et al.*, 2002; 2002; CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003; FLUTEAU *et al.*, 2001) também são considerados parâmetros que ratificam a deciduidade.

Assim a estrutura iso-etária observada em todas as associações pecopterídeas aqui estudadas pode ser considerada como uma resposta à deciduidade do dossel sob o qual viviam. O báculo encontrado nas associações provenientes do Eopermiano da Bacia do Paraná, no Afloramento do Morro Papaléo, constitui-se na exceção que confirma a regra. Quanto ao grau de deciduidade florestal, este registro pode implicar em paleoambiente periférico e transicional a esta formação, ou seja, em florestas semi-decíduais. Porém, pode implicar também na captura do exato momento em que as primeiras frondes novas começavam a ser produzidas, quando ainda eram elementos raros.

Nas associações da Formação Copacabana (Eopermiano do Gp. Titicaca), consideradas gondvânicas por parâmetros palinológicos

(COUSMINER, 1965), a estrutura isoetária também pode estar relacionada a deciduidade do dossel, pois, mesmo não sendo encontradas glossopterídeas, são registradas folhas de *Cordaites* e *Noeggeratiopsis* para as quais tem sido também inferida deciduidade (CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003). Por fim, cabe salientar que, neste caso em específico, embora não tenha sido registrado formalmente a presença de glossopterídeas na Formação Copacabna (Eopermiano do Gp. Titicaca), estes elementos foram citados informalmente por ARCHANGELSKY (1986) como presentes em localidades eopermianas correlatas ligeiramente mais ao sul da Bolívia.

8.4.3. PECOPTERÍDEAS E PALEOCLIMAS

A deciduidade florestal sugerida aqui a partir da estrutura iso-etária das associações estudadas implica em algumas considerações acerca da invariabilidade desta característica ao longo do Permiano e a variabilidade ecomorfológica observada entre as pecopterídeas do Eo e Neopermiano.

A princípio, as hidromorfias encontradas nas pecopterídeas eopermianas aqui estudadas não condizem com os períodos de seca inerentes à sazonalidade climática condicionantes da deciduidade florestal. Entretanto, a seca sazonal que provoca tal fenômeno pode ser tanto ambiental quanto fisiológica (WALTER, 1986; RAVEN *et al.*, 1996; SOLOMON *et al.*, 1996; STRAHLER & STRAHLER, 1997). Dado que nos níveis eopermianos em questão, ou seja, nas formações Copacabana (Gp. Titicaca) e Rio Bonito (Bacia do Paraná), não há quaisquer evidências estratigráficas (como gretas de dessecação, por exemplo), nem paleontológicas (xermorfias, por exemplo) de seca ambiental (REYES, 1972; RÖSLER, 1972; CAZZULO-KLEPZIG, *et al.*, 1980; ISAACSON *et al.*, 1995; GRADER *et al.*, 1999; SUÁREZ-SORUCO, 2000; IANNUZZI *et al.*, 2003), então aceita-se aqui a seca fisiológica como causa extrínseca da deciduidade florestal referida.

Secas fisiológicas ocorrem quando a água torna-se indisponível ou menos freqüente às plantas, embora esta exista no ambiente. Há vários fatores que podem provocar tais secas, dentre os quais, o pH e a permeabilidade dos solos, frio excessivo, variações pluviométricas, etc. Porém, destes, somente aqueles relacionados a ciclicidade climática podem ser considerados de escala

grande o suficiente para condicionarem a caducifolia de uma flora tão amplamente distribuída quanto a Flora *Glossopteris*. Os demais são bastante variáveis regionalmente para provocar tamanha uniformidade de efeito.

Segundo modelos paleoclimáticos recentes, durante o Eopermiano esta porção do Gondvana estava a experimentar um breve período de melhoramento climático, com o degelo dos glaciares que a preenchia. No entanto, a influência glacial perdurou até pelo menos o final do Sakmariano, quando da última grande glaciação regional (WNUK, 1996; GASTALDO *et al.*, 1996a; REES *et al.*, 2002).

O frio excessivo, ao ponto de congelamento do solo, implica em sistemas peri-glaciais a glaciais. Como não há qualquer evidência geológica e paleontológica deste tipo de clima nos níveis associados às associações pecopterídeas em questão (REYES, 1972; RÖSLER, 1972; CAZZULO-KLEPZIG, *et al.*, 1980; ISAACSON *et al.*, 1995; GRADER *et al.*, 1999; SUÁREZ-SORUCO, 2000; IANNUZZI *et al.*, 2003), descarta-se o frio excessivo como agente indutor da caducifolia florestal observada aqui.

De fato, nos níveis estudados, a Flora *Glossopteris* está representada por elementos arbóreos com grandes folhas (GUERRA-SOMMER, 1992; GUERRA-SOMMER & CAZZULO-KLEPZIG, 2000), uma característica bastante rara em ambientes muito frios ou circumpolares (WALTER, 1986; RAVEN *et al.*, 1996; SOLOMON *et al.*, 1996; STRAHLER & STRAHLER, 1997). Outros elementos presentes na tafoflora, tais como as licófitas arbórescentes, indicam também climas mais amenos (GUERRA-SOMMER *et al.*, 1995).

Assim, conclui-se que o evento originador da deciduidade observada aqui estaria relacionado a variações cíclicas nas taxas anuais de pluviosidade e de temperatura. Neste sentido, não haveria secas propriamente ditas, apenas diminuições na taxa pluviométrica e, da mesma forma, não haveria frio rigoroso, apenas invernos com temperaturas mais baixas do que as registradas no verão. É possível então, que o paleoclima sob o qual desenvolveram-se as pecopterídeas eopermianas em questão fosse estacional úmido, tal como o de muitas florestas da atualidade (RAVEN *et al.*, 1996; STRAHLER & STRAHLER, 1997; BARNES *et al.*, 1998). Deve-se ressaltar que em plantas

de florestas estacionais de climas temperados a caducidade foliar é relacionada também a ritmos endógenos associados a respostas ao fotoperíodo (VAARTAJA, 1959; LARSON, 1969).

Com isto, não há contradições entre as hidromorfias observadas nas pecopterídeas eopermianas aqui estudadas e a existência de períodos de seca fisiológica que induziriam a queda do dossel florestal nos meses de menor pluviosidade e temperatura. Como os períodos de menor pluviosidade e temperatura indutores de caducifolia são mais curtos do que os períodos de dossel completo, de pluviosidade e temperatura normais, as pressões seletivas exercidas nas plantas durante este último período sobrepujam aquelas exercidas durante o primeiro. Além disso, conforme visto, não há interrupção no aporte hídrico pluviométrico ao sistema, nem congelamento do solo.

Estes resultados estão de acordo com os dados geológicos sobre o paleoclima e paleoambiente destas regiões durante o Eopermiano, uma vez que, no caso da Formação Rio Bonito, sua natureza flúvio-deltáica a estuarina (FRANÇA & POTTER, 1988; MILANI *et al.*, 1998; HOLZ, 1999) coaduna-se com a idéia de um ambiente relativamente úmido e sua posição paleogeográfica era austral o suficiente para permitir um clima temperado úmido (CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003; FLUTEAU *et al.*, 2003; REES *et al.*, 2002; SCOTese, 2004), enquanto que, no caso da Formação Copacabana, sua natureza costeira (SUÁREZ-SORUCO, 2000) e seu posicionamento paleogeográfico também permitem tal sugestão (GASTALDO *et al.*, 1996; CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003; FLUTEAU *et al.*, 2001; REES *et al.*, 2002; SCOTese, 2004).

Quanto às associações pecopterídeas do Neopermiano, tanto os dados geológicos quanto os paleontológicos indicam condições de crescente aridez climatológica, seja para o Gondvana como um todo (WNUK, 1996; GIBBS *et al.*, 2002; REES *et al.*, 2002; CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003), seja para os níveis em questão (ISAACSON & DIAZ-MARTÍNEZ, 1995; SUAREZ-SORUCO & DIAZ-MARTÍNEZ, 1996; SEMPERE, 1995). Tais climas estão perfeitamente de acordo com a existência de deciduidade florestal (RAVEN *et al.*, 1996; STRAHLER & STRAHLER, 1997; BARNES *et al.*, 1998).

8.5. PALEOFITOGEOGRAFIA

Em recentes estudos conduzidos com pecopterídeas do Neopaleozóico euro-americano, constatou-se que, tomadas sítio a sítio, a diversidade do grupo é alta, mas tomadas no âmbito de uma bacia, por exemplo, sua diversidade é baixa. Isto resulta num padrão de riqueza local alta, mas com expressividade regional média (GASTALDO & DIMICHELE, 2001). Em outras palavras, pode-se interpretar estes resultados como um baixo nível de endemismo em função da alta taxa de recorrência destas formas de um sítio para outro. No Neopaleozóico sul-americano, os registros de pecopterídeas são ainda bastante modestos se comparados aos euro-americanos. Porém, onde elas ocorrem com mais frequência e maior amplitude espacial, pode-se observar um padrão de ocorrência semelhante ao descrito para Euro-américa.

Na Argentina, pecopterídeas ocorrem nas bacias Paganzo La Golondrina e Central-Patagônica (ARCHANGELSKY *et al.*, 1999), no Brasil ocorrem nas bacias do Paraná e do Parnaíba (VIEIRA, 2000), no Uruguai, ocorrem na Bacia do Paraná (ARCHANGELSKY *et al.*, 1999), na Venezuela, na Formação Palmarito (BENEDETTO & ODREMÁN, 1977; ODREMÁN & WARNER, 1980; ODREMÁN & RICARDI, 1992) e na Bolívia, no Grupo Titicaca (ARRONDO, 1967; RODRIGO & CASTAÑOS, 1980; VIEIRA *et al.*, 2004). As ocorrências geográficas (MAPA 7) e estratigráficas específicas dos registros acima referidos podem ser assim resumidas:

Formação Palmarito (Venezuela)

- Neocarbonífero - Formação Palmarito (BENEDETTO & ODREMÁN, 1977; ODREMÁN & WARNER, 1980; ODREMÁN & RICARDI, 1992).

Bacia do Parnaíba (Brasil)

- Neocarbonífero - Formação Piauí (DOLIANITI, 1972).
- Neopermiano - Formação Pedra de Fogo (BARBOSA & GOMES, 1957; VIEIRA *et al.*, 2003).

Bacia Paganzo (Argentina)

- Neocarbonífero - formações Cerro Água Negra, Solca e Libertad (AZCUY & CÉSARI, 1980; CÚNEO, 1987b; ARCHANGELSKY *et al.*, 1999)

- Eopermiano - Formação Tasa Cuna (LEGUIZAMÓN, 1972) e Arroyo Totoral (ARCHANGELSKY & ARRONDO, 1973; CÚNEO, 1984; CÚNEO & ARCHANGELSKY, 1996).

Bacia La Golondrina (Argentina)

- Eopermiano - Formação La Golondrina, (FERUGLIO, 1933; FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960; HERBST, 1976).

Bacia Central Patagônica (Argentina)

- Eopermiano - Grupo Tepuel / Formação Mojón de Hierro (CÚNEO, 1990) e Grupo Genoa / Formação Río Genoa (CÚNEO, 1983, 1987a; ARCHANGELSKY *et al.*, 1999; CÚNEO *et al.*, 2000).

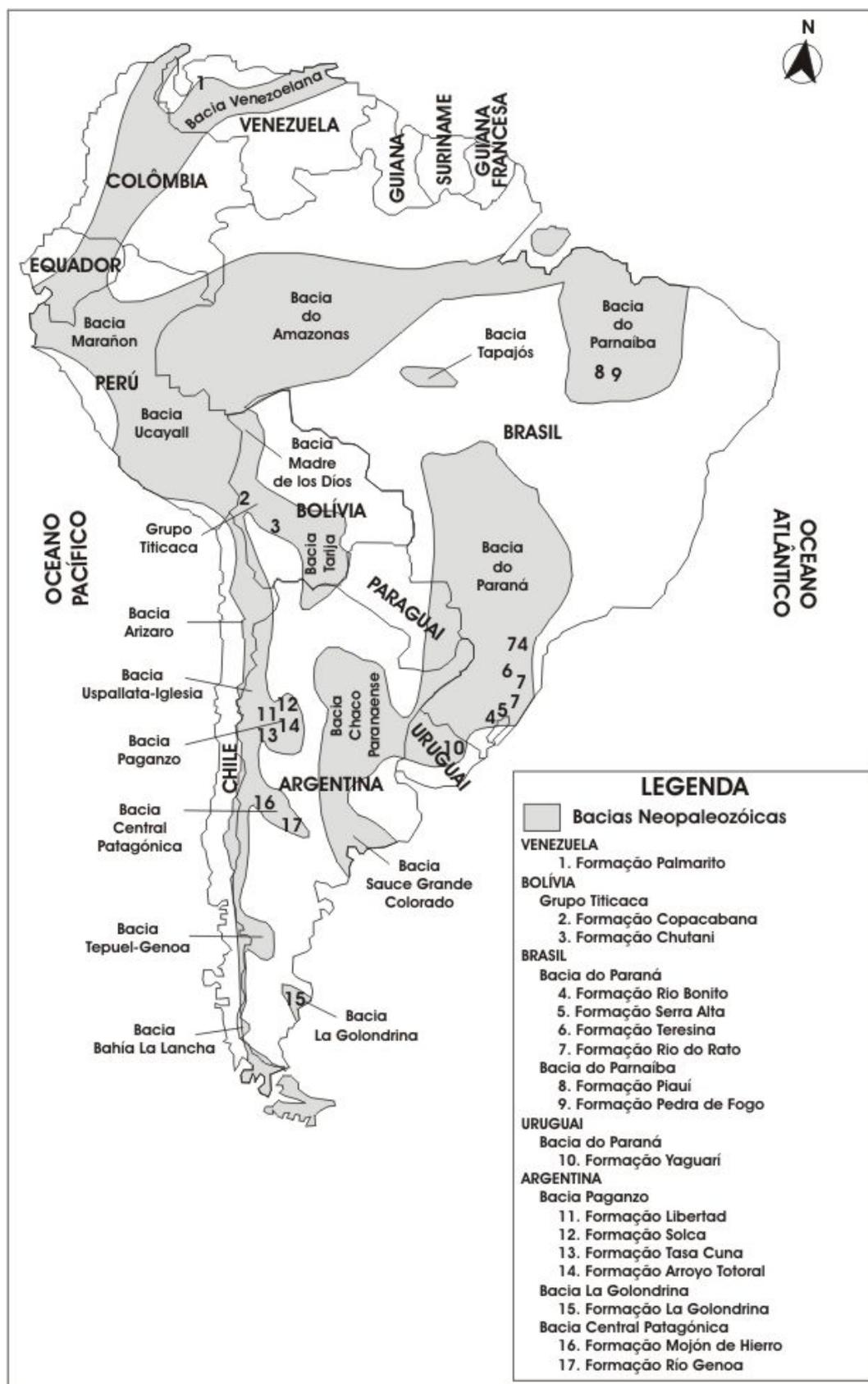
Bacia do Paraná (Brasil e Uruguai)

- Eopermiano - Formação Yaguari (ARCHANGELSKY *et al.*, 1999) e Rio Bonito (READ, 1941; RÖSLER, 1972; BERNARDES DE OLIVEIRA, 1977; VIEIRA & IANNUZZI, 2000b; VIEIRA *et al.*, 2001).
- Neopermiano - formações Serra Alta (BORTOLUZZI, 1975), Teresina (ROHN & RÖSLER, 1986) e Rio do Rasto (CAZZULO-KLEPZIG, 1978; CAZZULO-KLEPZIG & CORREIA, 1981; ROHN & RÖSLER, 1986; OLIVEIRA, 1994; VIEIRA & IANNUZZI, 2000a).

Grupo Titicaca (Bolívia)

- Eopermiano - Formação Copacabana (ARRONDO, 1967; RODRIGO & CASTAÑOS, 1980).
- Neopermiano - Formação Chutani (VIEIRA *et al.*, 2004).

MAPA 7 – Ocorrências de pecopterídeas na América do Sul.



Afim de melhor distinguir e entender a distribuição das pecopterídeas na América do Sul durante o Neopaleozóico, as formas ocorrentes e suas respectivas classificações, implicações paleoecológicas e paleofitogeográficas serão abordadas no presente item em três sub-itens, de acordo com a idade estimada para cada caso.

8.5.1. Neocarbonífero

Ao longo do Carbonífero, sempre houve uma diferenciação florística entre o norte e o sul da América do Sul, inicialmente, no Eocarbonífero, com a “Flora *Nothorhacopteris*” ao norte e a “Flora *Archaeosigilaria-Lepidodendropsis-Frenguellia*” ao sul, posteriormente, no Neocarbonífero, com a Flora Euro-americana ao norte e a “Flora *Nothorhacopteris*” ao sul (ARCHANGELSKY, 1990; ZIEGLER, 1990; WNUK, 1996; IANNUZZI & RÖSLER, 2000).

O caráter das paleofloras é dado pelo histórico paleofitogeográfico associado a maioria dos elementos contidos e/ou de seus mais expressivos. Neste sentido, o caráter Euro-americano de uma paleoflora, por exemplo, deriva do fato de que as plantas que as constituem são endêmicas e/ou surgiram primeiramente na sua área de abrangência.

Conforme se depreende dos registros citados, as primeiras ocorrências de pecopterídeas na América do Sul datam do final do Neocarbonífero e situam-se em localidades tão distantes entre si quanto o nordeste da Argentina (formações Libertad e Solca, Bacia Paganzo) e o nordeste da Venezuela (Formação Palmarito) e norte do Brasil (Formação Piauí, Bacia do Parnaíba)(DOLIANITI, 1972; AZCUY & CÉSARI, 1980; ODREMÁN & RICARDI, 1992). Esta distribuição evidencia uma disjunção geográfica bastante grande entre os registros citados, e remetem a algumas questões acerca do provável centro de origem e dispersão do grupo ao longo da América do Sul.

A estreita relação que as pecopterídeas da formações Palmarito (Venezuela) e Piauí (Bacia do Parnaíba, norte do Brasil) possuem com as de regiões vizinhas da Euro-américa, bem como a maior quantidade com que são aí encontradas, satisfazem os critérios arrolados pela “*regra de progressão*” como requisitos para um centro de origem e dispersão. Segundo estes critérios,

a derivação filogenética dos grupos é diretamente proporcional à distância que se encontram de tais centros. Em outras palavras, quanto mais afastados dos centros de origem, menos correspondência taxonômica há entre os elementos em questão (NELSON & PLATNICK, 1984; MYERS & GILLER, 1988; HUBBELL, 2001). Entretanto, esta hipótese deve adequar-se às idades inferidas para cada unidade litoestratigráfica em questão.

A Formação Piauí possui um conteúdo fossilífero diverso, abrangendo desde organismos marinhos como foraminíferos, conodontes, ostracodes, briozoários, crinóides, holoturóides, equinóides, microgastrópodes, microbivalves, escolecodontes, esponjas, peixes, até organismos terrestres como plantas. Baseado nos conodontes *Adetognathus lautus* GUNNEL, *Idiognathodus delicatus* GUNNEL, *I. magnificus* STAUFFER & PLUMMER e *Gnathodus bassleri* HARRIS & HOLLINGSWORTH, esta associação foi datada como Mesocarbonífera (CAMPANHA & ROCHA-CAMPOS, 1979). Porém, os níveis siliciclásticos onde ocorrem as pecopterídeas sobrejazzem estes estratos de sedimentação marinha, logo, são mais novos. Estes níveis carecem de correlações cronoestratigráficas mais acuradas e a idade Neocarbonífera sugerida à flora (DOLIANITI, 1972) não precisa quais são os andares em questão.

A Formação Palmarito possui uma rica fauna de invertebrados marinhos, composta por braquiopodes, bivalves, crinóides, briozoários, corais, gastrópodos, trilobites, foraminíferos e ostracodes. Em seus níveis siliciclásticos há uma rica flora, composta predominantemente por gigantopterídeas, odontopterídeas, neuropterídeas, pecopterídeas e algumas esfenófitas (BENEDETTO & ODREMÁN, 1977; ODREMÁN & WARNER, 1980, ODREMÁN & RICARDI, 1992). Tanto a fauna marinha quanto a flora terrestre da Formação Palamarito indicam uma idade Neocarbonífera / Eopermiana. Datações absolutas com Rb/Sr efetuadas nas intrusões pultonicas ácidas tem obtido idades médias de 285 ± 15 m.a., ou seja, Artinskiana (ARNOLD, 1966).

Dada a natureza neocarbonífera da taoflora dos níveis mais basais de ocorrência de pecopterídeas e da fauna marinha correlata, esta tem sido a idade sugerida a estes elementos (ODREMAN & RICARDI, 1992), embora

ocorram também em níveis mais superiores, próximos inclusive ao topo da seqüência, ou seja, próximos ao Artinskiano (De JUANA, 1952; ARNOLD, 1966; ODREMÁN & RICARDI, 1992). A julgar pela distância com que se encontram do topo da seqüência e por sua natureza neocarbonífera, é possível que os níveis mais basais onde as pecopterídeas são obtidas situem-se em andares do início do Gzheliano.

Já as formações Libertad e Solca (Bacia Paganzo, Argentina) foram datadas como neocarboníferas, com base em seu conteúdo fitofossilífero, mais especificamente pela presença da Zona de Intervalo (AZCUY & CÉSARI, 1980; CÚNEO, 1987b; ARCHANGELSKY & CÚNEO, 1991). Esta zona sobrejaza a Zona NBG, que é também neocarbonífera (ARCHANGELSKY & CÚNEO, 1991) e subjaza a Zona *Gangamopteris*, eopermiana (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996). Por este motivo, a Zona de Intervalo é considerada como limite do Neocarbonífero, provavelmente Gzheliana.

Esta idade praticamente corresponde àquela atribuída à Formação Palmarito (Bacia Maracaibo, Venezuela), o que torna os registros neocarboníferos de pecopterídeas sul-americanas aparentemente síncronos. Assim, não é possível determinar um centro de origem e dispersão para as pecopterídeas com base apenas em critérios geocronológicos.

Uma hipótese é que existam dois centros de origem e dispersão de pecopterídeas na América do Sul, um situado na Venezuela e outro na Argentina. Esta hipótese torna-se plausível ante o caráter polifilético de pecopterídeas (vide capítulo 4), ou seja, ante o fato de que é possível que as pecopterídeas neocarboníferas da Venezuela tenham surgido de ancestrais pecopterídeos mesocarboníferos da Euro-américa e que as pecopterídeas neocarboníferas da Argentina tenham originado-se de ancestrais não pecopterídeos locais.

Em reforço a esta hipótese, há o fato de que a associação pecopterídea venezuelana possui, de fato, uma natureza Euro-americana (ODREMÁN & RICARDI, 1992) e de que a pecopterídea argentina neocarbonífera, ou seja, *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI, não possui qualquer paralelo taxonômico dentre todas as pecopterídeas já descritas para esta época (BOUREAU & DOUBINGER, 1975). Além disso, a instabilidade geológica da

região durante esta época não pode ser considerada a razão desta disjunção geográfica no registro de pecopterídeas carboníferas sul-americanas, uma vez que há entre estas localidades, registro de paleofloras bastante diversas como a de Paracas (ALLEMAN *et al.*, 1995).

Entretanto, é possível também que as pecopterídeas neocarboníferas do norte da América do Sul sejam mais antigas do que indicam seus registros e, como tal, comporiam o estoque ancestral que deu origem às pecopterídeas do sul. Em reforço a esta hipótese há o fato de que os níveis onde são registradas as pecopterídeas da Formação Piauí (Bacia do Parnaíba) podem ser mais antigos do que o Gzheliano, pois sobrejazzem níveis Mesocarboníferos (DOLIANITI, 1972; CAMPANHA & ROCHA-CAMPOS, 1979).

Ao discutir a presença de elementos nórdicos nas floras gondwânicas, ARCHANGELSKY & ARRONDO (1967) estabeleceu previamente tais hipóteses, porém, incluiu em sua discussão outros elementos que não só os pecopterídeos, mas que, a exemplo destes, são considerados austrais. Com base nisto, concluíram que a hipótese de dispersão a partir de um centro de origem tropical, i. é, Euro-americano, é a mais apropriada, uma vez que a evolução paralela simultânea de mais de um grupo vegetal é bastante improvável, principalmente de grupos que não tem o caráter polifilético que as pecopterídeas possuem (ARCHANGELSKY, 1990, MAHESHWARI, 1992).

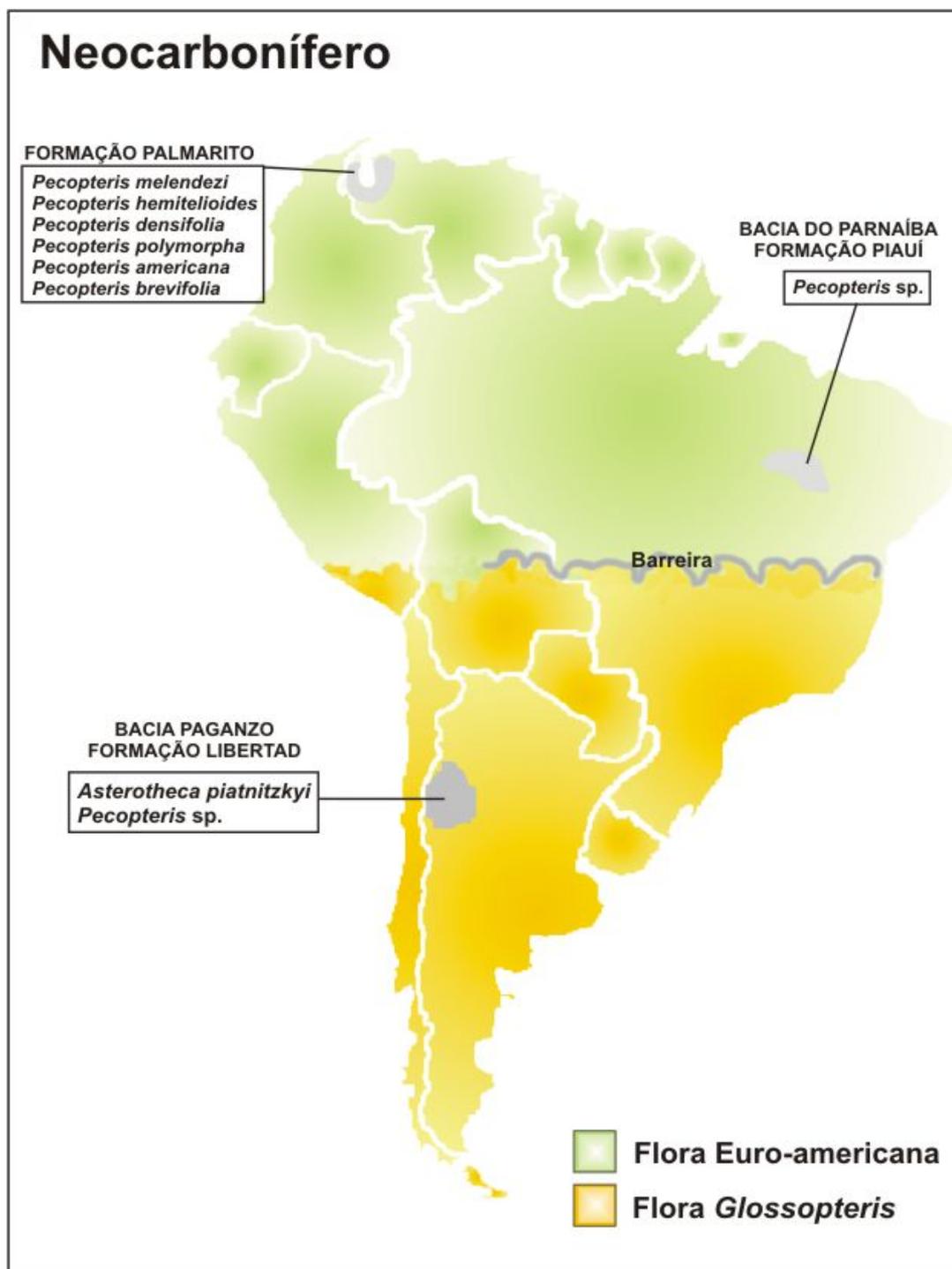
Assim, a maior diversidade de pecopterídeas observada na porção norte da América do Sul (MAPA 8) explicaria-se tanto ante a antiguidade e complexidade ecológica da Flora Euro-americana a qual estes elementos pertenciam (DiMICHELE & HOOK, 1992), quanto pelas condições paleoambientais e paleoclimáticas mais propícias no norte da América do Sul (RICARDI & RÖSLER, 1992; GASTALDO *et al.*, 1996; IANNUZZI & RÖSLER, 2000).

De fato, durante o Carbonífero, a “Flora *Nothorhacopteris*” estabelecida na porção sul da América do Sul estava sujeita a condições climáticas bastante rígidas, incluindo os efeitos deletérios que uma “Glaciação Permo-Carbonífera” impinge às floras sob seu efeito, enquanto que, na porção norte do continente vigoravam condições tropicais e flora muito mais desenvolvida, incluindo vários elementos pecopterídeos, estabelecidos pelo menos desde o

Eocarbonífero (Anexo 2)(BOUREAU & DOUBINGER, 1975; RICARDI & RÖSLER, 1992; GASTALDO *et al.*, 1996; IANNUZZI & RÖSLER, 2000).

De acordo com os dados disponíveis, pode-se estabelecer apenas duas áreas biogeográficas com base na presença das pecopterídeas: uma no extremo norte da América do Sul, e outra ao sul, no noroeste argentino (MAPA 8). A primeira, por sua composição taxonômica, está claramente relacionada ao Reino Euro-americano, de climas tropicais a subtropicais, e a segunda, caracterizada por uma única forma endêmica do continente, i. é *A. piatnitzkyi*, deve ser associada ao Reino Gondvânico de climas temperados.

MAPA 8 – Distribuição pecopterídea durante o Neocarbonífero da América do Sul.



8.5.2 Eopermiano

Durante o Eopermiano, uma nova flora desenvolveu-se nas porções centrais e meridionais do Gondvana, substituindo a antiga Flora *Nothorhacopteris*, do Neocarbonífero (IANNUZZI & RÖSLER, 2000). FEISTMANTEL (1875-6) a chamou de “Flora *Glossopteris*”, em referência aos seus elementos mais abundantes, as glossopterídeas. Apesar desta substituição florística, os limites paleogeográficos entre as paleofloras eopermianas da América do Sul continuaram praticamente os mesmos que eram observados no Neocarbonífero. Isto implica na retração da Flora Euro-americana a latitudes mais baixas, uma vez que o Gondvana estava deslocando-se para o norte (SCOTese, 2004).

Na América do Sul, em específico, a Flora Euro-americana desenvolveu-se sobre sua porção norte, tendo como limite sul, localidades correspondentes ao Peru, Venezuela e norte do Brasil. Já a Flora *Glossopteris* desenvolveu-se ao sul do continente, tendo como limite norte a Bolívia e a porção central do Brasil, estendendo-se até o extremo sul, na Patagônia argentina (ARCHANGELSKY, 1990). O contato entre estas duas floras, no entanto, parece não ter sido contínuo, restringindo-se às porções sudoeste da Flora Euro-americana e noroeste da Flora *Glossopteris*, uma vez que somente aí há uma miscigenação entre ambas.

Os padrões internos de composição florística da Flora *Glossopteris* gondvânica levaram alguns autores a subdividi-la em distintas unidades paleofitogeográficas. Estas propostas são bastante variáveis e ainda discutidas, mas há um certo consenso de que a Flora *Glossopteris* pode ser dividida em Flora *Glossopteris* Mista (doravante FGM) e Flora *Glossopteris* Pura (doravante FGP). Estas subdivisões se baseariam no fato de que na primeira, os elementos exclusivos do Gondvana estariam misturados a elementos oriundos da Euro-américa (ditos “nórdicos”), enquanto na segunda, não haveria tal mistura, apenas elementos exclusivamente gondvânicos (ARCHANGELSKY, 1990; ZIEGLER, 1990; WNUK, 1996). De acordo com este modelo, a América do Sul apresentaria apenas a FGM em seus domínios, uma vez que a fronteira sugerida entre a FGM e a FGP coincidiria, aproximada

e respectivamente, à fronteira entre a Argentina e a Antártica (ARCHANGELSKY, 1990).

Dentre os elementos da FGM considerados nórdicos, estão as pecopterídeas (ARCHANGELSKY & ARRONDO, 1967). De fato, algumas pecopterídeas encontradas na FGM durante o Eopermiano já eram encontradas na Flora Euro-americana durante o Carbonífero. Como exemplos sul-americanos, pode-se citar *Asterotheca anderssonii* HALLE, *Pecopteris anderssonii* BRONGNIART, e *P. hemitelioides* BRONGNIART, encontradas inicialmente no Carbonífero da Flora Euro-americana (BOUREAU & DOUBINGER, 1975) e, posteriormente, também no Eopermiano do Gondvana (ARCHANGELSKY & De La SOTA, 1960, RODRIGO & CASTAÑOS, 1980).

A precedência histórica das pecopterídeas euro-americanas, bem como sua dispersão no Gondvana sobre os domínios da Flora *Glossopteris*, tem levado alguns autores a considerarem *todos* os elementos pecopterídeos desta flora como elementos nórdicos, ou seja, oriundos ou derivados diretos da Flora Euro-americana. Na realidade, existem inúmeras pecopterídeas exclusivas do Gondvana, inclusive na América do Sul. Tais elementos surgiram e desenvolveram-se exclusivamente dentro dos domínios da Flora *Glossopteris*.

Conforme pode se depreende da Tabela 18, o conjunto das formas pecopterídeas da FGM da América do Sul é constituído em sua maioria, de formas autóctones, ou seja, endêmicas. Neste caso, o termo "*elementos nórdicos*" é mal aplicado quando as pecopterídeas em questão forem estas formas endêmicas, ou seja, quando forem estas formas gondvânicas. Se houve uma origem na Flora Euro-americana, esta é temporalmente remota e não justificaria a categorização de tais elementos pecopterídeos como nórdicos, uma vez que o mesmo seria verdade também para inúmeros outros táxons da Flora *Glossopteris* que são considerados "*puros*".

Tabela 18 - Pecopterídeas encontradas nos estratos sul-americanos pertencentes à Flora *Glossopteris* Mista, durante o Eopermiano. Os círculos preenchidos marcam as ocorrências factuais, os círculos vazados correspondem às ocorrências inferidas a partir de relações ontogenéticas, em que o registro de uma determinada forma fértil implica no registro de sua forma estéril quando esta última é conhecida. As formas endêmicas referem-se à Flora *Glossopteris* como um todo e não necessariamente na bacia onde ocorrem. Onde: BOL= Bolívia, BRA = Brasil, ARG = Argentina, GTT = Grupo Titicaca, FCB = Formação Copacabana, BPR = Bacia do Paraná, FRB = Formação Rio Bonito, BPGz = Bacia Paganzo, FAT = Formação Arroyo Totoral, BCPT = Bacia Central Patagônica, FMH = Formação Mojón de Hierro, FRG = Formação Río Genoa, BGol = Bacia La Golondrina e FGol = Formação La Golondrina.

País		BOL	BRA	ARG				
Unidade Litoestratigráfica		GTT	BPR	BPGz		BCPt	BGol	
Subunidade Litoestratigráfica		FCB	FRB	FTC	FAT	FMH	FRG	FGol
Forma Endêmicas	<i>Dizeugotheca branisae</i>	●						
	<i>D. furcata</i>							●
	<i>D. neuburgiae</i>							●
	<i>D. waltonii</i>							●
	<i>Asterotheca piatnitzkyi</i>		●	●		●	●	●
	<i>A. derbyi</i>		●					
	<i>A. golondrinensis</i>						●	●
	<i>A. feruglioi</i>				●		●	●
	<i>A. frenguelli</i>						●	●
	<i>A. singeri</i>							●
	<i>Pecopteris paranaensis</i>		●					
	<i>P. pedrasica</i>		●	○			○	○
	<i>P. hirundinis</i>							●
Formas Cosmopolitas	<i>Asterotheca anderssonii</i>	●					●	●
	<i>Pecopteris anderssonii</i>	●					○	○
	<i>P. hemitelioides</i>	●						○
Formas Indefinidas	<i>Dizeugotheca</i> sp.							●
	<i>Asterotheca</i> sp.	●	●		●	●	●	●
	<i>Pecopteris</i> sp.	●	●	●	●	●	●	●
Total	Formas Endêmicas	1	4	2	1	2	5	10
	Formas Cosmopolitas	3	0	0	0	0	2	3
	Formas Indefinidas	2	2	1	2	2	2	3
	Geral	6	6	3	3	4	9	16

Os registros correspondentes às formas *Pecopteris anderssonii*, *P. hemitelioides* e *P. pedrasica*, baseiam-se em parte na sua ocorrência direta, em parte na sua ocorrência inferida (círculos vazados da Tabela 18). Neste último caso, a presença destas formas foi inferida a partir das relações nomenclaturais entre formas férteis e formas estéreis. Como é impossível que as formas férteis não se apresentem em algum momento estéreis, é impossível não relacionar as formas férteis a seus estágios estéreis.

Neste sentido, o registro de *Pecopteris hemitelioides* (RODRIGO & CASTAÑOS, 1980) na Formação Copacabana (Grupo Titicaca), não implica necessariamente no registro de *Dizeugotheca waltonii* (ARCHANGELSKY & De La SOTA, 1960), uma vez que, além desta última, *D. neuburgiae* (ARRONDO, 1967) e *Asterotheca hemitelioides* (KIDSTON, 1924) são também formas férteis possíveis daquela primeira. Porém, o registro de *D. waltonii* na Formação La Golondrina (Bacia La Golondrina) implica obrigatoriamente no registro indireto de *P. hemitelioides*, uma vez que esta última é sua única forma estéril possível.

Do mesmo modo, a presença de *Pecopteris anderssonii* na Formação Copacabana (Grupo Titicaca), não implica necessariamente no registro de *Asterotheca anderssonii*, mas o registro desta última nas formações Río Genoa (Bacia Central Patagónica) e La Golondrina (Bacia La Golondrina) implica, obrigatoriamente, no registro indireto de *P. anderssonii*, pois esta é sua única forma estéril possível. Por fim, a presença de *A. piatnitzkyi* nas formações Tasa Cuna (Bacia Paganzo), Mojón de Hierro e Río Genoa (respectivamente, grupos Tepuel e Río Genoa da Bacia Central Patagónica) e La Golondrina (Bacia La Golondrina), implica, obrigatoriamente, no registro indireto de *P. pedrasica*.

Já a presença de *A. anderssonii* na Formação Copacabana (Grupo Titicaca), baseia-se no fato de que as diferenças que apresentam com os espécimes aqui classificados como *A. cf. A. anderssonii* não constam na diagnose original da morfo-espécie, logo, não possui valor taxonômico. Assim, embora os espécimes em questão tenham sido classificados como *A. cf. A. anderssonii* por motivos normativos, para efeitos de comparação foram considerados como *A. anderssonii*, uma vez que as diferenças apresentadas

entre tais formas são irrisórias e não constam da diagnose original da morfo-espécie, logo, não possui um significado biológico definidor de sua taxonomia.

Quanto às formas pecopterídeas endêmicas da Flora *Glossopteris*, conforme se observa nas Tabela 18, durante o Eopermiano da América do Sul houve apenas uma no Grupo Titicaca (oeste da Bolívia), uma na Bacia Paganzo (noroeste da Argentina), quatro na Bacia do Paraná (sudeste do Brasil), cinco na Bacia Central Patagônica (sudoeste da Argentina) e dez na Bacia La Golondrina (sul da Argentina). Em termos paleogeográficos, a distribuição das formas endêmicas implica num gradiente crescente de endemismo pecopterídeo em direção ao sul e a leste da América do Sul. Este gradiente expressa-se na maior quantidade de pecopterídeas endêmicas registradas nas regiões sul-americanas mais afastadas da Flora Euro-americana.

Assim, elementos "nórdicos", como *Asterotheca anderssonii*, *Pecopteris anderssonii* e *P. hemitelioides*, presentes apenas na Euro-américa durante o Neocarbonífero (BOUREAU & DOUBINGER, 1975), passaram a ser encontrados também em localidades tão meridionais como o extremo sul da América do Sul, durante o Eopermiano (ARCHANGELSKY & De La SOTA, 1960). Alternativamente, elementos puramente gondvânicos, como *A. piatnitzkyi* (*P. pedrasica*), presentes apenas na Bacia Paganzo durante o Neocarbonífero, passaram a ser encontradas também no extremo sul e leste da América do Sul, durante o Eopermiano (este trabalho e FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY & De La SOTA, 1960).

Os elementos euro-americanos dispersaram-se de norte a sul apenas ao longo de uma estreita faixa a oeste da América do Sul, nunca através do interior do continente, ou seja, no leste. Já os elementos gondvânicos, dispersaram-se de norte a sul, mas, também, de oeste a leste, conquistando o interior da América do Sul, até então inexplorado pelas pecopterídeas. Sempre que pecopterídeas euro-americanas estabeleciam-se pioneiramente em regiões outrora intocadas por elas, estavam sempre acompanhadas dos elementos gondvânicos. O inverso não era verdadeiro, ou seja, pecopterídeas gondvânicas pioneiras desbravaram algumas localidades isoladamente, sem a companhia de elementos euro-americanos.

A ausência de formas euro-americanas no leste da área de abrangência da Flora *Glossopteris* sul-americana e sua presença confinada a borda oeste da mesma, sugere que havia alguma barreira ecológica e/ou geográfica a sua livre dispersão para o interior do continente. De fato, a Bacia do Paraná, que encontrava-se no leste da área de abrangência da Flora *Glossopteris* na América do Sul, estava mais próxima da Flora Euro-americana do que a Bacia Paganzo, que encontrava-se no oeste da referida área, no entanto, a Bacia do Paraná não possui pecopterídeas euro-americanas e apresenta maior quantidade de formas endêmicas do Gondvana.

Assumindo-se então a fronteira de contato entre a Flora Euro-americana e a Flora *Glossopteris* como uma área restrita na borda oeste do Gondvana (próxima ao Perú), então a Bacia do Paraná estava mais distante do que a Bacia Paganzo, por isso desenvolveu mais formas endêmicas do Gondvana. Deste modo, torna-se plausível o modelo de gradiente de endemismo pecopterídeo ascendente em direção ao sul e ao leste da América do Sul, que teria ocorrido durante o Eopermiano.

Este gradiente parece estar representado também internamente, dentro Bacia do Paraná (Brasil), uma vez que seu conteúdo pecopterídeo parece demonstrar uma distinção entre suas atuais porções centro-norte e sul. No primeiro caso, ocorrem formas como *Asterotheca piatnitzkyi*, *A. derbyi* e *Pecopteris paranaensis* (READ, 1941; RÖSLER, 1972), todas formas ainda não registradas na porção sul da Bacia do Paraná. Igualmente, as formas indeterminadas descritas para o extremo sul da bacia, ou seja, *Asterotheca* sp. 1, *Asterotheca* sp.2, *Pecopteris pedrasica*, *Pecopteris* sp. 1 e *Pecopteris* sp. 2, não possuem paralelo taxonômico com as formas do centro-norte da mesma (VIEIRA & IANNUZZI, 2000b).

Contudo, esta distinção pode ser mais uma questão de amostragem, pois existem ainda inúmeros espécimes aguardando descrição, provenientes de ambas porções da bacia. Além disso, *Pecopteris pedrasica*, por exemplo, ocorre ao longo de toda a Bacia do Paraná (Brasil) o que pode implicar em futuros registros de *Asterotheca piatnitzkyi* também na porção sul (embora não necessariamente).

Enquanto não confirmadas estas referências, a ausência de *Asterotheca piatnitzkyi* na porção sul da Bacia do Paraná configura-se como um hiato espacial no registro desta forma ao longo do Eopermiano da América do Sul, uma vez que além da porção norte da Bacia do Paraná, esta espécie ocorre também em regiões mais meridionais do continente, em depósitos eopermianos das bacias argentinas de La Golondrina, Central Patagónica e Paganzo (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960; AZCUY & CÉSARI, 1980; CÚNEO, 1990).

Como corolário deste gradiente crescente de endemismo paleogeográfico, tem-se a Formação La Golondrina (Bacia La Golondrina), no extremo sul da América do Sul, cujo conteúdo fossilífero apresenta pelo menos dez formas diferentes de pecopterídeas endêmicas. Há que se salientar que o elevado grau de endemismo observado na Patagônia argentina não restringe-se apenas aos elementos pecopterídeos, mas estende-se a maioria dos elementos de sua paleoflora. Esta sua alta diversidade florística geral levou alguns autores a sugerirem que a Patagônia encontrava-se separada de sua atual região de entorno e localizada em latitudes mais equatoriais (ARCHANGELSKY, 1986; CÚNEO, 1996).

A despeito disto, muitas das formas pecopterídeas eopermianas presentes na Bacia La Golondrina repetem-se ao longo das bacias Paganzo e Central Patagónica. Assim, é provável que esta alta diversidade florística seja consequência não de um posicionamento geográfico separado e mais equatorial, mas sim de sua condição de região limítrofe entre clima temperado úmido e temperado frio.

De fato, esta explicação tem sido sugerida por ZIEGLER (1990) para a extensão alcançada pelo seu "Reino Bioma 5 ou Temperado Sul", no qual estariam inclusas as paleofloras eopermianas da Patagônia. Esta hipótese é reforçada pelo fato de que durante esta época o Gondvana estava a experimentar uma lenta e progressiva deglaciação, a tal ponto que o desenvolvimento de clima temperado frio na Antártida possibilitou o estabelecimento de uma expressiva Flora *Glossopteris* Pura (ou Região *Glosspteris*), ou seja, o estabelecimento de florestas em latitudes muito mais

meridionais do que a Patagônia (ARCHANGELSKY, 1990; ZIEGLER, 1990; WNUK, 1996).

Assim, é possível que a maior diversidade e abundância das pecopterídeas registradas na Patagônia (Formação La Golondrina, Bacia La Golondrina) durante o Eopermiano tenha resultado de sua condição de região limítrofe entre as Flora *Glossopteris* Mista e a Flora *Glossopteris* Pura. Nesta condição, caracterizam-se como um ecótono ecológico, cuja diversidade é sabidamente maior do que aquela observada nas formações vegetais internas (ODUM, 1988).

Este gradiente crescente de endemismo paleogeográfico não foi instantâneo, uma vez que há também uma ordem vertical (temporal) entre as sub-unidades litoestratigráficas (formações) em questão. Esta ordem parece indicar também um gradiente crescente de endemismo pecopterídeo ao longo do tempo. Em outras palavras, quanto mais avança-se no Eopermiano, maior o número de formas pecopterídeas endêmicas desenvolvidas dentro da Flora *Glossopteris* da América do Sul. Esta hipótese, porém, necessita que algumas considerações de ordem bioestratigráficas sejam feitas, a fim de ordenar lateral e verticalmente as unidades e sub-unidades litoestratigráficas do Eopermiano sul-americano que possuem pecopterídeas em seu registro fóssilífero.

No Eopermiano da Bacia Paganzo, pecopterídeas são encontradas nas formações Arroyo Totoral e Tasa Cuna (ARCHANGELSKY & ARRONDO, 1973; CÚNEO, 1984; CÚNEO & ARCHANGELSKY, 1996). Por seu conteúdo macrofitofóssil, elas foram enquadradas, respectivamente, nas Sub-Zonas Inferior e Superior da Zona *Gangamopteris*. São típicas a esta zona, *Glossopteris occidentalis*, *Ferugliocladus riojanum*, *Euryphyllum whittianum*, *Sphenopteris* sp., *Paranocladus* sp., *Botrychiopsis* sp., *Cordaites* sp., *Ginkgophyllum* sp. ARCHANGELSKY *et al.* (1996). Esta zona foi associada à zona de invertrebados *Tivertonia-Streptorhynchus* e à palinozona *Fusacolpites fusus* – *Vittatina subsaccata* (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996; CÉSARI & GUTIERREZ, 2000; GUTIERREZ *et al.*, 2003).

As formações Arroyo Totoral e Tasa Cuna são lateralmente correlatas à Formação La Colina (todas da Bacia Paganzo, NO da Argentina). Datações dos derrames basálticos da Formação La Colina revelaram idades entre $302 \pm$

6 Ma. e 265 ± 5 Ma., ou seja, entre o Ghzeliano, no Pennsylvaniano (Neocarbonífero), e o Capitaniano, no Guadalupiano (Mesopermiano) (LIMARINO *et al.*, 1999). Dada sua correlação lateral com a Formação La Colina, as biozonas das formações Arroyo Totoral e Tasa Cuna foram então enquadradas também dentro deste intervalo geocronológico, porém, tendo o Asseliano como idade mais antiga (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996).

No Eopermiano da Bacia Central Patagônica, pecoterídeas ocorrem nas formações Mojón de Hierro e Río Genoa (CÚNEO, 1983; 1987a; 1990; ARCHANGELSKY & CÚNEO, 1991). Por seu conteúdo macrofitofóssil, a Formação Mojón de Hierro (Grupo Tepuel, Bacia Central Patagônica) e a base da Formação Río Genoa (Grupo Río Genoa, Bacia Central Patagônica) foram enquadradas na Zona *Nothorhacopteris chubutiana*, base da Superzona *Ferugliocladus*. São típicos a esta zona, *Nothorhacopteris chubutiana*, *Sphenophyllum chubutianum*, *S. patagonicum*, *Corynepteris australis*, *Ginkgophyllum* sp., *Asterotphyllites* sp. e *Sphenopteris* sp. ARCHANGELSKY *et al.* (1996). O topo da Formação Río Genoa (Grupo Río Genoa, Bacia Central Patagônica) foi enquadrada na Zona *Ginkgoites eximia*, da Superzona *Ferugliocladus*, cujo conteúdo macrofitofóssil típico compõem-se de *Ginkgoites eximia*, *Genoites patagonica*, *Botrychiopsis valida*, *Cordaites casildensis*, *Barakaria dichotoma*, *Polyspermophyllum sergii*, *Eucerospermum patagonicum*, *Gangamopteris mosesi* e *Phyllothea* sp. ARCHANGELSKY *et al.* (1996).

No âmbito da Bacia Central Patagônica, a Zona *Nothorhacopteris chubutiana* foi correlacionada às faunas de invertebrados pertencente a Zona *Cancrinella* e aos palinomorfos pertencentes à Zona *Cristatisporites*. A Zona *Ginkgoites eximia*, foi correlacionada também à palinozona *Cristatisporites* (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996). Fora do âmbito da Bacia Central Patagônica, a Superzona *Ferugliocladus*, foi correlacionada à Zona *Gangamopteris* da Bacia Paganzo, logo, revelando uma idade entre o Asseliano, no Eopermiano (Cisuraliano) e o Capitaniano, no Mesopermiano (Guadalupiano) (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996). A Zona *Ginkgoites eximia* (Superzona *Ferugliocladus*), foi correlacionado com a Fitozona *Glossopteris* das Sierras Australes e Ilhas Malvinas, com a Zona de Invertebrados

Eurydesma das Sierras Australes, com Palinozona *Cristatisporites* Inferior da Bacia Chaco-Paraná e, na Bolívia, com as zonas *Neostreptognathodus pequopensis-Sweetognathus behnkenit* (Conodontes) e à *Eoparafusilina gracilis* (Foraminíferos).

Deste modo, a Zona *Nothorhacopteris chubutiana* presente na Formação Mojón de Hierro (Grupo Tepuel, Bacia Central Patagónica) e na base da Formação Río Genoa (Grupo Río Genoa, Bacia Central Patagónica) foi datada como Asseliana - Artinskiana e a Zona *Ginkgoites eximia*, presente no topo da Formação Río Genoa (Grupo Río Genoa, Bacia Central Patagónica), foi datada como Artinskiana - Kunguriana. Assim, a Superzona *Ferugliocladus* foi datada como Asseliana - Kunguriana (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996).

No Eopermiano da Bacia La Golondrina, pecopterídeas ocorrem na Formação La Golondrina (FERUGLIO, 1933; FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY & De La SOTA, 1960). Esta formação possui macrofitofósseis atribuíveis às zonas *Dizeugotheca waltonii* e *Asterotheca singeri*, ambas da Superzona *Dizeugotheca*. São comuns à esta superzona, os seguintes fósseis: *Annularia kurtzii*, *Pecopteris hirundinis*, *Dichotompteris ovata*, *Glossopteris stricta*, *G. stricta*, *Gangamopteris castellanosii*, *G. mosesi*, *G. obovata*, *Asterotheca piatnitzkyi* e *Sphenophyllum speciosum* e *Asterotheca singeri* (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996).

A Superzona *Dizeugotheca* foi correlacionada com os palinomorfos da Associação Jume da Bacia Paganzo e da Zona *Striatites* da Bacia Chaco-Paraná. Foi também correlacionada ao limite superior da Fitozona *Glossopteris* das Sierras Australes e Ilhas Malvinas, na Argentina e Bacia Chaco-Paraná, no Uruguai, onde também foram correlacionadas aos vertebrados da Zona de Mesossauros. Na Bolívia, foi correlacionada aos conodontes da Zona *Neostreptognathodus pequopensis-Sweetognathus behnkenit* e aos Foraminíferos da Zona *Eoparafusilina gracilis* ARCHANGELSKY *et al.* (1996). Por estas características, a Superzona *Dizeugotheca* foi tida então, como Kunguriana ARCHANGELSKY *et al.* (1996).

No Eopermiano Bacia do Paraná, no Brasil, pecopterídeas ocorrem na Formação Rio Bonito (READ, 1941; DOLIANITI, 1957; RIGBY, 1968;

BEURLLEN, 1970; RÖSLER, 1972; BERNARDES de OLIVEIRA, 1977; VIEIRA & IANNUZZI, 2000b; VIEIRA *et al.*, 2001). Nesta formação, há datações absolutas feitas com os zircões associados aos carvões de Candiota, que estão mais abaixo da associação pecopterídea discutida, mas, conforme visto, são ainda muito discutidas em função de profundas discrepâncias com as datações absolutas feitas em níveis correlatos da Bacia Karoo, na África do Sul (STOLLHOFEN *et al.*, 2000; MATOS *et al.*, 2001). Por este motivo, serão consideradas apenas as datações relativas propostas a esta unidade litoestratigráfica.

Por seu conteúdo fitofossilífero, a Formação Rio Bonito foi enquadrada na Tafoflora B de RÖSLER (1978), ou, alternativamente, nas Zona *Botrichiopsis plantiana* e Zona *Glossopteris-Rhodeopteridium* (GUERRA-SOMMER & CAZZULO-KLEPZIG, 1993). Por seu conteúdo esporo-polinico, foi enquadrada na Zona *Vittatina costabilis*, Subzona *Protohaploxypinus goraiensis* (SOUZA & MARQUES-TOIGO, 2003), cujas datações indicam idades entre o Sakmariiano e Kunguriano. Dada as relações bioestratigráficas destas biozonas, a Formação Rio Bonito é considerada aqui como tendo sua deposição iniciada no Artinskiano.

A Formação Copacabana foi datada com base em seu conteúdo microfossilífero. Quanto aos conodontes presentes, sua base foi enquadrada na Zona *Rachistognathus muricatus* e seu topo na Zona *Neostreptognathodus pequopensis*. Os foraminíferos presentes foram enquadrados na Zona *Neospirifer condor*. Estas zonas tem indicado uma idade entre o Bashkiriano, no Pennsylvaniano (Neocarbonífero) e o Kunguriano, no Cisuraliano (Eopermiano)(DALEZ & MERINO, 1994; MAMET, 1994, 1996; SAKAGAMI & MIZUNO, 1994; ISAACSON *et al.*, 1995; SEMPERE, 1996; MAMET & ISAACSON, 1997; SUÁREZ-SORUCO, 2000).

Estes dados foram resumidos na Tabela 19, onde são demonstradas cada uma das unidades litoestratigráficas que apresentam pecopterídeas em seu conteúdo fossilífero, dentro da área de abrangência da Flora *Glossopteris* na América do Sul.

TABELA 19 – Biozonas reconhecidas para os estratos eopermianos da América do Sul que apresentam conteúdo pecopterídeo. (Conforme RÖSLER, 1978; ISAACSON *et al.*, 1995; ARCGHANGELSKY *et al.*, 1996; SEMPERE, 1996; CÉSARI & GUTIERREZ, 2000; SUÁREZ-SORUCO, 2000; VIEIRA & IANNUZZI, 2000a; GUTIERREZ *et al.*, 2003; SOUZA & MARQUES-TOIGO, 2003).

Ba cias	Forma ções	BIOZONAS					IDADES
		Plantas	Palinomorfos	Conodontes	Foraminíferos	Invertebrados	
Paganzo	Arroyo Totoral	Zona <i>Gangamopteris</i> (Inferior)	Zona <i>Fusacolpites fusus</i> – <i>Vittatina subsaccata</i>	-	-	Zona <i>Tivertonia-</i> <i>Streptorhynchus</i>	?Kunguriano - Sakmariano
Central Patagónica	Mojón de Hierro	Superzona <i>Ferugliocladus</i> Zona <i>Nothorhacopteris</i> <i>chubutiana</i>	Zona <i>Cristatisporites</i>	-	-	Zona <i>Cancrinella</i>	?Artinskiano - Sakmariano
Paraná	Rio Bonito	Taoflora B, C	Zona <i>Vittatina costabilis</i> Subzona <i>Protohaploxypinus</i> <i>goraiensis</i>	-	-	-	Kunguriano - Artinskiano
Central Patagónica	Río Genoa	Superzona <i>Ferugliocladus</i> Zona <i>Ginkgoites</i> <i>eximia</i>	Zona <i>Cristatisporites</i>	-	-	Zona <i>Cancrinella</i>	Capitaniano - ?Artinskiano
Paganzo	Tasa Cuna	Zona <i>Gangamopteris</i> (Superior)	Zona <i>Fusacolpites fusus</i> – <i>Vittatina subsaccata</i>	-	-	Zona <i>Tivertonia-</i> <i>Streptorhynchus</i>	Capitaniano - ?Artinskiano
Titicaca	Copacabana	-	-	Zona <i>Neostreptognathodus</i> <i>pequopensis</i> – <i>Sweetognathus</i> <i>behnkenit</i> Zona <i>Rachistognathus</i> <i>muricatus</i>	Zona <i>Eoparafusilina gracilis</i> Zona <i>Pseudoschwagerina</i> <i>texana</i>	Zona <i>Neospirifer</i> <i>condor</i>	Kunguriano - Bashkiriano
La Golondrina	La Golondrina	Superzona <i>Dizeugotheca</i>	Zona <i>Striatites</i>	-	-	-	?Kunguriano

Estas proposições, no entanto, apresentam uma pequena discrepância com os dados fornecidos originalmente por ARCHANGELSKY *et al.* (1996), particularmente no que se refere às idades sugeridas a cada uma das biozonas. Assim, na tabela a idade mínima sugerida é o Sakmariano e não o Asseliano, como sugerido originalmente por ARCHANGELSKY *et al.* (1996).

A razão disto deve-se às datações absolutas realizadas em derrames basálticos na base da Formação La Colina, na localidade de La Desabrida, que revelaram uma idade de 292 ± 5 Ma, ou seja, Sakmariana. Acima de tais derrames ocorrem as primeiras glossopterídeas já registradas até o presente momento na Argentina (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996), estabelecendo assim, o Sakmariano como idade mais antiga destes elementos. Considerando-se que as pecopterídeas ocorrem sempre associadas ou correlatas aos elementos glossopterídeos, então aquelas tem também o Sakmariano como idade mais antiga.

A idade Asseliana foi sugerida com base na presença de insetos fósseis tidos como Neocarboníferos (ARCHANGELSKY *et al.*, 1996). Porém, há ainda muita discussão sobre a amplitude geocronológica das associações faunais terrestres do Neopaleozóico sul-americano, particularmente sobre aquelas próximas ao limite permo-carbonífero (PINTO & IANNUZZI, 2000). Assim, priorizou-se aqui a idade fornecida pelas datações absolutas de La Desabrida, uma vez que é possível que tais associações neocarboníferas de insetos tenham se estendido até o Eopermiano.

Quanto à Zuperzona *Dizeugotheca*, constante na Formação La Golondrina (Bacia La Golondrina), sua idade foi ajustada para o final do Kunguriano em função de datações de Ar/Ar realizadas em zircões da porção inferior da Formação Los Reyunos (Bacia Permiana Leste). Estas datações revelaram uma idade de $267 \pm 0,8$ Ma., ou seja, entre o Roadiniano e o Wordiano, no Guadalupiano (Mesopermiano). Nesta formação ocorre a Zona *Striatites*, logo, o final do Kunguriano foi a idade mais antiga sugerida a esta palinozona (MELCHOR, 1999). Como a Formação La Golondrina foi correlacionada à esta palinozona, assumiu-se aqui o Kunguriano como sua idade mais antiga.

Por fim, a idade Bashkiriana da Formação Copacabana (Grupo Titicaca) é válida para a unidade como um todo, mas os níveis de ocorrência das pecopterídeas estão mais acima deste limite e foram considerados Artinskianos (RODRIGO & CASTAÑOS, 1980; ISAACSON *et al.*, 1995; SEMPERE, 1996; SUÁREZ-SORUCO, 2000). Feita estas considerações, então é possível reconhecer três etapas distintas no processo de colonização e endemização das pecopterídeas da Flora *Glossopteris*, cada uma baseada nas idades mais antigas inferidas para os níveis em questão.

Assim, a primeira etapa inicia-se no Sakmariano e está representada pelas pecopterídeas das formações Arroyo Totoral (Bacia Paganzo), e Mojón de Hierro (Bacia Central Patagónica), respectivamente, no NO e SO da Argentina. Esta etapa é marcada pela expansão da morfo-espécie *Asterotheca piatnitzkyi* (*Pecopteris pedrasica*) em direção ao sul da América do Sul, já que no Neocarbonífero era registrada somente na Bacia Paganzo (AZCUY & CÉSARI, 1980), mas no Eopermiano passa a ser registrada também na Bacia Central Patagónica, mais especificamente na Formação Mojón de Hierro (CÚNEO, 1990). Esta etapa caracteriza-se também pelo surgimento de *Asterotheca feruglioi*, na Formação Arroyo Totoral, na Bacia Paganzo (ARCHANGELSKY & ARRONDO, 1973; CÚNEO, 1984; CÚNEO & ARCHANGELSKY, 1996).

A segunda etapa inicia-se no Artinskiano e está representada pelas pecopterídeas das formações Copacabana (Grupo Titicaca), a oeste da Bolívia, pela Formação Tasa Cuna (Bacia Paganzo), no NO da Argentina, pela Formação Río Genoa (Bacia Central Patagónica), no SO da Argentina, e na Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná), no SE do Brasil. Esta etapa marca o período de maior diversificação pecopterídea ocorrida na FGM da América do Sul.

Na segunda etapa surge o gênero *Dizeugotheca* na Formação Copacabana (Grupo Titicaca, Bolívia), ou seja, próximo ao limite noroeste da área de abrangência da FGM na América do Sul (ARRONDO, 1967). Mais ao sul, na Formação Río Genoa (Bacia Central Patagónica, Argentina), surgem novas morfo-espécies, a saber, *Asterotheca golondrinensis* e *A. frenguelli* (CÚNEO, 1983, 1987; ARCHANGELSKY *et al.*, 1999; CÚNEO *et al.*, 2000).

Esta etapa marca também a conquista do extremo leste da área de abrangência da FGM na América do Sul, no caso, representada pela Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná, Brasil). A conquista do leste deu-se através de formas já existentes em outros locais, como *A. piatnitzkyi* (*Pecopteris pedrasica*), mas também através de novas formas, como *A. derbyi* e *P. paranaensis* (READ, 1941; RÖSLER, 1972; BERNARDES DE OLIVEIRA, 1977; VIEIRA & IANNUZZI, 2000b; VIEIRA *et al.*, 2001).

A terceira e última etapa tem início no Kunguriano. Esta etapa caracteriza-se pela conquista do extremo sul da FGM na América do Sul, quando então a mais rica e diversa associação de pecopterídeas já encontrada é registrada na Formação La Golondrina (Bacia La Golondrina, Argentina). Esta conquista é expressa por formas já presentes anteriormente em outras unidades, tais como *Asterotheca piatnitzkyi* (*Pecopteris pedrasica*), *A. golondrinensis*, *A. feruglioi*, *A. frenguelli*, bem como por formas totalmente inéditas, tais como *Dizeugotheca furcata*, *D. neuburgiae*, *D. waltonii*, *A. singeri* e *P. hirundinis* (FERUGLIO, 1933; FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960; HERBST, 1976).

Conforme se depreende destes registros, *Asterotheca piatnitzkyi* (*Pecopteris pedrasica*) foi uma espécie de "abre-alas" dentre as pecopterídeas gondvânicas, uma vez que além de ser a primeira a habitar o Gondvana sul-americano (AZCUY & CÉSARI, 1980), esteve sempre presente na vanguarda do movimento colonizador destes elementos, quer isoladamente, quer não. A persistência e abundância com que são encontradas nas unidades litoestratigráficas ao longo das distintas etapas atestam uma alta competitividade ecológica. Por outro lado, sua ausência na Formação Copacabana indica que talvez fossem espécies oportunistas, colonizando e fixando-se apenas em regiões inexploradas por tais elementos.

Cabe salientar que a presença de elementos pecopterídeos na Bolívia talvez seja mais antiga do que o indicado pelos registros, uma vez que ela é intermediária entre a Bacia Paganzo, a noroeste da Argentina e a Formação Palmarito, na Venezuela, ou seja, a meio caminho entre os primeiros registros (Neocarboníferos) de pecopterídeas na América do Sul. A antiguidade da taoflora da Bolívia parece ser evidenciada também pelo maior número de

elementos euro-americanos. Assim, seria mais difícil para *A. piatnitzkyi* (*P. pedrasica*) colonizar uma região já habitada por pecopterídeas como provavelmente o era a região da Formação Copacabana, na Bolívia.

O surgimento do gênero *Dizeugotheca* na Formação Copacabana (Grupo Titicaca) e sua posterior dispersão para o sul da América do Sul (ARCHANGELSKY *et al.* 1960; ARRONDO, 1967), ao longo da borda oeste do continente, são reforços à hipótese de que as pecopterídeas apresentam um gradiente crescente de endemismo paleogeográfico e temporal. É também um reforço à hipótese da barreira à livre dispersão dos elementos pecopterídeos existente entre a porção sudeste da Flora Euro-americana e da porção nordeste da Flora *Glossopteris* na América do Sul, uma vez que não há registros de *Dizeugotheca* no Eopermiano da Bacia do Paraná.

A dispersão gradual das pecopterídeas através do Eopermiano da América do Sul, quer seja em termos paleogeográficos, quer seja em termos temporais, sugere um caráter monofilético às mesmas, ou seja, que houve uma continuidade florística entre as unidades litoestratigráficas em questão, a ponto de garantir o intercâmbio genético entre os referidos elementos. Neste sentido, as formas tipicamente gondvânicas poderiam ter como ancestrais formas como *Asterotheca piatnitzkyi* (*Pecopteris pedrasica*), uma vez que, além de serem os elementos pecopterídeos mais antigos do Gondvana, estavam presentes em todas as grande áreas recém colonizadas.

Esta continuidade florística pode ser melhor visualizada no dendograma da Figura 25, obtido a partir de análise de agrupamentos (*cluster*), onde $P(G^0 \leq G^*)$ para dois grupos foi igual a 0,25 e para três grupos foi igual a 0,17. De acordo com estes resultados, observa-se que a Bacia La Golondrina, no sul da Patagônia possui a maior dissimilaridade dentre todas as unidades litoestratigráficas analisadas e que, as bacias Central Patagônica e Paganzo, na Argentina, mais o Grupo Titicaca, na Bolívia, formam um grupo discreto diferenciado da Bacia do Paraná.

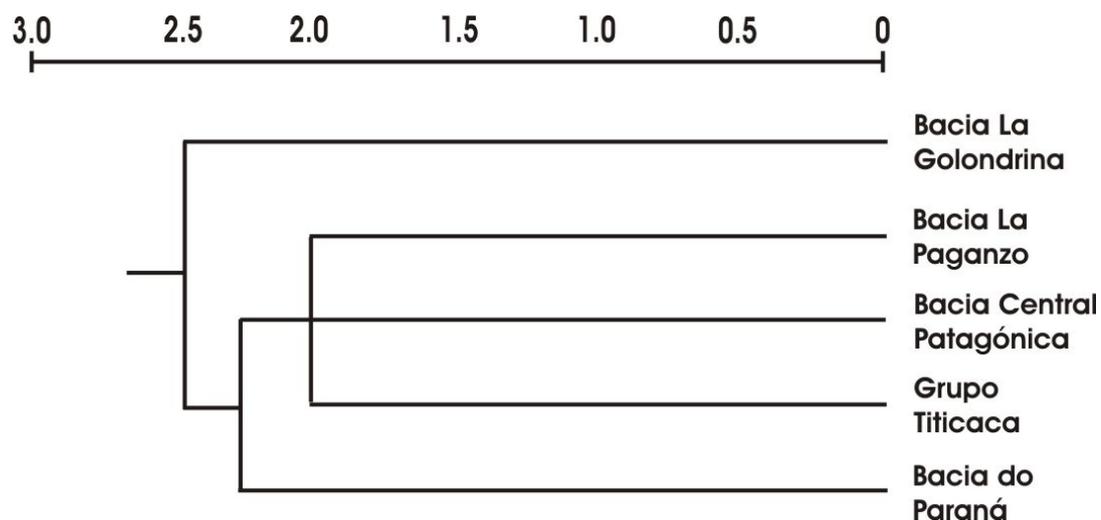


Figura 25 – Dendrograma com as distâncias euclidianas entre as bacias indicadas, baseadas exclusivamente em seu conteúdo pecopterídeo.

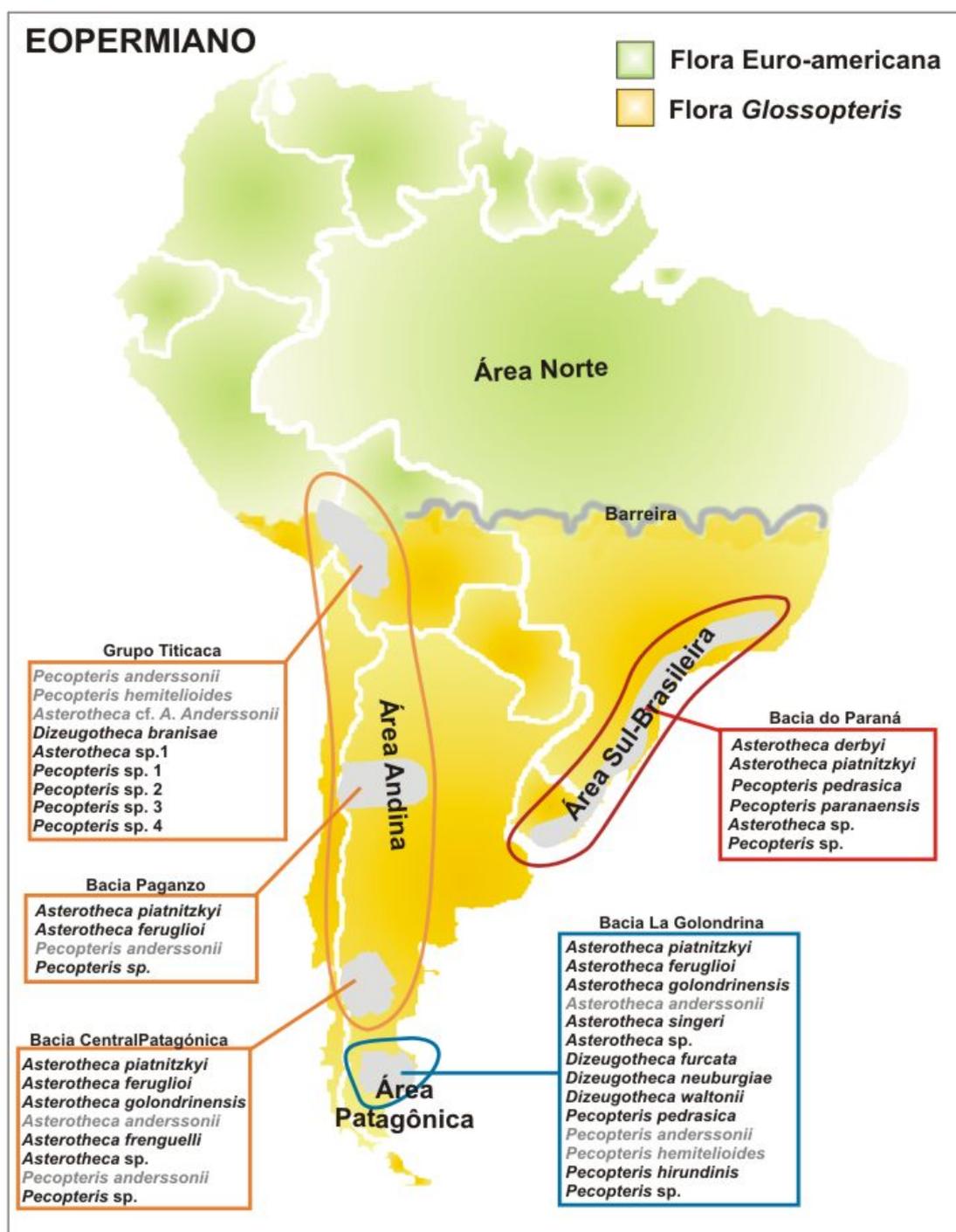
Uma explicação possível à esta diferenciação talvez esteja relacionada ao estabelecimento, por esta época, de condições climatológicas distintas entre a margem oeste e o interior da América do Sul (Anexo 2)(REES *et al.*, 2002; FLUTEAU *et al.*, 2001). A ocorrência de *Asterotheca piatnitzkyi* e *Pecopteris pedrasica* na Argentina e no Brasil não invalida o enquadramento das associações pecopterídeas do primeiro país na Área Andina e do segundo na Área Sul-Brasileira. Ao invés disso, salienta suas diferenças, uma vez que sua presença indica que não deveria haver impedimentos para o intercâmbio entre estas regiões.

Conjugando-se estes resultados com as pecopterídeas euro-americanas existentes no norte da América do Sul, então é possível distinguir as seguintes áreas biogeográficas a partir das associações pecopterídeas no Eopermiano do continente (MAPA 9):

- (1) “Área Andina” - localizada ao longo de uma ampla faixa norte-sul do extremo oeste gondvânico, abarcando as Bacias Central Patagónica e Paganzo, na Argentina, e o Grupo Titicaca, na Bolívia, inserida na Flora *Glossopteris* Mista (ou Região Austro-afro-americana);
- (2) “Área Patagônica Sul” – localizada no extremo sul da América do Sul, na área atualmente compreendida pela Patagônia, inserida na Flora *Glossopteris* Mista (ou Região Austro-afro-americana);

- (3) “Área Sul-Brasileira” - localizada no sul-sudeste do Brasil e também inserida na Flora Mista *Glossopteris* (ou Região Austro-afro-americana);
- (4) “Área Norte” - localizada no norte e nordeste do Brasil, inserida na Flora Euro-americana.

MAPA 9 - Divisão florística proposta para o Eopermiano da América do Sul, com base nas pecopterídeas. As formas cosmopolitas estão grafadas na cor cinza, enquanto que as formas endêmicas estão grafadas em preto.



8.5.3. Neopermiano

A partir do Neopermiano, a ausência de registro fitofóssil na Argentina limita o registro das pecopterídeas na América do Sul à Bacia do Paraná e do Parnaíba, no Brasil, e ao Grupo Titicaca, na Bolívia. Embora estes registros sejam menos expressivos em termos geográficos do que os verificados no Eopermiano, a diversidade taxonômica que apresentam descarta a hipótese de que o grupo estivesse a experimentar um declínio ecológico e taxonômico durante o Neopermiano, como observado na Euro-américa (GASTALDO & DIMICHELE, 2001).

De acordo com os modelos bioestratigráficos propostos para os macrofitofósseis do Neopermiano da Bacia do Paraná, a Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná) pode ser dividida nas fitozonas *Sphenophyllum paranense* e *Schizoneura gondwanensis*, correspondentes respectivamente, ao Membro Serrinha e Membro Morro Pelado (ROHN & RÖSLER, 2000). Estas fitozonas foram erigidas com base em inúmeros grupos vegetais, além das pecopterídeas. Estas, em específico, não mostraram-se úteis para o biozoneamento proposto, razão pela qual, a Formação Chutani (Grupo Titicaca) não foi enquadrada nas fitozonas referidas, embora apresente pecopterídeas correlacionáveis às mesmas.

A Formação Pedra de Fogo (Bacia do Parnaíba) foi datada como Neopermiana com base em sua associação esporo-polinica, dominada por *Corisaccites alutas* VENKATACHALA & KAR, *Lueckisporites virkkiae* (POTONIÉ & KLAUS) CLARKE, *Tornopollenites touretos* MORGAN, *Hamiapollenites karroensis* (HART) HART, *Vittatina sacata* (HART) PLAYFORD & DINO, *V. subsaccata* SAMOILOVICH, *V. costabilis* WILSON, *Rhizomasphora radiata* WILSON, *Striatoabieites* sp., *Lunatisporites* sp. e *Protohaploxypinus* sp. (DINO *et al.*, 2000).

O registro de pecopterídeas nesta formação é bastante precário, resumindo-se a uma breve citação desacompanhada de diagnóstica e descrição. Assim, embora a presença destes esporos e pólenes permitam uma correlação mais efetiva com outras localidades, não há como levar adiante estudos mais aprofundados com a pecopterídea em questão, razão pela qual,

contará apenas como registro de presença destas formas no Neopermiano da América do Sul.

O desaparecimento da maioria das formas eopermianas da América do Sul no início do Neopermiano, foi acompanhado de sua substituição por novas formas. Esta revolução florística parece estar relacionada com a deriva do continente em direção norte e suas conseqüências paleogeográficas, paleoclimatológicas e paleoecológicas (Anexo 2)(LOTES & ROWLEY, 1990; SCOTese & BARRET, 1990; ZIEGLER, 1990; REES *et al.*, 2002; FLUTEAU *et al.*, 2001; CHUMAKOV & ZHARKOV, 2003). Deste modo, as áreas Andina e Patagônica do Eopermiano, deixaram de existir, e as associações de pecopterídeas da Área Sul-Brasileira (Bacia do Paraná) e da Bolívia (Formação Chutani, Grupo Titicaca) tornaram-se virtualmente idênticas, formando assim uma única área biogeográfica, denominada aqui de “Centro-Sul-Americana” (Mapa 10).

A julgar pela rotação do Gondvana em sentido anti-horário, conforme sugerida pelo modelo paleogeográfico *Gondvana B* (FLUTEAU *et al.*, 2001) as porções norte da Bacia do Paraná estavam praticamente na mesma posição latitudinal das porções centro-sul da Bolívia (Anexo 2). Assim, é provável que ambas as regiões estivessem a experimentar condições climáticas similares, embora a retração do mar que preenchia a Bacia do Paraná e a proximidade do Grupo Titicaca com o oceano resultassem em diferenças de salinidade ambiental significativas o suficiente para impingir xeromorfias mais acentuadas nas pecopterídeas da Bolívia.

Esta semelhança ambiental e florística reforça a hipótese da barreira biogeográfica à livre dispersão de formas pecopterídeas entre o norte e sul do Brasil. Talvez, o único contato florístico possível entre o leste e oeste do continente seria através do sul da Argentina que, durante o Eopermiano, era habitada por uma rica e bem desenvolvida flora. Deste modo, o território argentino no Eopermiano se constituiu, aparentemente, em um centro de origem e dispersão ou corredor em de passagem para as associações de pecopterídeas tanto do leste (sul do Brasil) quanto do centro-oeste (Bolívia) da América do Sul.

MAPA 10 - Divisão florística proposta para o Neopermiano da América do Sul, com base nas pecopterídeas. Nesta época, não foram registradas ainda pecopterídeas euro-americanas na área de abrangência da Flora *Glossopteris*.



Um estudo interessante a ser futuramente realizado, será verificar se este padrão, observado a partir da distribuição das pecopterídeas, aplica-se aos demais grupos vegetais da época. Entretanto, isto denotará, principalmente, um maior conhecimento a cerca das floras eopermianas da Bolívia.

Deve-se salientar que este provável contato entre as áreas Boliviana e Sul-Brasileira, a partir do Neopermiano, possibilitou o trânsito de outros elementos que não só as pecopterídeas, como bem pode-se ver pela presença de glossopterídeas na Bolívia, até então, inéditas nesta região. Assim, é possível supor, por hora, um processo de dispersão da “Flora *Glossopteris*” da porção sul do Brasil em direção à margem oeste do continente, no qual as pecopterídeas constituíram-se em um dos principais elementos colonizadores.

9. CONCLUSÕES

A integração dos resultados obtidos ao longo do presente estudo permitiu concluir que:

- A condição de morfo-gênero a *Asterotheca* PRESL é aqui proposta;
- *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI teve sua diagnose emendada, a fim de contemplar sua polimorfia;
- *Asterotheca (Pecopteris) cambuhyensis* e *Pecopteris (Asterotheca) cambuhyensis* são sinônimas inválidas de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI;
- *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI foi registrada pela primeira vez no Brasil, mais especificamente, na Formação Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná);
- *Pecopteris pedrasica* READ é o estágio estéril de *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI;
- *Pecopteris pedrasica* READ teve sua diagnose emendada a fim de contemplar a polimorfia de suas frondes; combinando, sob este nome, *Pecopteris cambuhyensis* READ que é um de seus estágios ontogenéticos;
- *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI e *Pecopteris pedrasica* READ devem ser mantidos como nomes distintos para, respectivamente, frondes férteis e frondes estéreis, independentemente de sua clara relação ontogenética;
- A relação ontogenética observada entre *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI e *Pecopteris pedrasica* READ permitiu estabelecer novo modelo paleobiológico de desenvolvimento para frondes pecopterídeas lobuladas;
- *Pecopteris pedrasica* READ foi registrada pela primeira vez no Rio Grande do Sul, mais especificamente, na Formação Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná, Brasil), o que expande sua distribuição espacial dentro da América do Sul;
- Sete novas formas foram descritas para a Formação Copacabana (Eopermiano do Grupo Titicaca), na Bolívia. Duas foram classificadas

como *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* HALLE e *Pecopteris anderssonii* BRONGNIART e cinco foram classificadas abertamente como *Asterotheca* sp. 1, *Pecopteris* sp. 1, *Pecopteris* sp. 2, *Pecopteris* sp. 3 e *Pecopteris* sp. 4;

- *Dizeugotheca* sp. 1 descrita anteriormente para a Formação Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná, Brasil) possui espécimes férteis e estéreis em alguns de seus espécimes tipos que não pertenciam a este gênero, logo, foram classificados aqui como *Asterotheca* sp. 2 (férteis) e *Pecopteris* sp (estéreis). 5;
- *Dizeugotheca bortolluzzii* CAZZULO-KLEPZIG descrita anteriormente para a Formação Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná, Brasil), não possui tipos que possam ser atribuídos a este gênero, logo a espécie foi desfeita e seus espécimes férteis foram aqui classificados como *Asterotheca* sp. 3 e os estéreis como *Pecopteris* sp. 6 ou *Pecoteris* sp. 7;
- Novos espécimes de *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER foram descritos para a Formação Chutani (Neopermiano do Grupo Titicaca, Bolívia);
- Dois modelos tafonômicos de preservação de pecopterídeas são propostos, um para espécimes férteis, outro para espécimes estéreis, onde espécimes pecopterídeos simulam as características de *Dieugotheca*, sem no entanto, o serem;
- Ocorrem hidromorfias nas associações pecopterídeas das formações Copacabana (Eopermiano do Grupo Titicaca, Bolívia) e Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná, Brasil) e xeromorfias nas associações pecopterídeas das formações Chutani (Neopermiano do Grupo Titicaca, Bolívia) e Rio do Rasto (Neopermiano da Bacia do Paraná, Brasil);
- Estas ecomorfologias permitiram estabelecer uma diferenciação paleoecológica qualitativa entre as pecopterídeas do Eopermiano e Neopermiano da América do Sul, bem como uma diferença gradual (quantitativa) entre as pecopterídeas neopermianas do extremo oeste e as do leste da América do Sul;

- As ecomorfologias encontradas concordam com os modelos paleoclimatológicos e paleoambientais propostos para cada um dos níveis de proveniência das associações pecopterídeas aqui estudadas;
- Existe uma estrutura demográfica iso-etária nas associações de pecopterídeas estudadas, o que permitiu concluir que viviam sob formações vegetais com deciduidade de seu dossel e estacionalidade climática e ambiental, em consonância com o estipulado para associações mesófilas da Flora *Glossopteris*, a qual estão relacionadas;
- As ecomorfologias encontradas estão de acordo com o modelo vegetacional decidual propostos para cada um dos níveis de proveniência das associações pecopterídeas aqui estudadas;
- A Flora Euro-americana presente no norte da América do Sul, foi considerado o centro de origem e dispersão neocarbonífero das pecopterídeas neste continente;
- As pecopterídeas alcançaram o sul da América do Sul ainda no Neocarbonífero;
- No Neocarbonífero, a diversidade de pecopterídeas encontradas no norte da América do Sul, ou seja, na Flora Euro-americana, foi muito superior a encontrada no sul, na Flora *Nothorhacopteris*;
- No Eopermiano houve uma explosão em diversidade das pecopterídeas nas porções centro-sul da América do Sul, permitindo identificar quatro regiões distintas no continente: Área Andina, ao longo dos Andes atuais, Área Patagônica, na atual Patagônia; Área Sul-Brasileira, no sudeste e sul brasileiros, e Área Norte, no norte da América do Sul;
- Durante o Eopermiano da América do Sul, as pecopterídeas apresentaram um gradiente de endemismo paleogeográfico crescente do norte para o sul e do oeste para o leste do continente, apresentando um gradiente de endemismo temporal crescente;
- Durante o Eopermiano da América do Sul, as pecopterídeas apresentaram pelo menos três etapas temporais de dispersão e ocupação espacial:

- Em termos paleogeográficos, a primeira etapa está representada pela conquista da Bacia Central Patagônica (Formação Mojón de Hierro) e Bacia Paganzo (Formação Arroyo Totoral);
- Em termos paleontológicos, a primeira etapa está representada pelo surgimento de *Asterotheca feruglioi*;
- Em termos paleogeográficos, a segunda etapa está representada pela conquista da Bacia do Paraná (Formação Rio Bonito);
- Em termos paleontológicos, a segunda etapa está representada pelo surgimento do gênero *Dizegotheca* e das espécies e morfo-espécies *A. derbyi*, *Dizegotheca branisae* e *P. paranaensis*;
- Em termos paleogeográficos, a terceira etapa está representada pela conquista da Bacia La Golondrina (Formação La Golondrina);
- Em termos paleontológicos, a terceira etapa está representada pelo surgimento de *Asterotheca golondrinensis*, *A. frenguelli*, *A. singeri*, *Dizegotheca furcata*, *D. neuburgiae*, *D. waltonii* e *Pecopteris hirundinis*;
- No Neopermiano houve uma completa substituição da maioria das pecopterídeas Eopermianas, mas a diversidade destas continuou alta;
- O Neopermiano marca o surgimento de *Pecopteris bracinguensis*, *P. cadeadensis*, *P. dolianitii*, *P. esperancensis*, *P. opposita* e *P. taguaiensis*;
- Como resultado da reestruturação ecológica neopermiana, não houve mais diferenciação regional na América do Sul quanto a seu conteúdo pecopterídeo, apenas quanto ao grau com que desenvolveram ecomorfias. As formas com adaptações xeromórficas mais expressivas concentraram-se no oeste do continente, enquanto que, as xeromorfias menos expressivas são registradas no interior do continente.

10. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALLEMAN, V.; PFEFFERKORN, H. W. & ERWIN, D. M. 1995. Los contextos paleoecológicos variados de las floras carboníferas de Paracas (Ica, Peru). Bol. Soc. Geol. Peru, 84: 37 – 42.
- ARCHANGELSKY, S. 1958. Estudio geológico y paleontológico del Bajo de La Leona (Santa Cruz). Acta Geol. Lilloana, 2: 5-135.
- ARCHANGELSKY, S. 1986. Late Paleozoic fossil plant assemblage of the Southern Hemisphere: distribution, composition, paleoecology. Stud. Geol., 15: 128 – 142.
- ARCHANGELSKY, S. 1990. Plant Distribution in Gondwana During the Late Paleozoic. In: T. N. Taylor & E. L. Taylor (Eds.). Antarctic Paleobotany: Its Roles in the Reconstruction of Gondwana. Springer, New York, NY, p. 102-117.
- ARCHANGELSKY, S. 1993. Consideraciones sobre las floras Paleozoicas de Bolivia. Rev. Téc. YPF 13-14(1-4): 167 - 172.
- ARCHANGELSKY, S. & ARRONDO, G. 1967. The Permian taphofloras of Argentina with some considerations about the presence of “northern” elements and their possible significance. IUGS Symp. Gondw. Strat., Buenos Aires, p. 71 – 89.
- ARCHANGELSKY, S. & ARRONDO, G. 1973. Paleophytologia kurtziana III. 10. La tafoflora pérmica de Sierra de Los Llanos, Provincia de La Rioja. Ameghiniana 10 (3): 201-228.
- ARCHANGELSKY, S.; AZCUY, C.; CÉSARI, S.; GONZÁLEZ, C.; HÜNICKEN, M.; SABATTINI, N. & MAZZONI, A. 1996. Correlación y Edad de las Biozonas In: Archangelsky, S. *et al.* (eds.). El Sistema Pérmico en la República Argentina y en la República Oriental del Uruguay. Buenos Aires: Academia Nacional de Ciências. p. 203-226.
- ARCHANGELSKY, S.; CÉSARI, S. & CÚNEO, N. R. 1999. Revisión de *Asterotheca golondrinensis* Herbst, helecho pérmico de Patagonia, Argentina. Pub. Esp. Assoc. Paleont. Argent., 6: 23-26.
- ARCHANGELSKY, S. & CÚNEO, N. R. 1991. Sobre la Presencia de Helechos Arborescentes en la Formación Rio Genoa, Provincia de Chubut, Argentina. Gondwana Seven Proceedings, 1: 469 – 481.
- ARCHANGELSKY, S. & De La SOTA, E. 1960. Contribución al conocimiento de las filices permicas de patagonia extraandina. Acta Geologica Lilloana 3: 85-126.
- ARENS, N. C. 1991. Vegetation replacement following wildfire disturbance in Middle Pennsylvanian clastic wetlands: examples from Joggins, Nova Scotia, Canada. Geol. Soc. Am., abstr., p. A456.
- ARNOLD, H. C., 1966. Upper Paleozoic Sabaneta-Palmarito sequence of Mérida andes, Venezuela. Am. Assoc. Petrol. Geol., Bull, 50(11): 2366-2387.
- ARRONDO, O. 1967. *Dizeugotheca branisae* n. sp. nueva filice eusporangiada del Pérmico inferior, Bolivia. Rev. Mus. La Plata (n. s.) Pal. 5:55-61.
- AZCUY, C. L. & CÉSARI, S.N. 1980. Primeros estudios sobre plantas fosiles de la Formación Libertad, Provincia de La Rioja, Argentina. Bol. IG-USP, 11:49-55.
- AZCUY, C. L.; CARRIZO, H. A. & CAMINOS, R. 1999. Carbonífero y Pérmico de las Sierras Pampeanas, Famatina, Precordillera, Cordillera

- Frontal y Bloque San Rafael. In: Caminos, R. (ed.) Geologia Argentina. p.261 – 318.
- BAKER III, T. T.; LOCKABY, B. G.; CONNER, W. H.; MEIER, C. E.; STANTURF, J. A. & BURKE, M. K. 2001. Leaf litter decomposition and nutrient dynamics in four forested floodplain communities. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 65(4): 1334 – 1347.
- BANKS, H. P. 1980. Floral assemblages in the Siluro-Devonian. In: D. L. Dilcher & T. N. Taylor (eds.). *Biostratigraphy of fossil plants*. pp. 1 - 24.
- BARBOSA, O. & GOMES, F. A. 1957. Carvão mineral na Bacia Tocantins-Araguaia. *Divisão de Geologia e Mineralogia/DNPM., Boletim*, n.174, p. 7-39.
- BARNES, B. V.; ZAK, D. R.; DENTON, S. R. & SPURR, S. H. 1998. *Forest Ecology*. New York: John Wiley & Sons, 774pp.
- BARTHEL, M. & WEIß, H-J. 1997. Xeromorfe baumfarne im Rotliegend Sachsens. *Veröff. Museum für Naturkunde Chemnitz*, 20: 45-56.
- BATEMAN, R. M.; CRANE, P. R.; DiMICHELE, W. A.; KENRICK, P. R.; ROWE, N. P.; SPECK, T. & STEIN, W. E. 1998. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary terrestrial radiation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 29: 263 – 292.
- BENEDETTO, G. & ODREMÁN, O. 1977. Bioestratigrafia y Paleoecología de las unidades Permo-Carboníferas aflorantes en el área de Carache-Agua de Obispo, Estado Trujillo. *V Cong. Geol. Venez., Mem...*, 1: 253-288.
- BERNARDES de OLIVEIRA, M. E. C. 1977. *Taoflora Eogondwanica da Camada "Irapuá", Formação Rio Bonito (Grupo Tubarão), SC. São Paulo*. 339p. Tese de Doutorado em Geociências. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo. Inédito
- BEURLIN, K. A. 1970. A estrutura geológica do nordeste do Brasil. In: *Cong. Br. Geol.*, 21., Curitiba, 1967. *Anais...* Curitiba: SBG., v.1, p. 151-158.
- BHARATHAN, G.; GOLIBER, T. E.; MOORE, C.; KESSLER, S.; PHAM, T. & SINHA N. R. 2002. Homologies in Leaf Form Inferred from *KNOX1* Gene Expression During Development. *Science*, 296: 1858 – 1860.
- BHARATHAN, G. & SINHA, N. R. 2001. The regulation of compound leaf development. *Plant Physiol.*, 127: 1533-1538.
- BJÖRKMAN, O. & DEMMIG-ADAMS, B. 1995. Regulation of Photosynthetic Light Energy Capture, Conversion, and Dissipation in Leaves of Higher Plants. In: Schulze, E-D. & Caldwell, M. M. (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag berlin Heidelberg, p. 17-47.
- BORTOLUZZI, C. A. 1975. Étude de Quelques Empreintes de la Flore Gondwanienne du Brésil. In: 95ER CONGRES NATIONAL DES SOCIETES SAVANTES, 1970, Reims. Section des sciences. *Actes...* Reims, t. III, p.171-87.
- BOUREAU, E. 1970. *Traité de Paleobotanique: Filicophyta. Tome. IV. Fasc. 1*. Ed. Masson et Cie. Paris. 519 pp.
- BOUREAU, E. & DOUBUNGUER, J. 1975. *Traité de Paleobotanique: Filicophyta. Tome. IV. Fasc. 2. Pteridophylla (1° parte)*. Ed. Masson et Cie. Paris. 768 pp.

- BOWER, F. O. 1935. The Ferns (Filicales): Treated Comparatively with a View to Their Natural Classification, vol. 1, Analytical Examination of the Criteria of Comparison. London: Cambridge University Press,
- BOWER, F. O. 1935. Primitive Land Plants. London: Macmillan Press. p.
- BRITO-NEVES, B. B. 1999. América do Sul: quatro fusões, quatro fissões e o processo acrescionário Andino. *Rev. Bras. Geoc.*, 29(3): 379-392.
- BRONGNIART, A. 1828. Prodrôme d'une Histoire des Végétaux Fossiles. *Dict. Sci. Nat.*, 57: 16 – 212.
- BURJACK, M. I. A., CAZZULO-KLEPZIG, M., DIAS-FABRÍCIO, M. E., SOMMER, M. G., MARQUES-TOIGO, M., PAIM, P. S. G. & LAVINA, E. L. 1982. Perfil Paleocológico do Afloramento Morro Papaléo, Permiano Inferior da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil. In: XXXII Congresso Brasileiro de Geologia, 1982, Salvador. Anais do XXXII Congresso Brasileiro de Geologia., v.4. p.1260 - 1270
- CAMPANHA, V. A. & ROCHA-CAMPOS, A. C. 1979. Alguns microfósseis da Formação Piauí (Neocarbonífero), Bacia do Paranaíba. *Bol. IG-USP*, 10: 57 – 67.
- CAPUTO, M.V. & CROMWELL, J.C. 1985 Migration of glacial centers across Gondwana during Paleozoic Era. *GSA Bull.*, 96: 1012-1036.
- CAZZULO-KLEPZIG, M. 1978. Estudo da Tafoflórula do Membro Morro Pelado na sua Localidade-tipo. *Pesquisas*, 11: 225-303.
- CAZZULO-KLEPZIG, M. 2001. Significado paleocológico de alguns palinórfos ocorrentes nos carvões epermianos do Rio Grande do Sul, Sul do Brasil. *Pesquisas* 28(1): 81-97.
- CAZZULO-KLEPZIG, M & CORREIA, N. R. 1981. Contribuição ao Estudo da Tafoflora Permiana do Membro Serrinha na Serra do Cadeado, Estado do Paraná, Brasil. In: II Congresso Latino-Americano de Paleontologia., Abril 1981, Porto Alegre. Anais,... Porto Alegre, pp 233-247.
- CAZZULO-KLEPZIG, M., GUERRA-SOMMER M., BOSSI, G. E. 1980. Revisão Fitoestratigráfica do Grupo Itararé no Rio Grande do Sul. Acampamento Velho, Cambaí Grande, Budó e Morro Papaléo. *Bol. IG-USP*, 11: 55 – 76.
- CAZZULO-KLEPZIG, M.; GUERRA-SOMMER, M.; FORMOSO, N. L. & CALARGE, L. M. 2002. Geochemical and palynological evidence for the age determination of Permian coals, southern Brazil. *J. South Am. Earth Sc.* 15: 375-380.
- CAZZULO-KLEPZIG, M.; MENEGAT, R. & GUERRA-SOMMER, M. 2003. Peat-accumulation in coastal mires: a model for some Permian southbrazilian coals, Candiota Coalfield, Paraná Basin, Brazil, based on palynology and paleobotany. *Int. J. Coal Geol. in press.*
- CÉSARI, S.; ARCHANGELSKY, S. & CÚNEO, N. R. 1999. Helechos gondwánicos en el Pérmico de Patagonia. *Ameghiniana*, 36(4 Suplem.): 31R.
- CÉSARI, S. & GUTIERREZ, P. R. 2000. Palynostratigraphy of Upper Paleozoic sequences in central-western Argentina. *Palynology*, 24: 113 – 146.
- CHUMAKOV, N. M. & KHARZOV, M. A. 2003. Climate during the Permian-Triassic biosphere reorganizations 2: Climate of the Late Permian and Early Triassic: general inferences. *Strat. Geol. Correl.*, 11(4): 361 – 375.

- CORSIN, P. 1951. Etudes des Gites Mineraux de la France. Bassin Houiller de la Sarre et de la Lorraine. I Flora Fossile. 4° Fascicule Pécopteridés. 175-370.
- COUSMINER, H. L. 1965. Permian spores from Apillapampa, Bolívia. *J. Paleont.*, 39(6): 1097 – 1111.
- CÚNEO, R. 1983. Paleoecología de microsecuencias plantíferas del Grupo Rio Genoa, Pérmico de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 20(1-2): 111 – 131.
- CÚNEO, R. 1984. Primeros resultados fitopaleoecológicos de la Formación Arroyo Totoral, Pérmico inferior, La Rioja. Congreso Geológico Argentino, 9. Bariloche, Actas..., AGA, p.318 – 336.
- CÚNEO, R. 1987a. Fitopaleoecología de la Formación Rio Genoa en la localidad Lomas Chatas, Pérmico de Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 24(1-2): 3 – 15.
- CÚNEO, R. 1987b. Tafofloras de las Fms. Solca y La Colina, Paleozoico Superior de la Sierra de los Llanos, provincia de La Rioja, Argentina. In: Annual Meeting Work Group on Late Paleozoic South América, 1. Santa Cruz de la Sierra, Abstracts..., p. 71 – 73.
- CÚNEO, R. 1990. La Tafoflora de la Formación Mojon de Hierro (Grupo Tepuel) en la Localidad Arroyo Garrido, Paleozóico superior, Provincia de Chubut. *Ameghiniana*, 27 (3-4): 225-238.
- CÚNEO, R. 1996. Permian phytogeography in Gondwana. *Paleogeog. Paleoclim. Paleoecol.*, 125(1-4): 75 –104.
- CÚNEO, N. R. & ARCHANGELSKY, A. 1996. Nuevos Resultados Fitopaleoecológicos de la Formación Arroyo Totoral, Pérmico inferior, Provincia de la Rioja. *Ameghiniana*, 33(2): 145-154.
- CÚNEO, N. R.; ARCHANGELSKY, S. & CÉSARI, S. N. 2000. *Asterotheca frenguelli* (Archangelsky & De La Sota) nov. comb., helecho pérmico de Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, 37(3): 363-367.
- DAEMON, R. F. & QUADROS, L. P. 1969. Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. In: XXIV Congresso Brasileiro de Geologia, Brasília. Anais..., SBG, p. 359-412.
- DALENZ, A. & MERINO, D. 1994. Comportamiento asociativo y bioestratigrafía de la Formación Copacabana de los departamentos de Cochabamba y oeste de Santa Cruz. In: Congreso Geológico de Bolivia, 11. Santa Cruz, Memórias..., Santa Cruz: SGB, 1994, p. 186 – 198.
- DÍAZ, S.; PÉREZ-HARGUINDEGUY, N.; VENDRAMINI, F.; BASCONCELO, S.; FUNES, G.; GURVICH, D.; CABIDO, M.; CORNELISSEN, J. H. C. & FALCZUK, V. 1999. Plant traits as links between ecosystem structure and functioning. *Vith Int. Rangeland Congress Proceedings*, v.2: 896-901.
- DILCHER, D.; HERENDEEN, P. & MAGALLÓN-PUEBLA, S. 2002. Characterize and prioritize fossils. In: Deep Time Project - A comprehensive phylogentic tree of living and fossil angioperms, <http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/pdf/projectssummary.pdf>. p: 9 -10.
- DIMICHELE, W. A. & HOOK, R. W. 1992. Paleozoic Terrestrial Ecosystems. In: Behrensmeier *et al.* (eds.) *Terrestrial Ecosystems Through Time – Evolutionary Paleoecology of Terrestrial Plants and Animals*. Chicago Press. Chicago and London, p. 205-325.

- DIMICHELE, W. A. & WING, S. 1988. Methods and applications of plant paleoecology. In: Walker K. R. (ed.) The paleontological society special publication n^o. 3. Tennessee: University of Tennessee Publication, 171p.
- DINO, R.; BRAZ, S. M. N. & ANTONIOLI, L. 2000. Dados palinológicos do topo da Formação Pedra de Fogo, “Permiano Superior” da Bacia do Parnaíba, NE-Brasil. *Rev. UnG (Geociênc. V)*: 232.
- DOLIANITI, E. 1957. *Eupecopteris* no Gondwana do Rio Grande do Sul. *Bol. Soc. Br. Geol.*, 6 (2): 60-67.
- DOLIANITI, E. 1972. Relações entre as floras Paleozóicas do Brasil. *An. Acad. Brasil. Ciênc.* 44, suplem., 113-117.
- DOYLE, J. A. 1998. Phylogeny of vascular plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 29: 567 – 599.
- EDWARDS, D.; FEEHAN, J. & SMITH, D. G. 1983. A Late Wenlock flora from Co. Tipperary, Ireland. *Bot. J. Lin. Soc.*, 86: 19 – 36.
- EGGERT D. A., TAYLOR T. N. 1966. Studies of Paleozoic ferns: On the genus *Tedelea* gen. nov. *Palaeontographica B*, 118: 52 – 73.
- ESAU, K. 1976. Anatomia das plantas com sementes. São Paulo: Ed. Edgard Blücher Ltda. 293p.
- FANNING, U.; EDWARDS, D. & RICHARDSON, J. B. 1990. Further evidence for diversity in Late Silurian land vegetation. *J. Geol. Soc. London*, 147: 725 – 728.
- FEISTMANTEL, O. 1875-6. Die versteineringen der bohmischen kholenablagerungen. *Palaeontographica B*, 23: 2 - 72.
- FERGUSON, D. K. 1985. The Origin of Leaf-Assemblage – New Light on an Old Problem. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 46: 117-188.
- FERUGLIO, E. 1933. Fossili liassici della valle del rio Genua (Patagonia). *Giornale di Geologia, Annali R. Museo Geol. di Bologna* 9: 1-54.
- FERUGLIO, E. 1951. Su alcune piante del Gondwana Inferiore della Patagonia. *Ist. Geol. Univ. Torino*, 1: 1 – 34.
- FLEMING, A. J. 2002. The mechanism of leaf morphogenesis. *Planta*, 216: 17-22.
- FLUTEAU, F.; BESSE, J.; BROUTIN, J. & RAMSTEIN, G. 2001. The Late Permian climate. What can be inferred from climate modelling concerning Pangea scenarios and Hercynian range altitude? *PAleogeog. Paleoclim. Paleoecol.*, 167: 39 – 71.
- FRANÇA, A. B. & POTTER, P. E. 1988. Estratigrafia, ambiente deposicional e análise de reservatório do Grupo Itararé (Permo-Carbonífero), Bacia do Paraná. *Bol. Geoc. Petrobrás*, 2: 147 – 191.
- FRENGUELLI, J. 1953. Las pectopterideas del Pérmico de Chubut. *Not. Mus. La Plata*, 16 (Pal), 99: 287-296.
- GABAGLIA, G. P. R. & MILANI, E. J. 1990. Origem e Evolução das Bacias Sedimentares. Rio de Janeiro: PETROBRAS, 415pp.
- GARRATT, M. J.; TIMS, J. D.; RICKARDS, R. B.; CHAMBERS, T. C. & DOUGLAS, J. G. 1984. The appearance of *Baragwanathia* (Lycophytina) in the Silurian. *Bot. J. Lin. Soc.*, 89: 355 – 358.
- GARTNER, B. L. 1995. Plant Stems – Physiology and Functional Morphology. Academic Press. 440pp.

- GASTALDO, R. A. 1984. Studies on north american pectopterids. III. *Pectopteris buttsii* D. White from the Early Pennsylvanian of Alabama. *J. Paleont.*, 58(1): 63-77.
- GASTALDO, R. A. 1988. Conspectus of Phytotaphonomy. In: Di Michele, W. A and Wing, S. L. (eds.) *Methods and Applications of Plant Paleoecology*. The Paleontological Society Special Publication n° 3. pp: 14-28.
- GASTALDO, R. A. & DIMICHELE, W. A. 2001. Nightmare on Fern Street: an analysis of marattialean foliage from the Pennsylvanian and Permian of north-central Texas. Disponível em: <http://www.ou.edu/cas/botany-micro/bsa-abst/section8/abstracts/8.shtml>
- GASTALDO, R. A.; DIMICHELE, W. A. & PFEFFERKORN, H. W. 1996a. Out of the Icehouse into Greenhouse: A Late Paleozoic Analog for Modern Global Vegetational Change. *GSA Today*, 6: 1-7.
- GASTALDO, R. A.; FERGUSON, D. K.; WALTHER, H. & RABOLD, J. M. 1996b. Criteria to Distinguish Parautochthonous Leaves in Tertiary Alluvial Channel-fills. *Rev. Paleob. Palyn.*, 91: 1-21.
- GASTALDO, R. A. & MATTEN, L. C. 1978. Studies on north american pectopterids. I. *Pectopteris vera* n. sp. from the middle pennsylvanian of southern Illinois. *Palaeontographica, Abt.B*, 165(1-3): 43-52.
- GASTALDO, R. A.; PFEFFERKORN, H. W. & DIMICHELE, W. A. 1995. Taphonomic and Sedimentologic Characterization of Roof-Shale Floras. *Geol. Soc. Am. (memoir 185)*: 341-352.
- GENSEL, P. G. & EDWARDS, D. 2001. *Plants invade the land: Evolutionary and Environmental Perspectives*. New York: Columbia University Press, 304pp.
- GIBBS, M. T.; REES, P. M.; KUTZBACH, J. E.; ZIEGLER, A. M.; BEHLING, P. J. & ROWLEY, D. B. 2002. Simulations of Permian climate and comparisons with climate-sensitive sediments. *J. Geol.*, 110: 33 – 55.w
- GIFFORD, E. M. AND FOSTER, A. S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. New York: W. H. Freeman and Company, 3^a ed, 626pp.
- GIVNISH, T. J. 1995. Plant Stems: Biomechanical Adaptation for Energy Capture and Influence on Species Distributions. In: *Plant Stems – Physiology and Functional Morphology*. Gartner, B. L. (ed.), Academic Press, pp: 3-49.
- GOLENBERG, E.M., GIANNASI, D.E., CLEGG, M.T., SMILEY, C.J., DURBIN, M., HENDERSON, D., ZURAWSKI, G. 1990. Chloroplast DNA sequence from a Miocene Magnolia species. *Natur.*, 344:656-658.
- GOLONKA, J. & FORD, D. 2000. Pangean (Late Carboniferous – Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. *Paleogeog. Paleoclim. Paleoecol.*, 161(1-2): 1-34.
- GOTHAN, W. 1935. Geobotanische Provinzen im Karbon und Perm. In: *Ann. II Congrès pour l'Avancement des Études de Stratigraphie Carbonifère* (Heerlen, 1935), *Compte Rendu*, 1: 1 – 2.
- GRADER, G.W., ISAACSON, P.E., REMBER, B., MAMET, B., DIAZ-MARTINEZ, E. & ARISPE, O. 1999. Stratigraphy and depositional setting of Late Paleozoic Copacabana Formation in Bolívia. *Zentralblatt Geol. Paläont.*, I(7/8): 723 – 742
- GRAY, J. 1993. Major Paleozoic land plant evolutionary bio-events. *Palaeogeog. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 104: 153 – 169.

- GREUTER, W.; MCNEILL, J.; BARRIE, F.R.; BURDET, H.-M.; DEMOULIN, V.; FILGUEIRAS, T. S.; NICOLSON, D. H.; SILVA, P. C.; SKOG, J. E.; TREHANE, P.; TURLAND, N. J. & HAWKSWORTH, D. L. 2001. Disponível em: International Code of Botanical Nomenclature. In: <http://www.bgbm.fu-berlin.de/iapt/nomenclature/code/SaintLouis/0000St.Luistitle.htm>
- GROVES, J. R.; WAHLMAN, G. P.; ALEMAN, A. M.; BRENCKLE, P. L. & WOOD, G. D. 1997. The paleogeographic, biostratigraphic and evolutionary significance of smaller foraminifers, fusulinids and palynomorphs from the Copacabana Formation (Pennsylvanian – Lower Permian), Peru. In: IX Cong. Peruano de Geologia, Lima, 1997. Res. Extendidos del..., vol. esp. 1, Soc. Geol. Peru., p: 619 – 620.
- GUERRANT Jr., E. O. 1988. Heterochrony in plants: the intersection of evolution ecology and ontogeny. In: McKinney, M. L. (Ed.) Heterochrony in Evolution. New York: Plenum Press, p. 111-133.
- GUERRA-SOMMER, M. 1988. Padrões epidérmicos da Flora *Glossopteris* na jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito), Kunguriano: implicações taxonômicas, bioestratigráficas, paleoecológicas e paleogeográficas. Tese de Doutorado - UFRGS. Inédito.
- GUERRA-SOMMER, M. 1992. Padrões epidérmicos de glossopteridales da tafoflora do Faxinal (Formação Rio Bonito – Artinskiano-Kunguriano, Bacia do Paraná, Brasil). Pesquisas, 19(1): 26-40.
- GUERRA-SOMMER, M. & CAZZULO-KLEPZIG, M. 1993. Biostratigraphy of the Southern Brazilian Neopaleozoic Gondwana Sequence: A preliminary paleobotanical approach. In: XII ICC-P Comptes Rendus, 2: 61-72.
- GUERRA-SOMMER, M. & CAZZULO-KLEPZIG, M. 2000. As floras gonduânicas do Paleozóico Superior do Rio Grande do Sul. In: M. Holz & L. F. De Ros (eds.). Paleontologia do Rio Grande do Sul. p: 67-84.
- GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. & MARQUES-TOIGO, M. 1995. Paleoclimatic implications of Lycophyta in the Gondwana of Southern Brazil. Pesquisas, 22(1-2): 21-31.
- GUERRA-SOMMER, M.; MARQUES-TOIGO, M. & CORRÊA DA SILVA, Z. 1991. Original biomass and coal deposition in southern Brazil (Lower Permian, Paraná Basin). Bull. Soc. Géol. France, 162(2):227-237.
- GUTIERREZ, P. R.; Di PASQUO, M. & VERGEL, M. del M. 2003. Palinoestratigrafia del Carbonífero-Pérmico de la Argentina: estado actual del conocimiento. Ver. Mus. Arg. Cienc. Nat., 5(2): 185 – 196.
- HALLE, T. 1927. Palaeozoic plants from Central Shansi. Pal. Sin., 2(ser. A): 19 – 52.
- HAO, S. G. & BECK, C. B. 1993. Further observations on *Eophyllophyton bellum* from the lower Devonian (Siegenian) of Yunnan, China. Palaeontographica B, 230: 27 -47.
- HERBST, R. 1976 *Asterotheca golondrinensis* n. sp. From the lower Permian Golondrina Series of the Bajo De La Leona, Santa Cruz, Argentina. Palaeobotanist, 25:126-129.
- HERENDEEN, P.; CHRISTOPHER, R. & LUPIA, R. 2002. Correct time estimates. In.: Deep Time Project - A comprehensive phylogentic tree of living and fossil angioperms, <http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/pdf/projectssummary.pdf>. p: 10-11.

- HILL, C. R. & CAMUS, J. M. 1986.. Evolutionary Cladistics of Marattialeans Ferns. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Bot.*, 14: 219-300.
- HILL, S. R.; SCHECKLER, S. E. & BASINGER, J. F. 1997. *Ellesmeris sphenopteroids*, gen et sp. nov., a new zygopterid fern from the Upper Devonian (Frasnian) of Ellesmere, N.W.T., Arctic Canada. *Am. J. Bot.*, 84: 85-103.
- HOLZ, M. 1998. The Eopermian coalseams of the Paraná basin in southernmost Brazil: an analysis of the depositional conditions using sequence stratigraphy concepts. *Int. J. Coal Geol.* 36(1-2): 141-164.
- HOLZ, M. 1999. Early Permian sequence stratigraphy and the palaeophysiographic evolution of the Paraná basin in southernmost Brazil. *J. Af. Earth Sci.* 29(1): 51-61.
- HUBBELL, S. P. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton: Princeton University Press, 375 p.
- HUEBER F. M. 1992. Thoughts on the early lycopsids and zosterophylls. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 79: 474-499.
- IANNUZZI, R.; MARQUES-TOIGO, M.; SCHERER, C. M. S.; CARAVACA, G.; VIEIRA, C. E. L. & PEREIRA, L. S. 2003a. Reavaliação da fitobioestratigrafia da sequência gondvânica sul-riograndense: estudo de caso do afloramento Morro do Papaléo (Bacia do Paraná, Permiano Inferior). I Encontro sobre a Estratigrafia do Rio Grande do Sul: Escudo e Bacias, Porto Alegre. *Anais...*, p: 182-185.
- IANNUZZI, R.; VIEIRA, C. E. L.; GUERRA-SOMMER, M.; DÍAZ-MARTÍNEZ, E. & GRADER, G. W. 2004. Permian plants from the Chutani Formation (Titicaca Group, Northern Altiplano of Bolivia): the morphogenus *Glossopteris*. *An. Acad. Br. Ciênc.*, 76(1): 129 – 138.
- IANNUZZI, R. & RÖSLER, O. 2000. Floristic migration in South América during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications. *Paleogeog. Paleoclim. Paleoecol.*, 161(1-2): 71 – 94.
- INÍGUEZ, A. M.; ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. & VICENTE, A. C. P. 2003. Analysis of ancient DNA from coprolites: a perspective with random amplified polymorphic DNA-polymerase chain reaction approach. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 98 (suppl.1): 63-65.
- ISAACSON, P. E.; PALMER, B. P.; MAMET, B. L.; COOKE, J. C. & SANDERS, D. E. 1995. Devonian-Carboniferous stratigraphy in the Madre de Díos Basin, Bolívia: Pando X-1 and Manuripi X-1 wells. In: Tankard, A. J.; Suarez-Soruco, R. & Welsink, H. J. (eds). *Petroleum Basins of South America: AAPG Memoir 62*: 211-230.
- ISAACSON, P. E. & DÍAZ-MARTÍNEZ, E. 1995. Evidence for a Middle-Late Paleozoic foreland basin and significant paleolatitudinal shift, Central Andes. In: Tankard, A. J.; Suarez-Soruco, R. & Welsink, H. J. (eds). *Petroleum Basins of South América. AAPG Memoir 62*: 231-249.
- JUANA, G de. 1952. Introducción al estudio de la geología de Venezuela. Ministerio de Energía y Minas, Dirección General Sectorial de Minas y Geología, Caracas, Venezuela. *Boletín de Geología (Caracas)*, 1(2): 195-216.
- JUDD, W. S., CAMPBELL, C. S., KELLOGG, E. A., STEVENS, P. F. & M. J. DONOGHUE. 1999. *Plant Systematics - A Phylogenetic Approach*. Sunderland: Sinauer Associates Inc., 465pp.

- KAROL, K. G.; MCCOURT, R. M.; CIMINO, M. T. & DELWICHE, C. F. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science*, 294: 2351 - 2353.
- KENRICK, P. 2001. Turning over a new leaf. *Nature*, 410:309-310.
- KENRICK, P. & P. R. CRANE. 1991. Water-conducting cells in early fossil land plants: Implications for the early evolution of tracheophytes. *Bot. Gaz.*, 152: 335 – 356.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997a. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Smithsonian Institution Press, Washington DC, 441p.
- KENRICK, P. & CRANE, P. R. 1997b. The origin and early evolution of plants on land. *Nature*, 389: 33 – 39.
- KIDSTON, R. 1924. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain. Geological Survey Great Britain Memoir Paleontology II, parts 1-6, 522pp.
- KIDWELL, S.M. & K. FLESSA. 1996. The quality of the fossil record: Populations, species, and communities. *Ann. Rev. Earth Planet. Scien.*, 24: 433-464.
- LARCHER, W. 2000. *Ecofisiologia vegetal*. São Carlos: Ed. Rima Artes e Textos. 532p.
- LARCHER, W. 1995. *Physiological plant ecology: ecophysiological and stress physiology of functional groups*. Berlin: Springer-Verlag, 3ed., 506pp.
- LARSON, P. R., 1969. Vood formation and the concept of vood quality. *Bulletin Yale University School Forest*. 74.
- LEARY, R. L. 1980. Reclassification of *Megalopteris* sp Arber (1904) from Culm Measures of northvest Devon as *Lesleya* sp. *Review of Palaeobotany and Palynology*, v. 30, p. 27-32.
- LEGUIZAMÓN, R. 1972. Estudio Paleobotánico de La Formación Tasa Cuna, Permico inferior de La Provincia de Córdoba. *Ameghiniana*, 9 (4): 305-342.
- LIMARINO, C. O.; MASSABIE, A.; ROSSELO, E.; GAMUNDÍ, O. L.; PAGE, R. & JALFIN, G. 1999. El Paleozoico de Ventania, Patagônia e Islas Malvinas. In: Caminos, R. (ed.) *Geología Argentina*. p. 319 – 348.
- LÖSCH, R. & SCHULZE, E-D. 1995. Internal coordination of plant responses to drought and evaporational demand. In: Schulze, E-D. & Caldwell, M. M. (eds.). *Ecophysiology of Photosynthesis*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, p. 185-204.
- LOTTE, A. L. & ROWLEY, D. B. 1990. Early and Late Permian reconstruction of Pangaea. In: McKERROW, W. S. & SCOTSE, C. R. (eds.), *Paleozoic paleogeography and biogeography*. *Geol. Soc. London Memoir*, 12: 383 - 396.
- MAHESHWARI, H. K. 1992. Provincialism in Gondwana floras. *Palaeobot.*, 40: 101 – 127.
- MAMAY, S. H. 1950. Some american fern fructifications. *Ann. Miss. Bot. Gard.*, 37: 409-476.
- MAMET, B. L. 1994. Algues calcaires marines du Paléozoïque Supérieur (Equateur, Bolívia). *Ann. Soc. Geol. Belg.*, 117: 155 – 167.
- MAMET, B. L. 1996. Late Paleozoic small foraminifers (endothyrids) from South America (Ecuador and Bolívia). *Can. J. Earth Sci.*, 33: 452 – 459.
- MAMET, B. L. & ISAACSON, P. 1997. Bashkirian (Early Pennsylvanian) small foraminifers from Bolívia. In: *Cong. Int. Strat. Géol. Carbonifère et Permien*, 13. Prace, Proceedings..., Prace: sect. 2C, p. 319 – 328.

- MAPES, R. H. 2000. Taphonomy of terrestrial plants in Upper Paleozoic marine environments. *Rev. UnG. Geociênc.*, 5(n. esp.): 243.
- MARQUES-TOIGO, M. 1988. Palinologia, bioestratigrafia e paleoecologia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, Brasil. Tese de doutoramento, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 259p. Inédito.
- MARTÍN-CLOSAS, C. & GOMEZ, B. 2004. Taphonomie des plantes et interprétations paléoécologiques. Une synthèse. *Geobios*, 37: 65 – 88.
- MATOS, S. L. F.; YAMAMOTO, J. K.; HACHIRO, J. & COIMBRA, A. M. 2001. Tonsteins da Formação Rio Bonito no depósito de carvão Candiota, RS. *Rev. Brás. Geoci.* 30(4): 679-684.
- MCINTYRE, S. 1999. Plant functional types - recent history and current developments. *Proc. VIth International Rangeland Congress*, v.2., p: 891-892.
- MELCHOR, R. N. 1999. Stratigraphical and biostratigraphic consequences of a new 40AR/39AR date for the base of Cochicó Group (Permian) Eastern Permian Basin, San Rafael, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana*, 37(3): 271 – 282.
- MERINO, D. & BLANCO, J. 1990. Conodontos de la Formación Copacabana (Carbonífero Superior – Pérmico Inferior) en la sección de Huarachani – Pacobamba, Departamento de La Paz, Bolívia. *Rev. Tec. YPFB*, 11: 105 – 116.
- MEYEN, S. V. 1987. *Fundamentals of Paleobotany*. London: Chapman and Hall, 431 pp.
- MILANI, E. J. ; FACCINI, U. F. ; SCHERER, C. M. ; ARAÚJO, I. M. ; CUPERTINO, J. A. 1998. Sequences and stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. *Bol. IG-USP: 29(Sér. Cien.)*: 125 – 173
- MILANI, E. J.; FRANÇA, A. B. & SCHNEIDER, R. L. 1994. Bacia do Paraná. In: Feijó, F. J. (ed.). *Cartas estratigráficas das bacias sedimentares brasileiras*. Rio de Janeiro, Bol. Geoc. Petrobrás, 8(2): 69-82.
- MILANI, E. J. & RAMOS, V. A. 1998. Orogenias paleozóicas no domínio sul-ocidental do Gondwana e os ciclos de subsidência da Bacia do Paraná. *Rev. Bras. Geoci.* 28(4): 473 - 484
- MILLAY, M. A. 1979. Studies of Paleozoic Marattiaceans: A Monograph of the American Species of *Scolecopteris*. *Paleontographica B*, 168: 1 - 69.
- MYERS, A. A. & GILLER, P. S. 1988. Analytical biogeography and integrated approach to the study of animal and plant distributions. London: Chapman & Hall. 587p.
- NELSON, G. & PLATNICK, N. 1984. Introduction. In: HEAD, J. J. (Ed.) *Biogeography*. Carolina Biological Supply Company, p. 3 - 16.
- ODREMÁN, O. & RICARDI, F. 1992. Flora paleozoica de la Región de Carache, Estado Trujillo, Venezuela. *Bol. Soc. Venezolana Geól.*, 45: 33 - 41.
- ODREMÁN, O., & WARNER, R. 1979. Precisiones sobre algunas floras Carboníferas y Pérmicas de los Andes Venezolanos. *Bol. Geol.* 13(25): 77-81.
- ODUM, E. P. 1988. *Ecologia*. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan. p.434.

- OLIVEIRA, D. 1994. Estudo das samambaias férteis do Paraná. Monografia de Bacharelado. Curso de Ecologia, Universidade Estadual Paulista, 83p. Inédita
- OLLER, J. & SEMPERE, T. 1990. A fluvio-eolian sequence of probable Middle Triassic-Jurassic age in both Andean and Subandean Bolivia. In: Symp. Intern. Geodyn. Andine, v. 1, p. 237-257.
- OTTONE, E. G.; ROSSELLO, E. A.; SIMANAUSKAS, T. & VACHARD, D. 1998. Palaeontology and biostratigraphy of the Late Palaeozoic Copacabana Group at the Angosto del Beu, Bolívia. *Ameghiniana*, 35(1): 87 – 96.
- PAGE, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 119(1-2): 1-34.
- PARKER, G. G. 1995. Forest canopy structure and microclimate. In: *Forest Canopies*. M. D. Lowman & N. M. Nadkarni (eds.), London: Academic Press, p.: 73-106.
- PFEFFERKORN, H. W., PEPPERS, R. A. & PHILLIPS, T. L. 1971. Some Fern-like Fructifications and their Spores from the Mazon Creek Compression Flora of Illinois (Pennsylvanian). Circular 463. Illinois State Geol. Survey Urbana, 55pp.
- PHILLIPS, T. L., ANDREWS, H. N. & GENSEL, P. G. 1972. Two heterosporous species of *Archaeopteris* from the Upper Devonian of West Virginia. *Palaeontographica b*, 139: 47 – 71.
- PICHI-SERMOLLI, R. E. G. 1984. An Historical Review of the Higher Classification of the Filicopsida. In: Jermy, A. C.; Crabbe, J. A. & Thomas, B. A. (eds.). *The Phylogeny and Classification of the Ferns*. Bot. J. Linnean Soc., 67(1): 11-40.
- PIGG, K. B. & THOMAS, N. T. 1993. Anatomically preserved *Glossopteris* stems with attached leaves from the Central Antarctic Mountains, Antarctica. *Am. J. Bot.*, 80: 500-516.
- PILLAR, V. D. P. 1997. Multivariate Exploratory analysis and randomization testing with MULTIV. *Coenoses*, 12: 145 – 148.
- PILLAR, V. D. P. 1999a. On the identification of optimal plant functional types. *J. Veget. Sci.*, 10: 631-340.
- PILLAR, V. D. P. 1999b. The bootstrapped ordination re-examined. *J. Veget. Sci.*, 10: 895 – 902.
- PILLAR, V. D. P. 2000. MULTIV: aplicativo para análise multivariada e testes de hipóteses. Porto Alegre: Departamento de Ecologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- PINTO, I. D. & IANNUZZI, R. 2000. Carboniferous-Permian boundary in South America Gondwana strata: paleobotanical versus paleozoological ages. I Simp. Br. de Paleobotânica, Ribeirão Preto, Abstracts..., 2000. 61p.
- PLUMSTEAD, E. P. 1958. The habit growth of glossopteridae. *Trans. Geol. Soc. South Africa* (61): 80-103.
- PLUMSTEAD, E. P. 1962. Fossil floras of Antarctica. T. A. E. Scientific Reports, n.9. 154pp.
- PRYER, K. M.; SMITH, A. R. & SKOG, J. E. 1995. Phylogenetic relationships of extant ferns based on evidence from morphology and *rbcL* sequences. *Am. Fern J.*, 85: 205 - 282.

- PRYER, K. M.; SCHNEIDER, H.; SMITH, A. R.; CRANFILL, R.; WOLF, P. G.; HUNT, J. S. & SIPES, S. D. 2001. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. *Nature*, 409: 618-622.
- QUINTAS, M. C. L.; MANTOVANI, M. S. M. & ZALÁN, P. V. 1997. Contribuição para o estudo da evolução mecânica da Bacia do Paraná. *Bol. Geoci. Petrobrás*, 11(1/2): 48 – 73.
- RANAL, M. A. 1999. Effects of temperature on spore germination in some fern species from semideciduous mesophytic forest. *American Fern Journal*, 89(2): 149-158.
- RAVEN, P. H, EVERT, R. F. & EICHHORN, S. E. 1996. *Biologia Vegetal*. Rio de Janeiro: Guanabara -Koogan, 728 pp.
- READ, C. B. 1941. Plantas fósseis do Neo-paleozóico do Paraná e Santa Catarina. Monografia da Divisão de Geologia e Mineralogia, Ministério da Agricultura, 12: 1-102.
- REES, P. M.; ZIEGLER, A. M.; GIBBS, M. T.; KUTZBACH, J. E.; BEHLING, P. J. & ROWLEY, D. B. 2002. Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. *J. Geol.*, 110: 1 – 31.
- RETALACK, G. S. 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sidney Basin. *Bull. Geol. Surv. New S. Wales*, 26: 384 – 430.
- REYES, F. C. 1972. On the Carboniferous and Permian of Bolivia and northwestern Argentina. *An. Ac. Br. Ciênc.*, 44: 261 - 277.
- RICARDI, F. S. T. & RÖSLER, O. 1992. Proposta de um Gondwana tropical no Neopaleozóico. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 13. São Leopoldo, Boletim de Resumos..., São Leopoldo, 1993, p. 236.
- RICH, F. J. 1989. A Review of the Taphonomy of Plants Remains in Lacustrine Sediments. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 58: 33-46.
- RICHARDSON, J. B. 1985. Lower Palaeozoic sporomorphs: their stratigraphical distribution and possible affinities. *Phil. Trans. Royal Soc. London B*, 309: 201 – 205.
- RIGBY, J. F. 1968. New Fossil Locality Near Laras, State of São Paulo. XXII Cong. Brasil. Geol., Belo Horizonte. Anais... pp: 201-208.
- ROCHA-CAMPOS, A.C.; SANTOS, P.R.; CANUTO, J.R. 1988. Sedimentology and stratigraphy of the Gondwana sequence in São Paulo State. In: 7th Gondwana Symposium, Excursion B2 Guide-Book, Instituto de Geociências, USP, 40 p.
- RODRIGO, L. A. & CASTAÑOS, A. 1980. Sinopsis estratigráfica de Bolívia. I Paleozóico. *Acad. Nac. Cienc. Bol.*, 146pp.
- ROGERS, J. J. W. 1996. History of Continents in the Past Three Billion Years. *J. Geol.*, 104: 91-107.
- ROHN, R. & LAVINA, E. L. 1995. Cronoestratigrafia do Grupo Passa Dois. In: Simpósio sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná. 1995, Rio Claro. Anais:...Rio Claro, 5-9 p.
- ROHN, R., PENNATTI, J. R. R., IANNUZZI, R., RÖSLER, O., CZAJKOWSKI, S., CAVALHEIRO, M. C. T., MENDONÇA, E. & RICARDI-BRANCO, F. T. 1997a. Ocorrências de Macrofitofósseis nas Formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano superior da Bacia do Paraná) em SC, BR. In: IX RPP, *Rev. Ung. Geo. II* (nº especial): 49-57.

- ROHN, R., RÖSLER, O., PENNATTI, J. R. R., CZAJKOWSKI, S., IANNUZZI, R., MENDONÇA, E., FERREIRA, A. R., PEREIRA, S. C. A., QUITÉRIO, L. 1997b. Ocorrências de Macrofitofósseis nas Formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano superior da Bacia do Paraná) na Porção Meridional do Estado do Paraná, BR. In: IX RPP, Anais, Rev. Ung. Geo. II (n° especial):58-68.
- ROHN, R., RÖSLER, O., PENNATTI, J. R. R.; DAVIES, H-P. K. & CAVALHEIRO, M. C. T. 1997c. Ocorrências de macrofitofósseis nas Formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano superior da Bacia do Paraná) na região de Cândido de Abreu – Reserva, Estado do Paraná, Brasil. In.: IX RPP, Anais, Rev. Ung. Geo. II (n° especial): 69-75.
- ROHN, R & RÖSLER, O. 1986. Pteridófilas pecopteróides da Formação Rio do Rasto no Estado do Paraná e da Formação Estrada Nova no estado de São Paulo (Bacia do Paraná, Permiano Superior). Bol. IG-USP, Ser. Cient., 17: 57-76.
- ROHN, R., RÖSLER, O. 2000. Middle to Upper Permian phyt stratigraphy of the Eastern Paraná Basin.. Rev. UnG. (Geoc.), 5: 69 - 73.
- RÖSLER, O. 1972. Flora da Formação Rio Bonito do estado do Paraná. Tese de doutoramento, Universidade de São Paulo. Inédito.
- RÖSLER, O. 1978. The Brazilian Eogondwanic Floral Succession. Bol. IG – USP, 9: 85-90.
- RÖBLER, R. & BARTHEL, M. 1998. Rotliegend Taphocenoses Preservation Favoured by Rhyolitic Explosive Volcanism. Freiburger Forschungsheft (474): 59-101.
- ROTH-NEBELSICK, A.; UHL, D.; MOSBRUGGER, V. & KERP, H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. Annals of Botany, 87: 553-566.
- ROTHWELL, G. W. 1999. Fossils and ferns in the resolution of land plant phylogeny. Bot. Rev., 65(3): 188 – 218.
- SAKAGAMI, S. & MIZUNO, Y. 1994. Discovery of middle Pennsylvanian fusulinaceans and conodonts from the Copacabana Group in the Lake Titicaca region, Bolivia. Trans. Proc. Palaeont. Soc. Jap., 174(NS): 484 – 494.
- SCHEIHING, M. H. 1980.. Reduction of Wind Velocity by the Forrest Canopy and the Rarity of Non-Arborescent Plants in the Upper Carboniferous Fossil Record. Arg. Paleob., 6: 133-138.
- SCHEIHING, M. H. & PFEFFERKORN, H. W. 1984. The Taphonomy of Land Plants of the Orinoc Delta: A model for the Incorporation of Plants Parts in Clastic Sediments of Late Carboniferous Age of Euroameric. Rev. Paleobot. Palynol., 41: 205-240.
- SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F. & NOGUEIRA, A. A. 1974. Revisão Estratigráfica da Bacia do Paraná. In: XXVIII Congresso Brasileiro de Geologia, 1974, Porto Alegre. Anais:...Porto Alegre, Soc. Bras. Geol. p. 41-65.
- SCHOPF, J. M. Modes of fossil preservation. Rev. Paleobot. Palynol., 20: 27 – 53.
- SCOTESE, C. R. 2004. Paleomap project. Disponível em: <http://www.scotese.com/newpage5.htm>

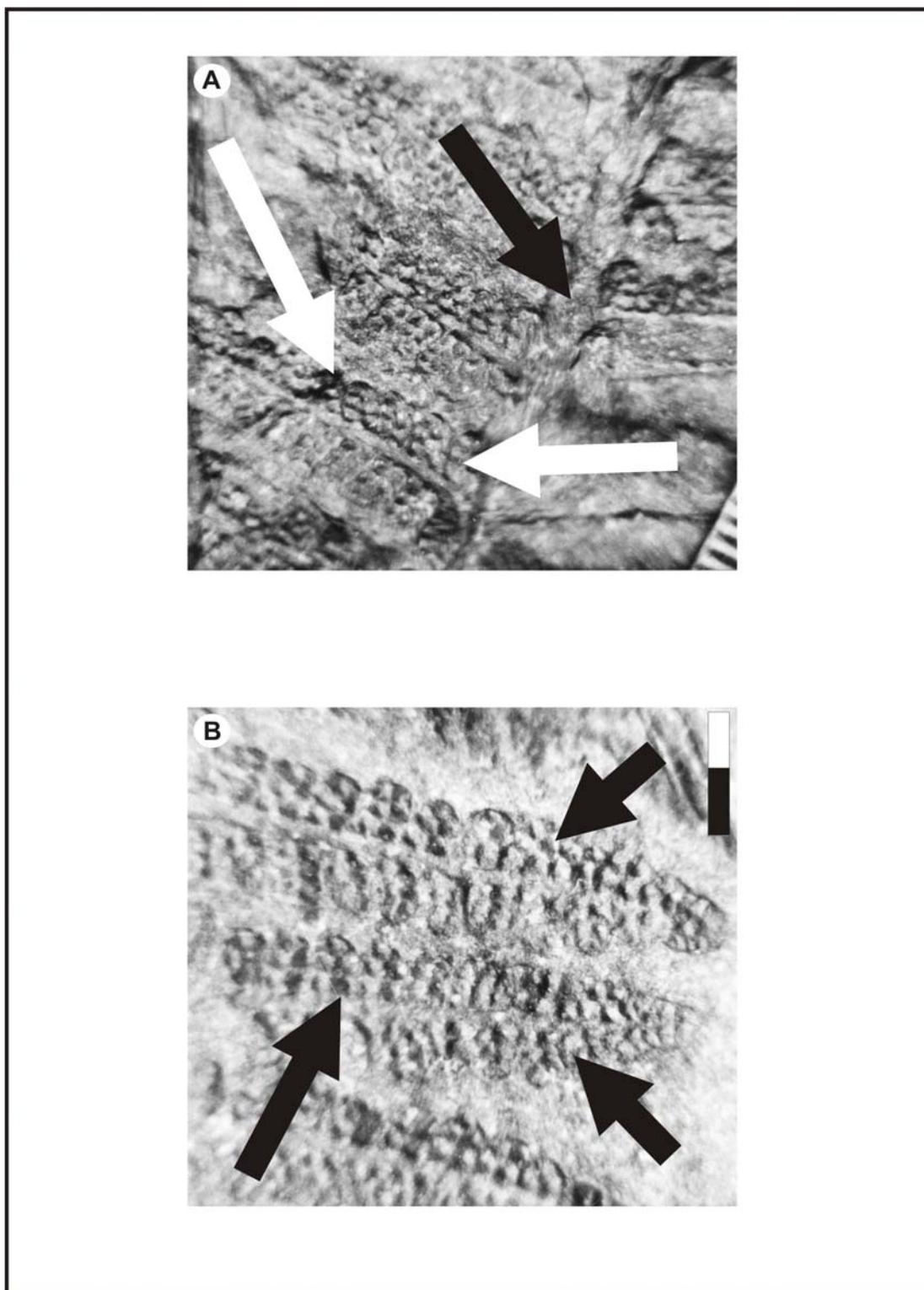
- SCOTSESE, C. R. & BARRETT, S. F. 1990. Gondwana's movement over the South Pole during the Palaeozoic: evidence from lithological indicators of climate. In: McKERROW, W. S. & SCOTSESE, C. R. (eds.), Paleozoic paleogeography and biogeography. Geol. Soc. London Memoir, 12: 75 - 86.
- SEMPERE, T. 1995. Phanerozoic evolution of Bolivia and Adjacent regions. In: Tankard, A. J.; Suarez-Soruco, R. & Welsink, H. J. (eds) Petroleum Basins of South America: AAPG Memoir 62: 207-230.
- SEMPERE, T.; AGUILERA, E.; DOUBINGER, J.; JANVIER, P.; LOBO, J. & WENZ, S. 1992. La Formation de Vitiacua (Permien moyen à supérieur – Trias ?inférieur, Bolivia du Sud): stratigraphie, palynologie et paléontologie. N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh., 185: 239 – 253.
- SOLOMON, E. P., BERG, L. R., MARTIN, D. W. & VILLEE, C. 1996. Biología. Interamericana - McGraw - Hill, México. 1193pp.
- SOLTIS, P.; DOYLE, J. & JUDD, W. 2002. Integrating fossils into the angiosperm tree. . In.: Deep Time Project - A comprehensive phylogentic tree of living and fossil angiosperms. <http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/pdf/projectssummary.pdf>, p: 12 - 13.
- SOLTIS, P. & SANDERSON, M. 2002. Calibration of branch points in cladogram/molecular evolution. In.: Deep Time Project - A comprehensive phylogentic tree of living and fossil angiosperms. <http://www.flmnh.ufl.edu/deeptime/pdf/projectssummary.pdf>. p: 13.
- SOUZA, P. A., MARQUES-TOIGO, M. 2003. An overview on the Palynostratigraphy of the Upper Paleozoic strata of the Brazilian Paraná Basin. Rev. Mus. Arg. Cienc. Natur., 5(2):205 - 214.
- SPICER, R. A. 1989. Physiological Characteristics of Land Plants in Relation to Environment Through Time. Trans. Roy. Soc. Edinburgh (Earth Science), 80: 321-329.
- STEWART, W. N. & ROTHWELL, G. R. 1993. Paleobotany and the Evolution of Plants. Cambridge: Cambridge University Press. 405 pp.
- STIDD, B. M. 1971. Morphology and Anatomy of the Frond of *Psaronius*. Palaeontographica B, 134: 87-123.
- STOLLHOFEN, H.; STANISTREET, I. G., BANGERT, B. & GRILL, H. 2000. Tuffs, tectonism and glacially related sea-level changes, Carboniferous-Permian, southern Namibia. Paleogeog. Paleoclim. Paleoecol., 161(1-2): 127 – 150.
- STRAHLER, A. N. & STRAHLER, A. H. 1997. Geografía física. Barcelona: Omega (2ed.), 550pp.
- SUAREZ-SORUCO, R. 2000. Compendio de geología de Bolivia. Rev. Tec. YPF, 18(1-2): 1-144.
- SUAREZ-SORUCO, R. & DÍAZ-MARTÍNEZ, E. 1996. Lexico estratigrafico de Bolivia. Rev. Tec. YPF, 17(1-2): 1-227.
- TASCH, P., 1969. Brachiopoda. In: R.C. Moore (Ed.), Treatise on Invertebrate Paleontology. Part R, Arthropoda, 4:R129-R191.
- TAYLOR, W. A. 1997 Ultrastructure of lower Paleozoic dyads from southern Ohio II: Dyadospora murusattenuata, functional and evolutionary considerations. Rev. Palaeobot. Palynol. 97:1 - 8.
- TAYLOR, T. N. & MILLAY, M. A. 1981. Morphologic variability of Pennsylvanian lyginopterid seed ferns. Rev. Palaeobot. Palynol., 32: 27-62.

- TAYLOR, T. N. & TAYLOR, E. L. 1993. The Biology and Evolution of Fossil Plants. New Jersey: Prentice Hall Inc., 982 pp.
- TIMS, J. D. & CHAMBERS, T. C. 1984. Rhyniophytina and Trymerophytina from the early land flora of Victoria, Australia. *Palaeont.*, 27(2): 265 – 280.
- TOWNROW, J. A. 1957. On *Dicroidium*, probably a pteridospermous leaf, and other leaves now removed from the genus. *Trans. Geol. Soc. South África*, 60: 21-56.
- UHL, D. & MOSBRUGGER, V. 1999. Leaf venation density as a climate and environmental proxy: a critical review and new data. *Palaeogeog. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 149: 15 - 26.
- UNRUG, R. 1996. The assembly of Gondwanaland. *Episodes*, 19: 11-20.
- Van der BURGH, J. 1994. Differences in Fossil Seed/Fruit-, wood-, and leaf-floras, taphonomy and ecological implications. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 83: 119-129.
- VAARTAJA, O. 1959. Evidence of photoperiodic ecotypes in trees. *Ecol. Monogr.* V. 29, p. 91-111.
- VIEIRA, C. E. L. 2000. Frondes pecopterídeas da Formação Chutani (Grupo Titicaca, Altiplano Boliviano): taxonomia, correlação bioestratigráfica e Paleocologia. Dissertação de Mestrado em Geociências, 149p. Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Inédito
- VIEIRA, C. E. L. & IANNUZZI, R. 2000a. Presença de *Asterotheca* sp. No Permiano Superior da Bacia do Paraná (Membro Serrinha, Formação Rio do Rasto). *Rev. UnG (Geociências)*, 5(n. esp.): 33-36.
- VIEIRA, C. E. L. & IANNUZZI, R. 2000b. Presença de *Pecopteris* e *Asterotheca* no Afloramento do Morro do Papaléo, município de Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná). *Pesquisas*, 27(2): 49-64.
- VIEIRA, C. E. L.; IANNUZZI, R.; GUERRA-SOMMER, M. 2001. Nova forma de pecopterídea no afloramento do Morro do Papaléo, município de Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito, Permiano Inferior da Bacia do Paraná). *Congresso Brasileiro de Paleontologia*, 17. Rio Branco, Boletim de Resumos..., SBP: São Leopoldo, 2001, p.67.
- VIEIRA, C. E. L.; IANNUZZI, R. & GUERRA-SOMMER, M. 2003. Primeiro registro de frondes férteis na Formação Pedra de Fogo, Neopermiano da Bacia do Parnaíba. XVIII Congresso Brasileiro de Paleontologia, Brasília. *Boletim de Resumos...* p.313.
- VIEIRA, C. E. L.; IANNUZZI, R.; GUERRA-SOMMER, M.; DÍAZ-MARTÍNEZ, E. & GRADER, G. W. 2004. Permian plants from the Chutani Formation (Titicaca Group, Northern Altiplano of Bolívia): genera *Pecopteris* and *Asterotheca*. *An. Acad. Br. Cien.*, 76(1):117-128.
- WAGNER, R. H.; HILL, C. R. & EL-KHAYAL, A. A. 1985. *Gemellitheca* gen. Nov., a fertile pecopterid fern from the Upper Permian of the Middle East. *Scripta Geologica*, 79: 51-74.
- WALTER, H. 1986. *Vegetação e zonas climáticas*. São Paulo: Editora Pedagógica e Universitária, 326pp.
- WAN, Z. & BASINGER, J. F. (1992) On the Fern *Pectinangium* Li *et al.*, emend. (Marattiales), With Sporos *in situ* From the Permian of Southern China. *Rev. Paleob. Palyn.* (75): 219-238.

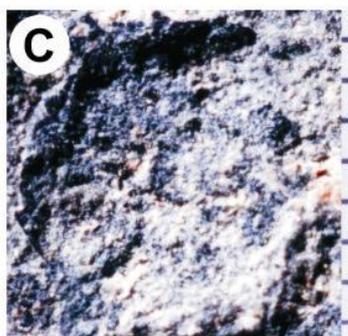
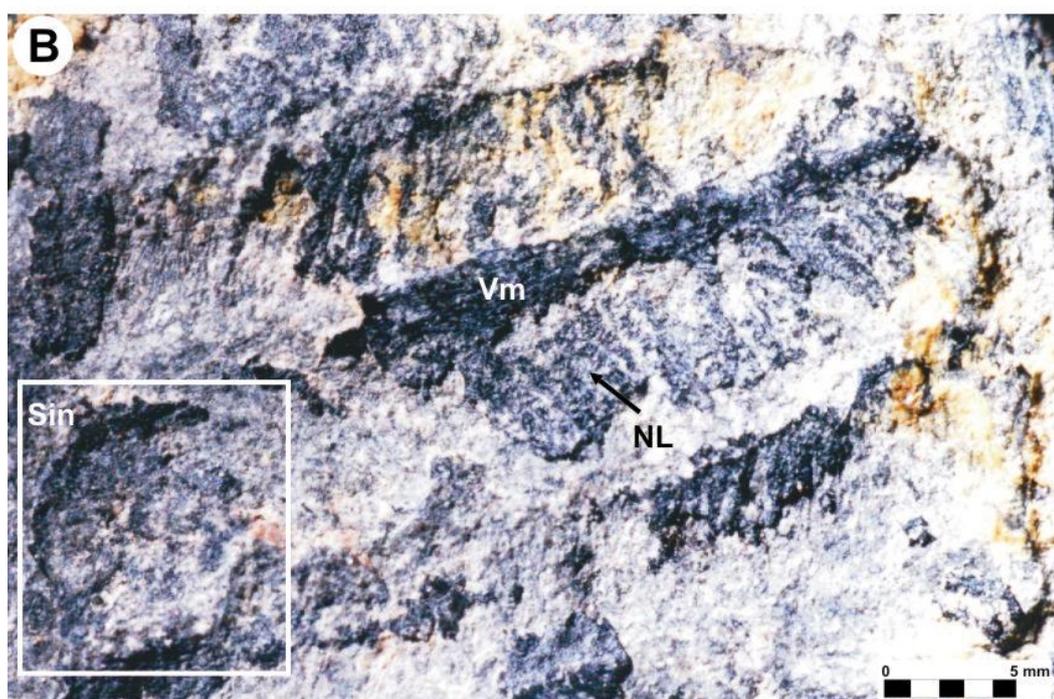
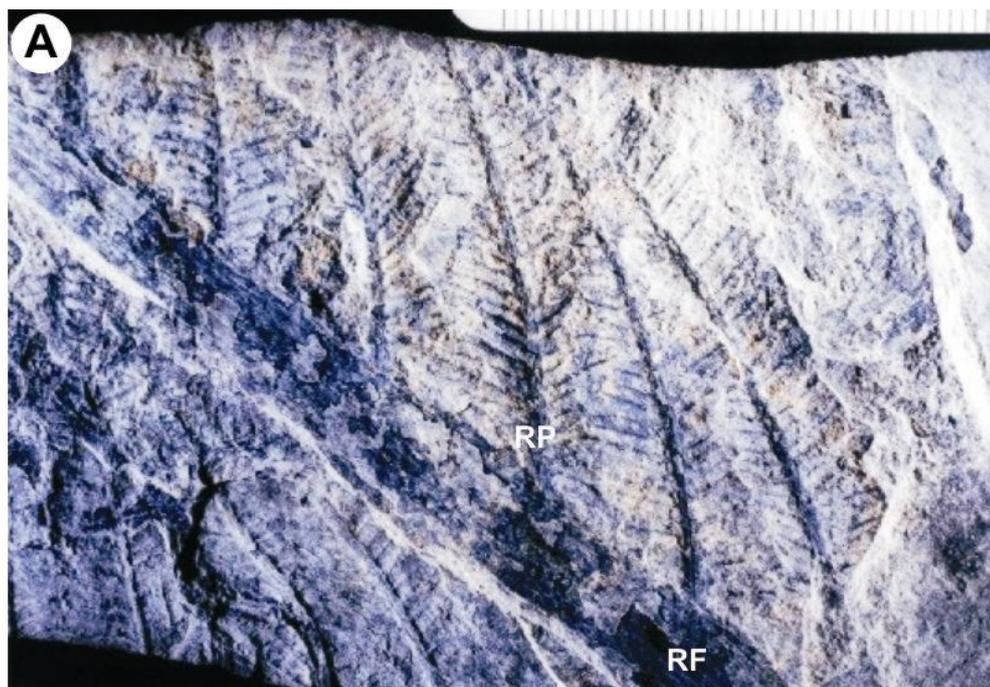
- WARDLE, D. A.; BONNER, K. I. & BARKER, G. M. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation response to herbivores. *Func. Ecol.*, 16: 585 – 595.
- WNUK, C. 1996. The Development of Floristic Provinciality During the Middle and Late Paleozoic. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 90: 5-40.
- ZALÁN, P. V.; WOLFF, S.; CONCEIÇÃO, J. C. J.; MARQUES, A.; ASTOLFI, M. A. M.; VIEIRA, I. S.; APPI, V. T. & ZANOTTO, O. A. 1990. Bacia do Paraná. In: Raja Gabaglia, G. P. & Milani, E. J. (Coord.). *Origem e Evolução das Bacias Sedimentares*. p. 135-168.
- ZIMMERMANN, W. 1952. Main results of the “telome theory”. *Palaeobot.* 1: 456 – 470.
- ZIEGLER, A. M. 1990. Phytogeographic patterns and continental configuration during the Permian period. In: McKERROW, W. S. & SCOTese, C. R. (eds.), *Paleozoic paleogeography and biogeography*. *Geol. Soc. London Memoir*, 12: 363 – 379.
- ZODROW, E. L. & BANERJEE, S. K. 1993. Modeling the lobatopterid frond (tree fern, carboniferous). *Comptes Rendus XII ICC-P*, 2: 159 – 172.

11. PRANCHAS

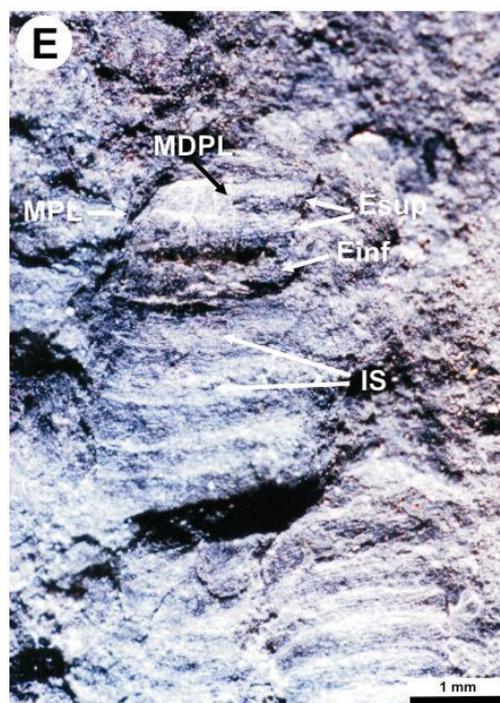
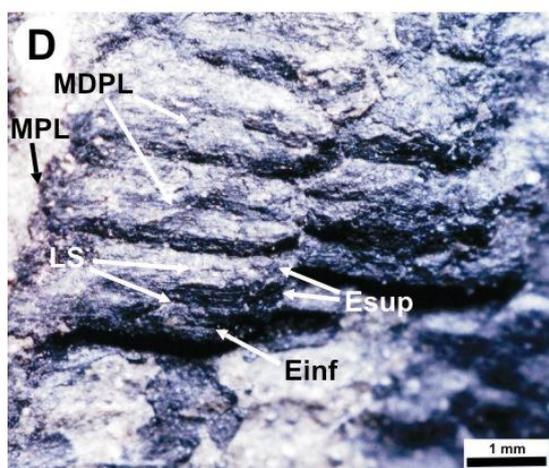
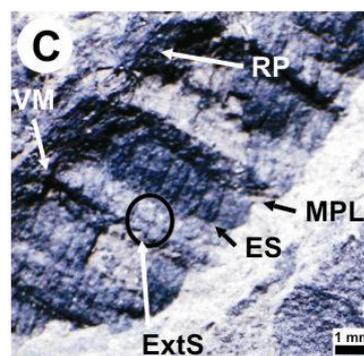
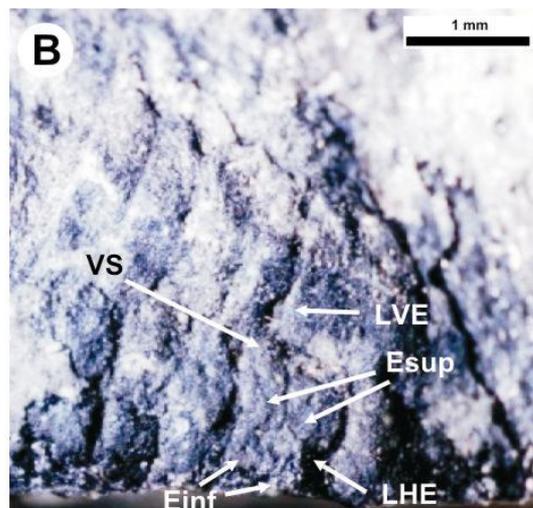
PRANCHA 1 – *Asterotheca piatnitzkyi* FRENGUELLI. A. Detalhe de uma pina do exemplar LIL 2015, onde é possível ver suas estruturas reprodutivas (setas brancas) e raque (seta preta). A escala está em milímetros. B. Detalhe de pínulas contíguas, onde é possível distinguir as estruturas reprodutivas (setas pretas) e a sua forma lobulada típica. A escala representa um centímetro.



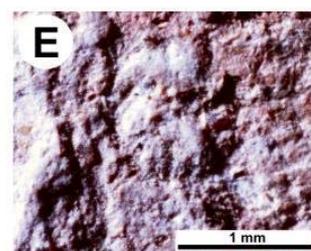
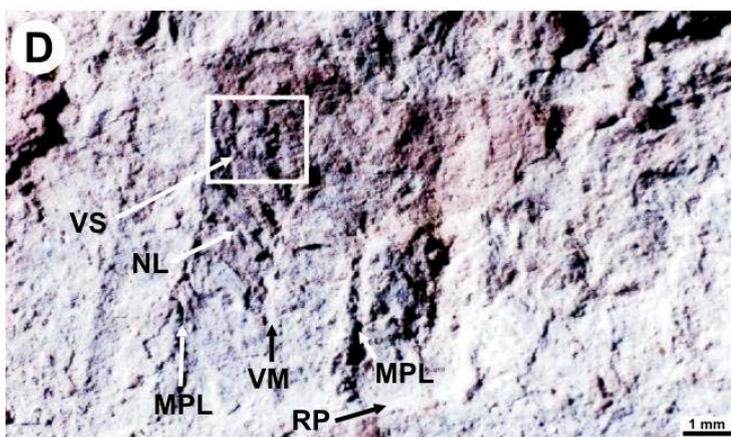
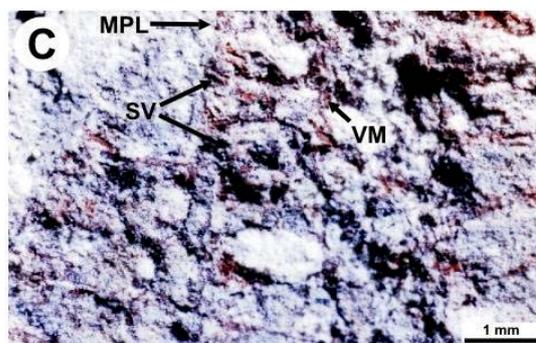
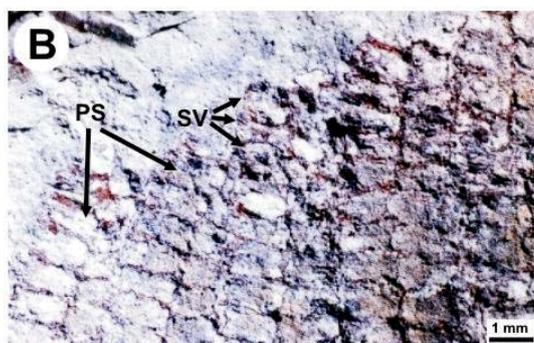
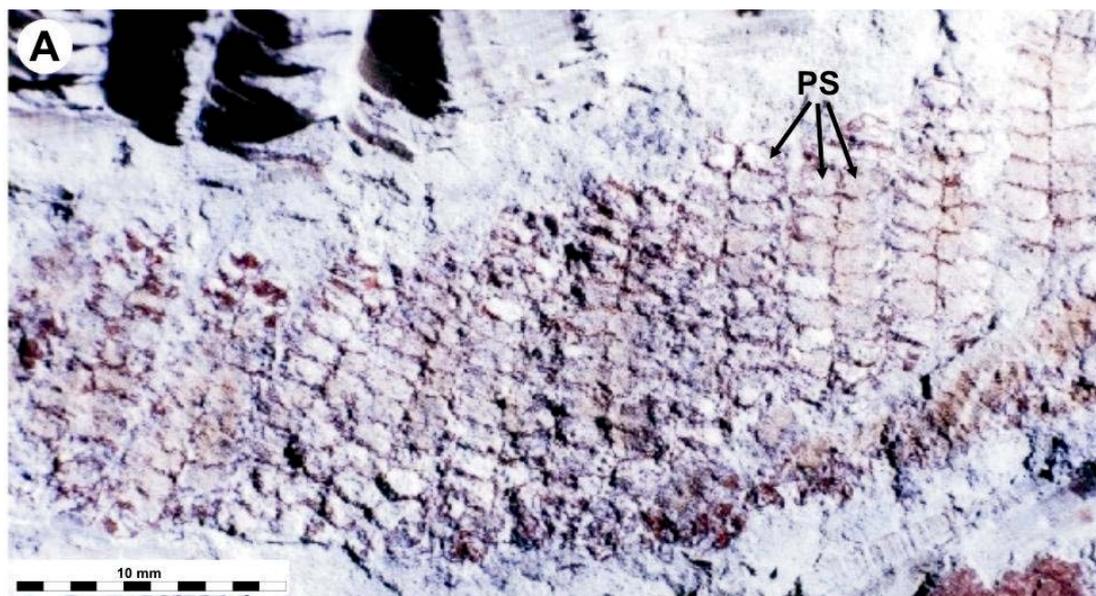
PRANCHA 2 – *Asterotheca* cf. *A. anderssonii* (HALLE) ARCHANGELSKY & De La SOTA. **A.** Detalhe de uma fronde do exemplar MHNC 12878, onde é possível ver a raque das pinas (RP) e raque das frondes (RF). A escala está em milímetros. **B.** Detalhe de uma pínula, onde é possível ver a veia média (VM), as nervuras laterais (NL) e um grande sinângio (Sin). A escala corresponde a 5 milímetros. **C.** Detalhe de um sinângio. Notar a forma rosetada típica de *Asterotheca*. A escala está em milímetros.



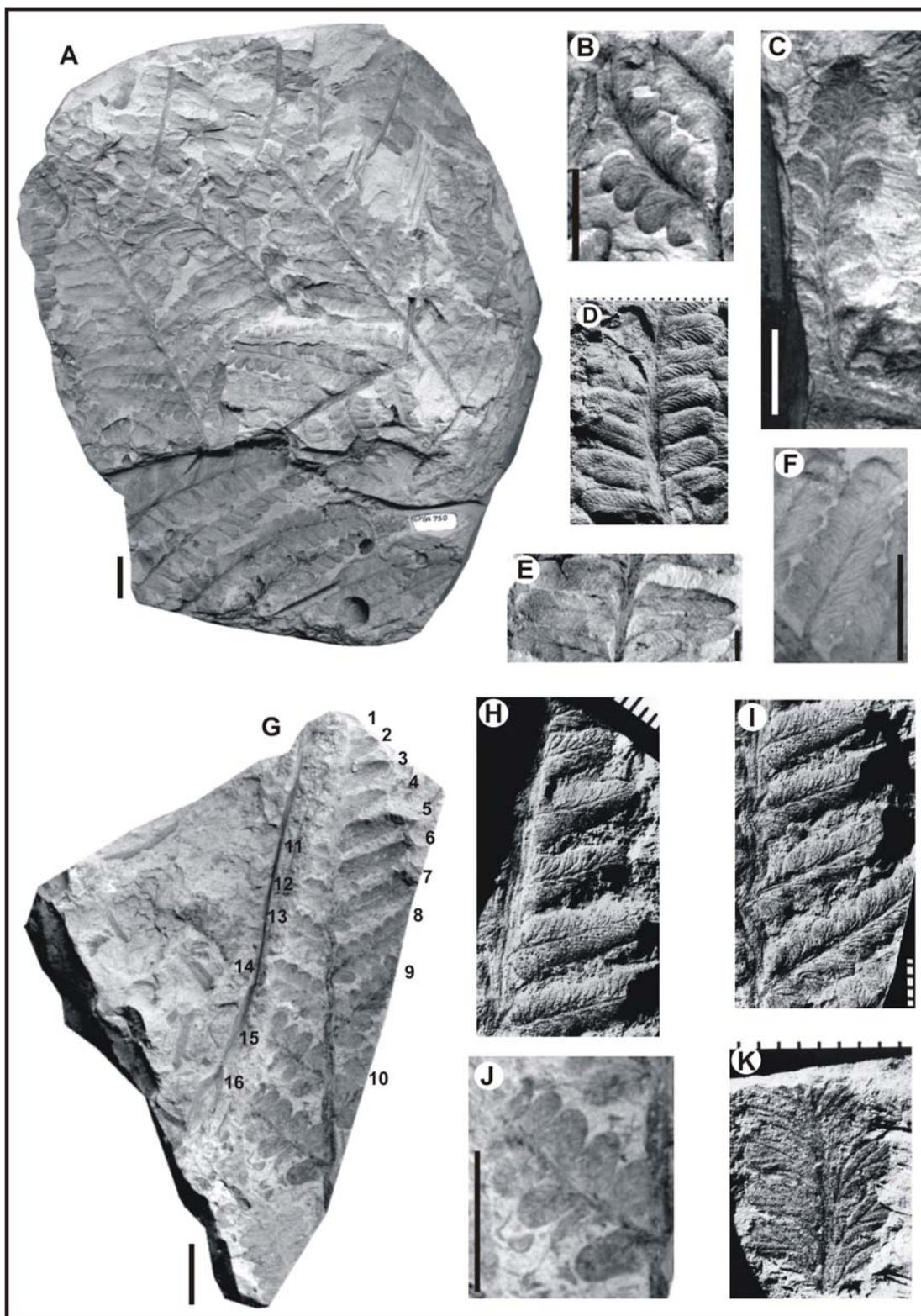
PRANCHA 3 – *Asterotheca* sp. 1. **A.** Detalhe de um fragmento de pina do exemplar MHNC 12874. A escala está em milímetros. **B.** Detalhe da pínula destacada em A, onde é possível distinguir o par de esporângios dispostos horizontalmente sobre a lâmina foliar (Einf) e o par de esporângios que assenta-se sobre os últimos (Esup). Nota-se também, os limites verticais (LVE) e horizontais (LHE) entre os esporângios de um mesmo sinângio, além do vinco (VS) formado sobre a superfície dos mesmos, quando do enrugamento dos sinângios. A escala corresponde a um milímetro. **C.** Detalhe da pina mostrada em A, onde é possível ver, em planta, a raque da pina (RP), as margens pinulares (MPI), a veia média (VM), os esporângios (Es) e as extremidades sinangiais (ExtS). Note que, neste último caso, há esporângios horizontalizados, logo, com a aparência de *Dizeugotheca* e esporângios em forma de roseta, ou seja, com a aparência de *Asterotheca*. A escala corresponde a um milímetro. **D.** Detalhe de uma pínula da pina mostrada em A, com os sinângios visto longitudinalmente. Notar a margem da pínula dobrada sobre os esporângios (MDPI), a margem da pínula cortada pelo plano de partição da rocha, os limites sinangiais (LS), bem como os esporângios superiores (Esup) e inferiores (Einf). A escala corresponde a um milímetro. **E.** Detalhe de uma pínula da pina mostrada em A, com vista longitudinal aos sinângios. Alguns sinângios foram perdidos e conservaram apenas sua impressão sobre a lâmina foliar (IS). Notar que, neste caso, é possível ver o ponto de inserção dos sinângios na lâmina foliar (à esquerda). As demais abreviaturas são como as constantes em D. A escala corresponde a um milímetro.



PRANCHA 4 – *Asterotheca* sp. 2: **A.** Detalhe de uma pina do exemplar URC PT 39/2B, onde é possível ver os inúmeros pseudo-sinângios (PS) ao longo das pínulas. A escala corresponde a um centímetro. **B.** Detalhe de algumas pínulas da pina mostrada em A. Notar os pseudo-sinângios (PS) e sinângios verdadeiros (SV) ocorrendo conjuntamente. A escala corresponde a um milímetro. **C.** Ampliação das pínulas demonstradas em B, com verdadeiros sinângios em destaque (SV) e veia média (VM) e margem pinular (MPI) levemente distinguíveis. A escala corresponde a um milímetro. ***Asterotheca* sp 3:** **D.** Detalhe de pina e pínulas do exemplar MP-Pb 177, onde não houve processo de formação dos pseudo-sinângios, possibilitando então, a visualização parcial do padrão de venação subjacente. É possível ver um sinângio verdadeiro (VS), nervuras laterais (NL), a veia média (VM), as margens pinulares (MPI) e a raque da pina (RP). A escala corresponde a um milímetro. **E.** Detalhe de um sinângio demonstrado em D. Notar o padrão rosetado típico de *Asterotheca*. A escala corresponde a um milímetro.



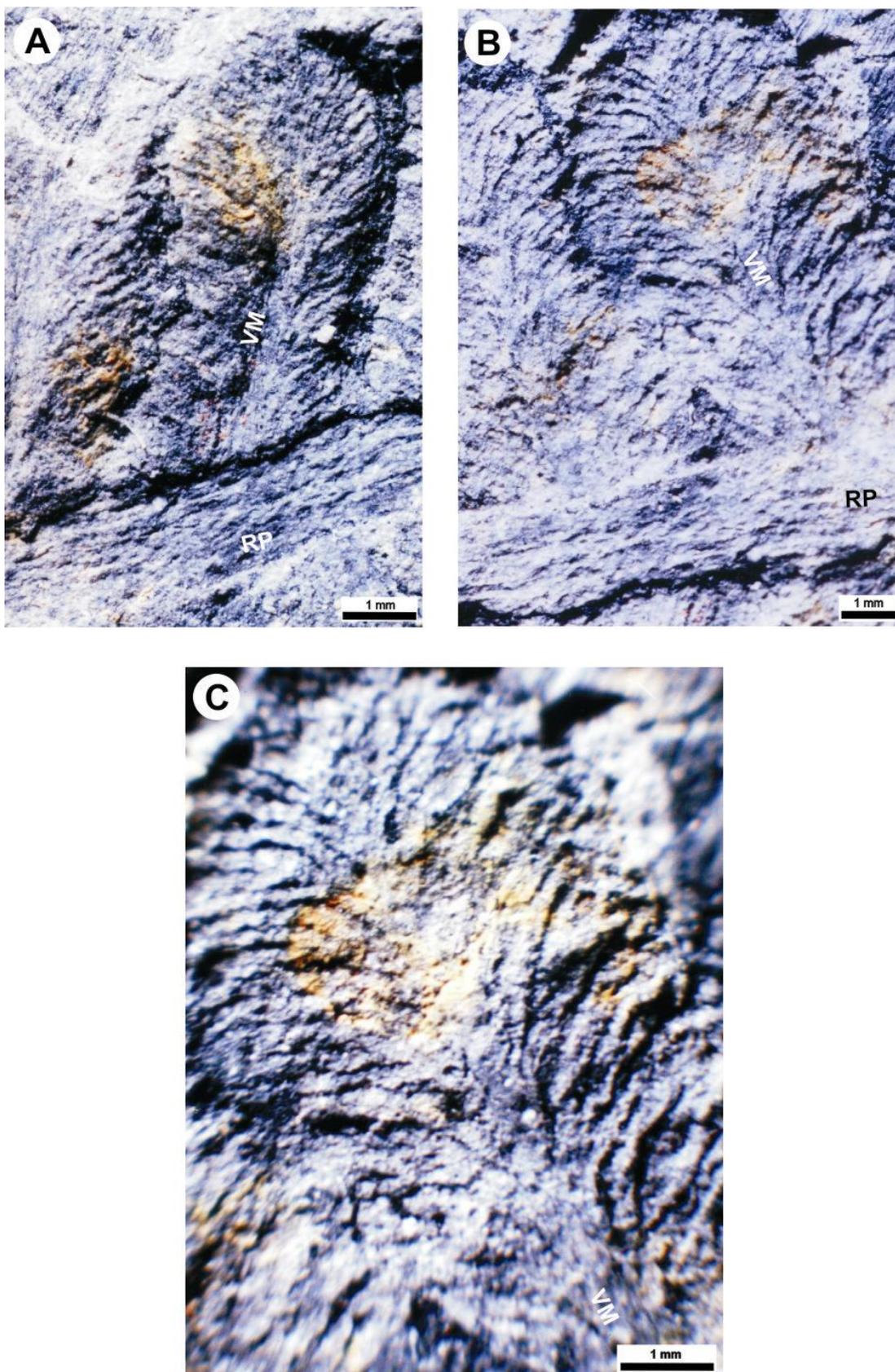
PRANCHA 5 – *Pecopteris pedrasica* READ: **A.** Fragmento de fronde com pinas primárias e secundárias visíveis (GP/3E 750). Escala = 1 cm. **B.** Detalhe de uma pina secundária pinatífida (GP/3E 688). Escala = 1 cm. **C.** Detalhe de uma pina secundária pinatífida já em adiantado estágio de desenvolvimento (GP/3E 691). Notar as futuras pínulas em formação mas ainda sem seu contorno padrão. Escala = 1 cm. **D.** Detalhe de uma pina secundária com pínulas completamente diferenciadas, já com a forma digitiforme típica (GP/3E 690). Notar o padrão de venação simples. Escala em milímetros. **E.** Detalhe da porção apical de uma pina primária onde é possível ver pinas de segunda ordem em forma de pínulas (GP/3E 661). Notar que tais “pseudopínulas” possuem um comprimento significativamente maior do que sua largura, se comparadas às pínulas verdadeiras (vide **D**). Escala = 0,5 cm. **F.** Pina de secundária em estágio intermediário de desenvolvimento (GP/3E 651). Notar seu contorno nitidamente lobulado. Escala = 1 cm. **G.** Fragmento de uma pina primária exibindo simultaneamente pinas secundárias (1-16) em diferentes estágios de desenvolvimento (GP/3E 2094). Escala = 1 cm. **H.** Detalhe da porção apical da pina primária (mostrada em **G**), onde é possível ver pinas secundárias em forma de pínulas digitiformes (1-2) e pínulas lobuladas (3-6). Escala em milímetros. **I.** Detalhe da porção mediana da pina primária mostrada em **G**, onde é possível ver pinas secundárias lobuladas (5-7) e pinatífidas (8). Escala em milímetros. **J.** Detalhe da porção basal da pina primária mostrada em **G**, onde é possível ver pinas secundárias já completamente diferenciadas, ou seja, pinadas (15-16). Escala = 1 cm. **K.** Detalhe de uma pina secundária pinatífida (GP/3E 688). Notar o padrão de venação complexo. Escala em milímetros.



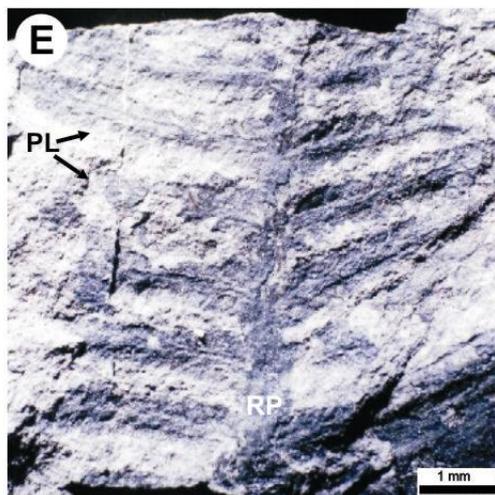
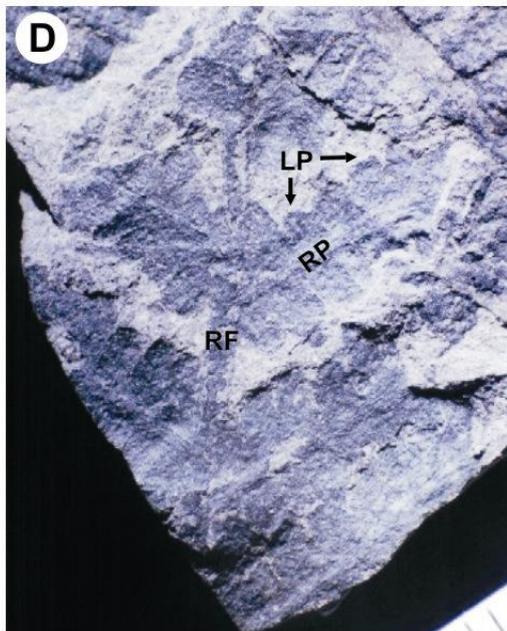
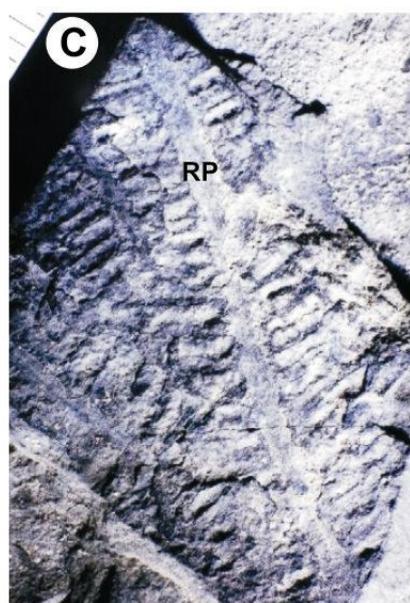
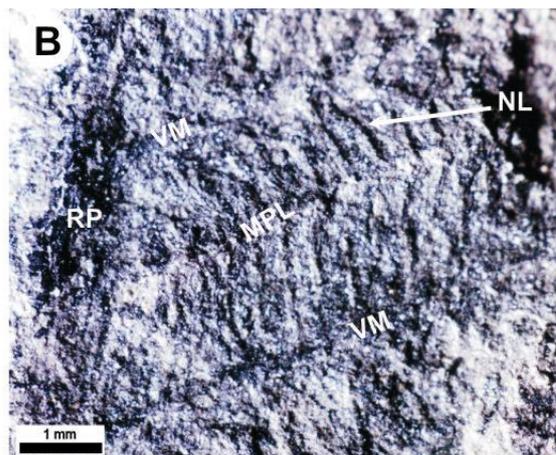
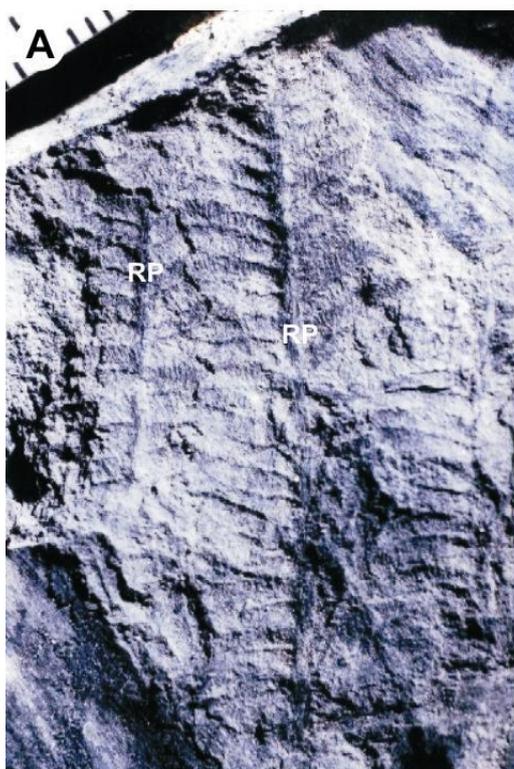
PRANCHA 6 – *Pecopteris dolianitii* ROHN & RÖSLER: **A.** Detalhe de um fragmento de fronde do exemplar MHNC 284 com pinas alinhadas. Note o espesso calibre das raques das pinas (RP) e os sulcos longitudinais das mesmas. A escala está em milímetros. **B.** Fragmento de pina do exemplar MHNC 286 com pínulas e padrão de venação aparente. A escala corresponde a cinco milímetros. **C.** Detalhe das pínulas da pina mostrada em B. Notar o grosso calibre das nervuras médias e nervuras laterais. A escala corresponde a cinco milímetros.



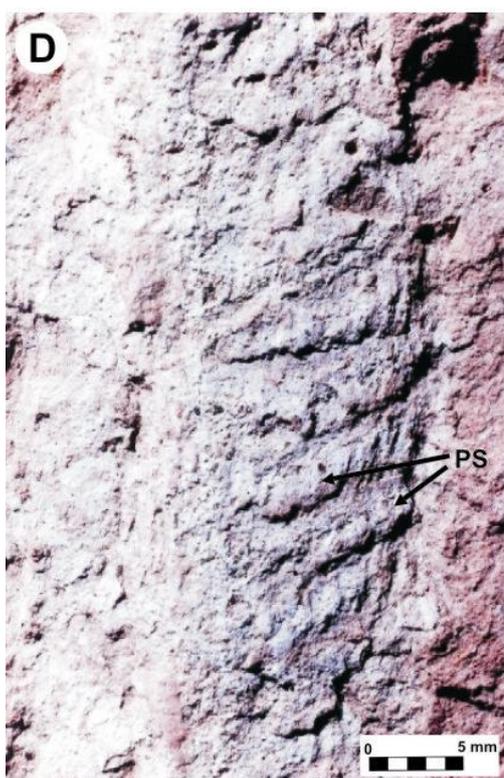
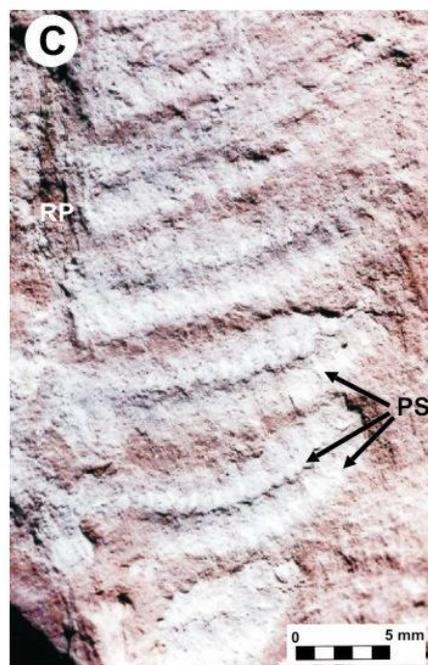
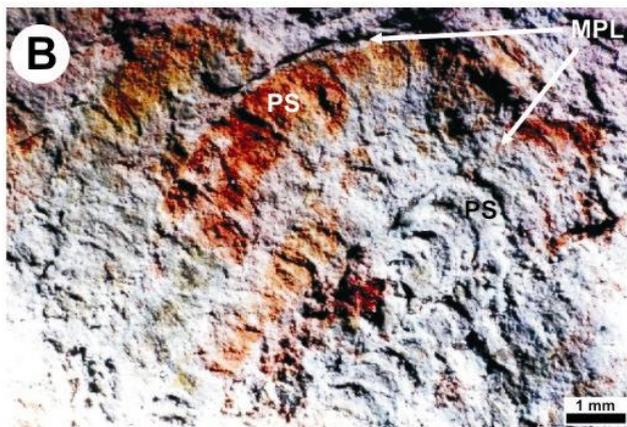
PRANCHA 7 – *Pecopteris anderssonii* BRONGNIART.: **A.** Detalhe de uma pínula do exemplar MHNC 12864, onde vê-se a raque da pina (RP) e a veia média (VM). Notar o padrão de venação bastante ramificado que confere o aspecto enrugado à superfície da pínula. A escala corresponde a um milímetro. **B.** Detalhe de uma pínula do exemplar MHNC 12860, onde vê-se também a raque da pina (RP) e a veia média (VM). A escala corresponde a um milímetro. **C.** Detalhe de uma pínula do exemplar MHNC 12860. Notar o enrugamento da superfície pinular. A escala corresponde a um milímetro.



PRANCHA 8 – *Pecopteris* sp. 1: **A.** Aspecto geral de fragmentos de pina do exemplar MHNC 12877, onde RP = ráque da pina. A escala está em milímetros. **B.** Detalhe de uma pina do exemplar mostrado em A, onde, RP = ráque da pina, MPI = margem das pínulas, VM = veia média e NL = nervura lateral. A escala corresponde a 1 mm. *Pecopteris* sp. 2: **C.** Aspecto geral de um fragmento de pina do exemplar MHNC 7755, onde RP = ráque da pina. A escala está em milímetros. *Pecopteris* sp. 3: **D.** Aspecto geral de uma pina do exemplar MHNC 12863, onde RF = raque da fronde, RP = ráque da pina e LP = lobos pinulares. A escala está em milímetros. *Pecopteris* sp. 4: **E.** Aspecto geral do exemplar MHNC 12874, onde RP = Ráque da pina e Pl = pínulas. A escala corresponde a um milímetro.



PRANCHA 9 – *Pecopteris* sp. 5: **A.** Aspecto geral de uma pina do exemplar URC PT 39/2A. A escala está em milímetros. **B.** Detalhe de algumas pínulas da pina mostrada em A, onde MP1 = margem das pínulas e PS = pseudo-sinângios. A escala corresponde a um milímetro. *Pecopteris* sp. 6: **C.** Aspecto geral de uma pina do exemplar MP-Pb 170, onde RP = raque da pina e PS = pseudo-sinângios. A escala corresponde a cinco milímetros. **D.** Aspecto geral de uma pina do exemplar MP-Pb 179B, onde PS = pseudo-sinângio. A escala corresponde a cinco milímetros. *Pecopteris* sp. 7: **E.** Aspecto geral de uma pina do exemplar MP-Pb 179A. Notar a forma lobulada de suas pinas. A escala corresponde a dez milímetros.



12. ANEXOS

Anexo 1 – Carta Estratigráfica Internacional adotada aqui. Disponível em:

