

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

“JÚLIO DE MESQUITA FILHO

CAMPUS DE RIO CLARO

INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS E CIÊNCIAS EXATAS - IGCE

ESTUDO DE MARATTIALES DA “FLORESTA
PETRIFICADA DO TOCANTINS SETENTRIONAL”
(PERMIANO, BACIA DO PARNAÍBA)

TATIANE MARINHO VIEIRA TAVARES

Orientadora: Prof^a. Dra. Rosemarie Rohn Davies

Tese de Doutorado elaborada junto ao Programa de Pós-Graduação em Geologia Regional - Área de Concentração em Geologia Regional, para obtenção do título de Doutora em Geologia.

RIO CLARO (SP)

2012

561 Tavares, Tatiane Marinho Vieira
T231e Estudo de marattiales da “Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional” (Permiano, Bacia do Paraná) / Tatiane Marinho Vieira Tavares. - Rio Claro : [s.n.], 2012
184 f. : il., figs., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas
Orientador: Rosemarie Rohn Davies

1. Paleobotânica. 2. Samambaias arborescentes. 3. Paleozoico Superior. 4. Formação Motuca. 5. Gondwana Ocidental. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof. Dr. Jefferson Prado

Divisão de Fitotaxonomia/Instituto de Botânica/São Paulo

Prof^a. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco

IG/UNICAMP/Campinas (SP)

Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

IG/Universidade Federal do Rio Grande do Sul/Porto Alegre (RS)

Prof. Dr. Joel Carneiro de Castro

IGCE/UNESP/Rio Claro (SP)

Prof^a. Dra. Rosemarie Rohn Davies

IGCE/UNESP/Rio Claro (SP)

"Efetivamente, não alcançaremos a libertação verdadeira sem abolir o cativeiro da ignorância no reino do espírito. É forçoso será observar que o conhecimento é um tipo de aquisição que exige de nós caridade para conosco, porque, se é possível sanar as deficiências do corpo pelas doações da beneficência, como sejam o alimento ao faminto e o remédio ao doente, a luz do espírito não se transmite nem por imposição, nem por osmose. Quem aspire a entesourar os valores da própria emancipação íntima, à frente do Universo e da Vida, deve e precisa estudar."

Emmanuel- 1965.

DEDICO ÀQUELES HUMILDES SERES QUE SE AVENTURAM
DETERMINADOS EM ALGUM CAMPO DA CIÊNCIA, ÁVIDOS POR
ADQUIRIR UM POUCO DE CONHECIMENTO PERANTE ESTE VASTO
UNIVERSO.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa para estudo (Processo-142210/2007-2).

À orientadora Rosemarie Rohn Davies pela atenção e confiança durante esses seis anos de convívio.

Ao Instituto Natureza do Tocantins (NATURATINS) pelo acesso à área de estudo.

Ao amigo Luis Gustavo, pela breve amostragem no mundo dos mortos, quero dizer, dos fósseis, do qual se pode obter inúmeras informações, as quais credibilizam a Ciência Paleontológica.

Ao amigo Robson Capretz pelas boas conversas nos trabalhos de campo em Tocantins e catalogação das amostras. Dias quentes aqueles...

Ao amigo Rodrigo Neregato (Sal) pelas risadas, trocas de ideias, companhia e tranquilidade...

Aos funcionários da biblioteca UNESP, sempre atenciosos, especialmente o João.

Ao funcionário Júnior, pelas dicas durante o manuseio dos equipamentos do Laboratório de Laminação no Departamento de Petrologia e Metalogenia do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da UNESP.

Ao desenhista Jaime Somera, do Instituto de Biociências da UNESP -Rio Claro.

À Sr. Suzana Rohn pelas traduções dos artigos em alemão.

Ao Sr. Robert Noll por conceder os exemplares de sua coleção particular para estudo.

Ao Sr. Prof. Ronny Röβler pela estadia no Museum für Naturkunde em Chemnitz, na Alemanha, pelas facilidades oferecidas para o estudo dos exemplares da coleção do mesmo museu.

Ao dedicado esposo Adolfo S. Melo, pelo incentivo, auxílio, carinho e muitíssima paciência. Amo muito.

À saudosa família.

ESTUDO DE MARATTIALES DA ‘FLORESTA PETRIFICADA DO TOCANTINS SETENTRIONAL (PERMIANO, BACIA DO PARNAÍBA)

RESUMO

O trabalho apresenta descrições morfo-anatômicas de samambaias arborescentes permianas (Marattiales) permineralizadas por sílica da Formação Motuca, Bacia do Parnaíba, no Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins, Norte do Brasil. Os fósseis compreendem caules, folhas férteis, estéreis e raques. Os caules classificam-se em *Tietea* ou *Psaronius*. Os primeiros são muito abundantes e, mesmo sem ápice preservado, podem chegar a 12 m de comprimento. É apresentada emenda à diagnose específica de *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 no que se refere ao desenvolvimento dos meristelos e à modificação gradual do estelo no sentido proximal-distal, de cilíndrico para quadrangular, analisando-se inúmeras seções transversais polidas em longas extensões de caules. Novos exemplares de *Psaronius arrojadoi* Pelourde, 1914 permitiram aprimorar os conhecimentos sobre a sua ontogenia e também substanciam uma emenda à diagnose específica. Na área de estudo, *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999 está mal representada, porém continua válida. *A priori*, não foram encontrados novos exemplares de *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872, que é a primeira espécie fóssil formalmente descrita no Brasil. Levantou-se a possibilidade de que esta espécie seja equivalente a porções mais basais dos caules de *Tietea singularis*, porém exemplares mais completos precisam ser encontrados. É introduzido o táxon *Fernia costata* gen. et sp. nov. para pinas e pínulas férteis preservadas tridimensionalmente que possuem duas fileiras de sinângios sésseis (cada um com três ou quatro esporângios) totalmente recobertos por longos e grossos lobos laterais do limbo foliar. Tais características distinguem *Fernia* das folhas férteis da Flora Euramericana designadas como *Scolecopteris* ou *Acitheca*. As pinas e pínulas estéreis foram identificadas apenas ao nível genérico como *Pecopteris* sp. I e *Pecopteris* sp. II. Finalmente, é proposta *Tocantinorachis buritiranaensis* gen et sp. nov. para designar raques fragmentadas que possuem estreita semelhança morfológica e anatômica aos caules *Tietea singularis*. Evidências sedimentares de clima relativamente seco na Bacia do Parnaíba e a tendência de aridização global durante o final do Paleozoico são corroboradas, em parte, pela extrema proteção dos sinângios contra ressecamento. Os caules estudados não apresentam claras feições xeromórficas, mas a ínfima diversidade

das assembleias fossilíferas e a altíssima proporção de *Tietea*, a despeito do inevitável viés tafonômico, sinalizam comunidades vegetais em desequilíbrio, possivelmente por estresse hídrico. Alternâncias marcadas de estações secas e úmidas podem ser inferidas pela própria preservação dos vegetais através da permineralização por sílica. As samambaias arborescentes provavelmente foram elementos oportunistas restritos a matas-galeria localmente um pouco mais úmidas. Ao contrário de alguns outros vegetais já estudados da Bacia do Parnaíba, as Marattiales não demonstram afinidade muito próxima aos representantes da Flora Euramericana. Esta conclusão estende-se inclusive às espécies de *Psaronius*, que é um gênero bastante comum no Hemisfério Norte. Por outro lado, *Psaronius arrojadoi* e principalmente *Tietea singularis* são espécies também conhecidas na Bacia do Paraná e, portanto, evidenciam que estas Marattiales lograram dispersão das baixas latitudes para mais altas no Gondwana Ocidental.

Palavras-chave: Samambaias arborescentes. Paleobotânica, Xeromorfismo, Paleozoico Superior, Formação Motuca, Norte do Brasil, Gondwana Ocidental, Paleofitogeografia

STUDY OF MARATTIALES OF THE PETRIFIED FOREST OF NORTHERN TOCANTINS (PERMIAN, PARNAÍBA BASIN)

ABSTRACT

This work presents morpho-anatomical descriptions of Permian silica-permineralized tree-ferns (Marattiales) from the Motuca Formation, Parnaíba Basin, in the Tocantins Fossil Trees Natural Monument, in North Brazil. The fossils are stems, fertile and sterile leaves and fern rachises. The stems belong to *Tietea* or *Psaronius*. The first ones are very abundant and, even without preserved apex, may reach 12 m in length. An emendation to the diagnosis of *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 is presented in relation to the meristele development and proximal-distal stele modification from cylindrical to quadrangular form, according to several polished sections of long stem intervals. New specimens of *Psaronius arrojadoi* Pelourde, 1914 improved ontogenetic knowledge and also substantiated an emended diagnosis. In the study area, *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999 is not well represented, but remains a valid species. *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872 corresponds to the first formally described fossil species from Brazil, but no additional equivalent stems were found. Possibly this species represents more basal parts of the *Tietea singularis* stems, but additional complete samples have to be collected. *Fernia costata* n. gen. et sp. is introduced for fertile pinnules and pinnae that have two rows of sessile synangia (each one with three or four sporangia) completely protected by curled thick linear long lobes of the leaf laminae. These characteristics distinguish *Fernia* from fertile leaves of the Euramerican Flora, namely *Scolecopteris* or *Acitheca*. The sterile pinnules and pinnae were identified only at the genus level as *Pecopteris* sp.I and *Pecopteris* sp.II. Finally *Tocantinorachis buritiranaensis* n. gen. et sp. is proposed to designate fragmented rachises with morphological and anatomical similarity to *Tietea singularis* stems. Sedimentary evidences of relatively dry paleoclimate in the Parnaíba Basin and the global aridization tendency during the Late Paleozoic are corroborated, in part, by the extreme protection of the synangia against dryness. The studied stems do not show clear xeromorphic features, but the general low plant diversity of the fossil assemblages and the very high proportion of *Tietea*, even considering taphonomic bias, may indicate that the plant community was at disequilibrium, possibly due to hydric stress. Marked alternations of wet and dry seasons may be inferred by the silica permineralization process in itself.

The tree ferns probably were opportunistic elements restricted to locally more humid riparian vegetation. Unlike other reported plants of the Parnaíba Basin, the Marattiales, including species of *Psaronius*, do not evidence a particularly close affinity to taxa of the Euramerican Flora. On the contrary, *Psaronius arrojadoi* and mainly *Tietea singularis* are also known in the Paraná Basin and thus evidence that these Marattiales dispersed from low to higher latitudes in the Western Gondwana.

Key-words: Tree-ferns, Paleobotany, Xeromorphism, Upper Paleozoic, Motuca Formation, North Brazil, Western Gondwana, Paleophytogeography

SUMÁRIO

1-Introdução.....	15
2-Objetivos.....	16
3- Bacia do Parnaíba e Monumento Natural da Árvores Fossilizadas do Tocantins.....	16
4- Registros paleobotânicos das formações Pedra de Fogo e Motuca.....	23
5- Materiais e métodos.....	26
5.1 Localização geográfica das ocorrências fossilíferas.....	26
5.2 Trabalho de campo.....	26
5.3 Trabalhos laboratoriais.....	29
6- Considerações paleogeográficas, paleoclimáticas e florísticas para o Eeopermiano..	30
7- Emergência das samambaias e licófitas.....	37
8- Aspectos ecológicos das samambaias e licófitas.....	41
9- Histórico das Marattiales.....	47
10- Folhas férteis paleozoicas associadas a Ordem Marattiales do Gondwana, Euramerica e Cataísia.....	52
10.1.1 <i>Scolecopteris</i>	54
10.1.2 <i>Eoangiopteris</i>	58
10.1.3 <i>Acaulangium</i>	59
10.1.4 <i>Zhutheca</i>	59
10.1.5 <i>Ptychocarpus</i>	60
10.1.6 <i>Danaeites</i>	60
10.1.7 <i>Acitheca</i>	60
10.1.8 <i>Myllaya</i>	61
10.1.9 <i>Pectinangium</i>	62
10.1.10 <i>Taiyuanitheca</i>	62
10.1.11 <i>Asterothea</i>	62
10.1.12 <i>Qasimia</i>	62
10.1.13 <i>Radstockia</i>	63
10.1.14 <i>Lobatopteris</i>	63
10.1.15 <i>Grandeuryella</i>	64
10.1.16 <i>Sydneia</i>	64
10.1.17 <i>Gemellitheca</i>	65
10.1.18 <i>Dizeugotheca</i>	65
11- Tipos estelares das samambaias fósseis do Tocantins.....	67
12- Caules de Marattiales fósseis.....	69
Referências bibliográficas.....	72
Capítulo 1: FOLHAS PETRIFICADAS EOPERMIANAS DE MARATTIALES NO GONDWANA NORTE-OCIDENTAL (BACIA DO PARNAÍBA, BRASIL).....	89

Capítulo 2: *TOCANTINORACHIS BURITIRANAENSIS* GEN. ET SP. NOV., DE SAMAMBAIAS ARBORESCENTES PERMIANAS (MARATTIALES) NO HEMISFÉRIO SUL (FORMAÇÃO MOTUCA, BACIA DO PARNAÍBA, NORTE DO BRASIL).....134

Capítulo 3: CAULES DE MARATTIALES PERMIANOS NO GONDWANA NORTE-OCIDENTAL (BACIA DO PARNAÍBA, BRASIL).....147

13-Conclusões.....182

Índice de figuras

Figura 1A- Bacias sedimentares do Meio-Norte segundo Góes (1995) e Góes & Coimbra (1996). B- Localização do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins (MNAFTO). Dias-Brito *et al.* (2007, 2009).....17

Figura 2- Coluna estratigráfica da Bacia do Parnaíba (modificado de GÓES & FEIJÓ, 1994).....18

Figura 3- Paisagem da região do MNAFTO, onde a parte inferior corresponde à Formação Motuca e as encostas dos morros, à Formação Sambaíba. Os topos dos platôs apresentam, em parte, basaltos da Formação Mosquito.....21

Figura 4- Mapa de localização do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins - MNAFTO e das fazendas onde ocorrem os fósseis vegetais.....26

Figura 5- Pina de *Fernia costata* gen. et sp. nov. disposta como amostra “rolada” sobre solo arenoso na Fazenda Buritirana, junto com seixos de arenito e sílica.....27

Figura 6- Caule de samambaia arborescente preservado em siltito, na Fazenda Buritirana.....28

Figura 7- Fragmentos de caules abundantes na Fazenda Buritirana (TO) rolados sobre o solo, sem manutenção da sua orientação original.....28

Figura 8- Paleogeografia da Pangea no Eo e Mesopermiano e a representação das províncias paleoflorísticas e dos domínios climáticos. Mapa baseado em Scotese (2009). Províncias florísticas segundo Chaloner & Meyen (1973), Chaloner & Lacey (1973), Meyen (1987) e Cleal & Thomas (1991), Ricardi-Branco *et al.* (2005) e Ricardi-Branco (2008).....32

Figura 9- Distribuição estratigráfica das samambaias (ROTHWELL & STOCKEY, 2008).....38

- Figura 10- Relação filogenética das principais linhagens de plantas vasculares conforme Pryer *et al.* (2001a).....40
- Figura 11- Samambaias terrícolas. *Cyathea dregei*-África do Sul. (LARGE & BRAGGINS, 2004).....41
- Figura 12A- Samambaia epífita. *Ananthacorus angustifolius*. B- Samambaia aquática. *Salvinia auriculata*. Escala 5,0 cm. Imagens obtidas respectivamente de Zuquim *et al.* (2008) e Xavier (2007).....42
- Figura 13- Ciclo intragametofítico de uma samambaia. Modificado de Gonçalves & Lorenzi, 2007.....44
- Figura 14- *Cyathea robusta*. Fronde bipinada. (LARGE & BRAGGINS, 2004).....46
- Figura 15A- Seção transversal do pecíolo *Stipitopteris*. Escala- 3 mm. Taylor *et al.* (2009), B- Seção transversal da raque de *Stewartiopteris* (STIDD, 1971).....47
- Figura 16- Morfologias de compressões de cicatrizes foliares apresentadas por Pfefferkorn (1976) e disposição nos caules de acordo com Taylor & Taylor (1993). A- *Caulopteris*, B- *Megaphyton*, C- *Hagiophyton*, D- *Artisophyton*.....48
- Figura 17- Raque da Formação Motuca no MNAFTO. A1- Superfície adaxial (TOF 278). Escala- 2 cm. B1- Detalhe da morfologia dos feixes vasculares dentro do córtex, escala -5 mm. B2- Anatomia de um feixe vascular mostrando xilema (a) e parênquima/esclerênquima (b), escala- 1 mm. B3- Secção longitudinal de um feixe vascular, a seta indica traqueídes do tipo escalariforme (x5).....48
- Figura 18- Filogenia dos gêneros da família Marattiaceae conforme informações moleculares e morfológicas (MURDOCK, 2008a,b).....50
- Figura 19 A-C- *Ptisana*- exibindo detalhes dos sinângios (A), base da pínula (B) e morfologia da venação da pínula (C). D-F- *Eupodium*- exibindo detalhes do sinângio bilateral pedicelado (D), sinângio pedicelado radial (E) e disposição dos sinângios na superfície abaxial (F) de D. G-I- *Marattia*- Detalhe do sinângio (G), disposição dos sinângios na superfície abaxial (H) e púlvinos (I). J-K- *Angiopteris*- Esporângio livre e soro alongado (J) e superfície abaxial com falsas veias laterais (K). L-M- *Danaea*- detalhe da deiscência esporangial apical na superfície abaxial da lâmina. N-O- *Christensenia*- sinângio circular (N) e venação reticulada na superfície abaxial da lâmina (O). Obtido de Murdock (2008b).....51
- Figura 20- Exemplos de variações morfológicas em espécies de *Scolecopteris*. A- *Scolecopteris latifolia*. B- Secção paradermal de *S. latifolia*, escala- 2 mm, C- *S.*

- parvifolia*, escala- 425 μm , D- *S. saharaensis*, escala- 335 μm (MILLAY, 1979; TAYLOR *et al.*, 2009).....57
- Figura 21A- Exemplos de variações morfológicas em espécies de *Scolecoperis*. A e B- *Scolecoperis elegans*, Alemanha, escalas-1 mm. C e D- *Scolecoperis* sp., Sardenha, escalas - 1 mm (imagens cedidas por Ralph Kretzchmar, em Chemnitz).....58
- Figura 22A- Secção transversal da pínula de *Eoangiopteris goodii* Millay, 1978. B- Secção paradermal da mesma espécie (MILLAY, 1978).....59
- Figura 23A- Morfologia esporangial de *Acitheca adaensis* Mapes & Schabilion, 1979. B- Morfologia pinular exibindo incisões na lâmina foliar. C- Secção transversal da pínula da mesma espécie (MAPES & SCHABILION,1979).....61
- Figura 24A- *Millaya tularosana* Mapes & Schabilion, 1979, visão abaxial. B- Disposição dos esporângios (MAPES & SCHABILION, 1979).....61
- Figura 25A- Organização dos sinângios de *Radstockia kidstonii* Taylor, 1967. B- Morfologia da pina da mesma espécie (TAYLOR, 1967).....63
- Figura 26A- *Grandeuryella renaultii* (STUR) Weiss emend. Lesnikowska & Galtier, 1992, morfologia pecopterídea, escala- 1 mm. B-Secção transversal da pínula exibindo a organização dos sinângios, escala- 1mm. (LESNIKOWSKA & GALTIER, 1992).....64
- Figura 27- Esquema da organização sinangial de *Sydneia manleyi* Pšenička *et al.*, 2003. Escala- 3 mm.....65
- Figura 28A- Pina estéril de *Dizeugotheca branisae* Arrondo, 1967. B- Pina fértil da mesma espécie (ARRONDO, 1967).....66
- Figura 29 A- *Psaronius blicklei*, estelo com dois ciclos. Escala 3,0 cm. B- *Psaronius simplex*, filotaxia dística. Escala 2,0 cm. C- *Psaronius blicklei*, em nível superior, com vários ciclos. Escala 2,0 cm (TAYLOR *et al.*, 2009).....69
- Figura 30 A- *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872. Escala 2,0 cm. B- *Psaronius arrojadoi* Pelourde emend. Herbst, 1985. Escala 2,0 cm. C- *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999. Escala 2,0 cm. D- *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987. Escala 3, 0cm (Herbst, 1987). D- *Tietea singularis* Solms-Laubach emend. Herbst, 1986. Escala 2,0 cm.....71

Índice de tabelas

- Tabela 1- Fitofósseis das formações Pedra de Fogo e Motuca.....25

Tabela 2- Fatores biológicos limitantes e vantajosos das monilófitas e licófitas nas relações com os ambientes. Adaptado de Page (2002).....	42
Tabela 3- Classificação das samambaias arbóreo-arbustivas modernas, conforme Smith <i>et al.</i> (2006).....	45
Tabela 4- Distribuição geográfica e estatigráfica de gêneros foliares férteis de samambaias do permo-carbonífero.....	53
Tabela 5- Tipos de estelos encontrados nas samambaias fósseis do Tocantins. Adaptado de Cronk (2009).....	68
Tabela 6- Trabalhos com Marattiales brasileiras.....	70

As figuras e tabelas dos capítulos 1, 2 e 3 não foram listadas.

1-Introdução

O presente trabalho é uma contribuição à identificação taxonômica de caules, raques e órgãos foliares de samambaias preservados tridimensionalmente (permineralizados por sílica) e encontrados em sedimentos permianos na Bacia do Parnaíba, norte de Tocantins. Os paleoambientes de vida e de preservação dos vegetais pertenceram a um amplo sistema fluvial relativamente plano, em condições climáticas provavelmente semi-áridas. Os depósitos fossilíferos são assinalados à base da Formação Motuca do Grupo Balsas.

A área de pesquisa situa-se entre Araguaína e Filadélfia na Unidade de Conservação Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins (MNAFTO). As samambaias estudadas provêm de três fazendas, ou melhor, três sítios fossilíferos (Peba, Andradina e Buritirana), dos quais apenas a Buritirana mostrou-se provedora de abundante material foliar e de raques.

O presente estudo rendeu-nos três manuscritos preliminares, apresentados como capítulos da presente tese, a serem traduzidos para a língua inglesa e submetidos à publicação.

O primeiro manuscrito refere-se a órgãos foliares de samambaias, tanto pinas e pínulas férteis, atribuíveis a *Fernia costata* gen. et sp. nov., quanto formas estéreis classificadas como *Pecopteris*. Os aspectos diagnósticos usados na classificação das folhas são criticamente analisados, abordando questões evolutivas e paleofitogeográficas. O trabalho inclui uma discussão sobre as feições xeromórficas observadas nos exemplares de Tocantins. Adicionalmente ao trabalho que será submetido à publicação, é apresentado um capítulo com a revisão dos órgãos foliares neopaleozoicos da literatura.

O segundo manuscrito trata de raques de samambaias, sendo interessante destacar-se que existem pouquíssimos trabalhos na literatura sobre o assunto. Um novo gênero e uma nova espécie são propostos aqui: *Tocantinorachis buritiranaensis*.

O terceiro trabalho descreve novos exemplares dos caules de samambaias *Psaronius arrojadoi* e *Tietea singularis* da Ordem Marattiales. São propostas emendas às suas diagnoses e outras modificações taxonômicas substanciadas por inúmeras seções polidas de uma nova coleção de amostras. Este trabalho também inclui considerações evolutivas, ontogenéticas, tafonômicas, paleofitogeográficas e paleoecológicas.

As samambaias arborescentes são os fósseis mais abundantes da “floresta petrificada” de Tocantins e facultam eventuais correlações com elementos da Flora *Glossopteris* preservados na Bacia do Paraná. Por outro lado, diversos outros fósseis vegetais de Tocantins sugerem afinidades mais próximas a elementos da Flora Euramericana (MUSSA & COIMBRA, 1987; RÖßLER & NOLL, 2002). Este fato motivou investigações na literatura

relacionada às Marattiales paleozoicas de todo o globo e dos assuntos paleofitogeográficos, discutidos ao longo da tese.

2-Objetivos

Em resumo, a presente tese cumpre os seguintes objetivos inicialmente propostos:

- a) Descrição morfo-anatômica das estruturas vegetativas e reprodutivas da associação foliar do MNAFTO, Município de Filadélfia (TO), Formação Motuca, colaborando na determinação taxonômica.
- b) Descrição morfo-anatômica dos caules e das raques de Marattiales do MNAFTO e sua classificação.
- c) Interpretação dos vegetais estudados em termos paleoecológicos, paleoclimáticos e paleofitogeográficos.

3- Bacia do Parnaíba e Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins

A emancipação do Estado do Tocantins é bem recente, foi efetivada em 5 de outubro de 1988. Até então, a respectiva área pertencia ao Estado de Goiás. A extensão territorial é de 278. 420, 70 km². Segundo o IBGE (censo de 2010), o estado tem 1.373.551 habitantes, distribuídos em 139 municípios. Vários são os aspectos naturais que merecem atenção naquele imenso território, porém contemplaremos aqui, a flora pretérita silicificada, que há muito se instalou nessa região e que desde o século 19 tem sido mencionada por pesquisadores estrangeiros e nacionais.

O registro sedimentar da Bacia do Parnaíba está restrito ao território brasileiro, ocupando uma área de 600 mil km² da região Nordeste e Norte do Brasil (VAZ *et al.*, 2007), nos estados do Pará, Maranhão, Tocantins, Piauí, Ceará e Bahia. Porém, a bacia deve ter alcançado originalmente o noroeste da África (DELLA FÁVERA, 1990; MILANI & THOMAS FILHO, 2000) (Fig. 1).

No Permiano da Bacia do Parnaíba, são encontrados macrovegetais silicificados. Estes constituem um importante registro florístico tropical-subtropical no Hemisfério Sul, tendo merecido a designação Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional - FPTS (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

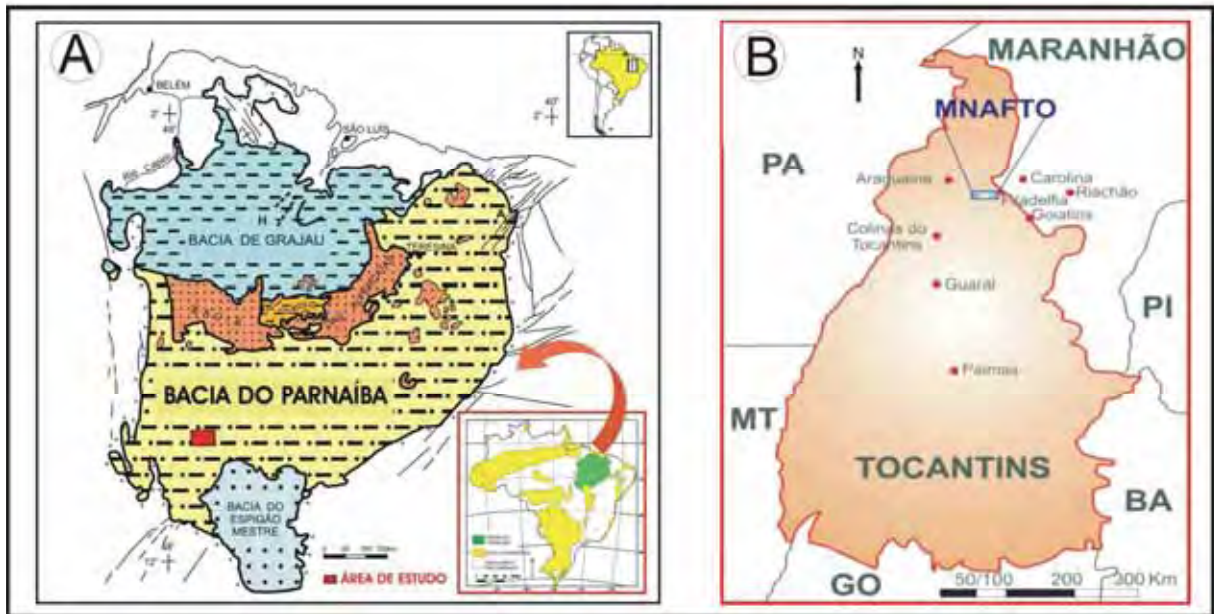


Figura 1A- Bacias sedimentares do Meio-Norte segundo Góes (1995) e Góes & Coimbra (1996). **B-** Localização do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins (MNAFTO). Dias-Brito *et al.* (2007, 2009).

As concentrações mais notáveis desses fósseis do norte do Tocantins incentivaram o estabelecimento da Unidade de Conservação de Proteção Integral: *Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins* (MNAFTO), em 4 de outubro de 2000 (Fig. 1). Conforme as especificações da Lei n.º 1.179 daquele ano, o Art. 3 assegura que o MNAFTO fique sob os cuidados do Instituto Natureza do Estado do Tocantins (NATURANTINS) em parceria com a Secretaria da Cultura (Lei n.º 1.179).

O MNAFTO situa-se na Amazônia legal, no município de Filadélfia, próximo à divisa com o Estado do Maranhão, ultrapassando 32 mil hectares (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ, 2010). É nessa área que a presente pesquisa se concentra (Fig. 1).

A propósito das investigações paleobotânicas realizadas neste trabalho, são brevemente caracterizadas as unidades litoestratigráficas da porção média do Grupo Balsas, onde as camadas fossilíferas estão incluídas (Fig. 2).

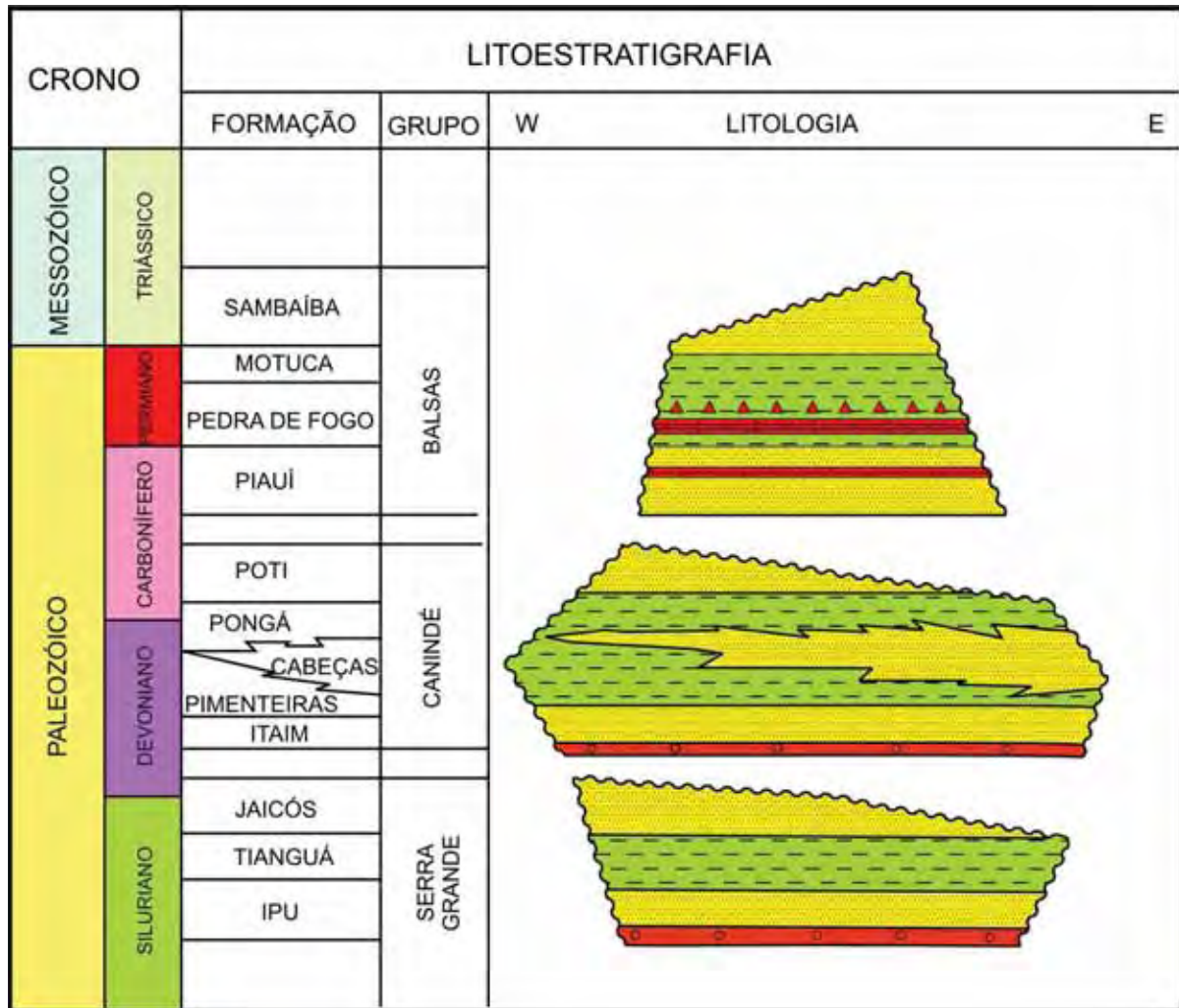


Figura 2- Coluna estratigráfica da Bacia do Parnaíba (modificado de GÓES & FEIJÓ, 1994).
 Legenda: ■ Arenito; ■ Folhelhos, siltitos e argilitos; ■ Carbonato; ▲▲ Sílex; ■ Arenito conglomerático; ~ Contato erosivo; / Contato brusco.

Formação Pedra de Fogo: proposta por Plummer (1948 *apud* LIMA & LEITE, 1978) em referência às “camadas ricas em chert e fósseis vegetais do gênero *Psaronius* ocorrentes no leito do riacho homônimo no Estado do Maranhão, entre Pastos Bons e Nova Iorque”.

Barbosa & Gomes (1957) reconheceram uma sedimentação cíclica para esta unidade. Conforme estes autores “a ciclicidade inicia com depósito arenoso com ou sem pedregulhos, seguido de sedimentos finos (siltitos, folhelhos, arenitos finos) e terminado por calcário com chert”.

É uma unidade permiana, com espessura máxima em torno de 190 m (PETRI & FÚLFARO, 1983), contendo uma variedade de rochas, sílex, calcário oolítico e pisolítico creme a branco, eventualmente estromatolítico, intercalado com arenito fino a médio amarelado, folhelho cinzento, siltito, anidrita e eventualmente, dolomito (VAZ *et al.*, 2007).

O contato inferior é concordante com a Formação Piauí e gradacional com a unidade sobrejacente, ou seja, a Formação Motuca (LIMA & LEITE, 1978).

A Formação Pedra de Fogo é dividida em três membros (inferior- Membro Sílex Basal, Médio e superior ou Membro Trisidela) conforme proposta de Faria Jr. (1979) e Faria Jr. & Truckenbrodt (1980) e mantida por Pinto & Sad (1986). Grosso modo, os membros seriam compostos por: Membro Inferior- clástico-químico; Membro Médio- clástico fino; Membro Superior-clástico-químico (PINTO & SAD, 1986).

A sedimentação da Formação Pedra de Fogo, como previamente exposto por autores como Lima & Leite (1978), Faria & Truckenbrodt (1980); Coimbra (1983), Pinto & Sad (1986) e Góes & Feijó (1994), sucedeu-se em ambientes marinhos rasos restritos, costeiros e continentais, sob clima predominantemente quente, com variações na umidade, sendo que os depósitos evaporíticos (gipsita e anidrita) e carbonáticos se acumularam quando a bacia apresentava balanço hídrico negativo.

Pinto & Sad (1986) mencionaram a ocorrência de restos de peixes e coquinas no Membro Médio e estruturas semelhantes a estromatólitos no Membro Inferior. Um dos fósseis mais importantes é o anfíbio arqueossaurídeo *Prionosuchus plummeri* Price, 1948, o qual seria indicativo de idade eopermiana (PRICE, 1948; BARBARENA, 1972). Mesner & Wooldridge (1964) e Cruz *et al.* (1972 *apud* SANTOS *et al.*, 1984) adotaram tal idade. No entanto, Barbarena & Daemon (1974) e Cox & Hutchinson (1991) sugeriram idade mais jovem para o anfíbio de acordo com a presença de algumas estruturas mais especializadas, entre elas, o rostro longo, comparável com o rostro de fósseis da Bacia do Paraná atribuídos ao Permiano Superior. Cabe ser comentado que a idade das camadas da Bacia do Paraná também é bastante debatida. Mais recentemente, o caráter do rostro dos anfíbios foi desconsiderado como um fator indicativo de idade, pois seria variável conforme o estágio ontogenético dos arqueossaurídeos (GUBIN, 1986 *apud* WERNEBURG & SCHNEIDER 1996). Esse fato, conforme salientado por Dias & Barbarena (2001), tem favorecido a retomada da idade eopermiana sugerida por Price (1948) e Barbarena (1972), tornando mais coerentes as interpretações paleozoogeográficas sobre a chegada e a migração desse grupo no Gondwana Ocidental.

As análises de palinórfos de dois poços situados respectivamente, em Carolina (MA) e Mangabeiras (MA), inferiram idade neopermiana para os folhelhos da porção superior do Membro Trisidela (DINO *et al.*, 2002). Entretanto, os próprios autores sugeriram

correlação com a Formação Flowerpot em Oklahoma, nos EUA, de idade eopermiana (Sakmariano-Artinskiano-Kunguriano) (LUCAS, 2004).

Os caules petrificados, inicialmente usados para definir a própria Formação Pedra de Fogo, devem pertencer, na realidade, à Formação Motuca (FARIA JR., 1979; FARIA JR. & TRUCKENBRODT, 1980; PINTO & SAD, 1986; DIAS-BRITO & CASTRO, 2005; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009). Essa “nova” concepção é justificada principalmente por aspectos sedimentológicos, e muito bem colocada por Pinto & Sad (1986): “*O topo da Formação Pedra de Fogo mostra rochas carbonáticas, em deposições aparentemente cíclicas (arenitos, siltitos e folhelhos calcíferos alternados com leitos de marga e sílex), com estratificação plano-paralela em escala de afloramento, ao passo que os arenitos (da Formação Motuca) mostram estratificação cruzada de porte médio, não são carbonáticos, estão silicificados na base e portam restos de madeiras petrificadas.*”

No presente trabalho é adotada tal proposta que posiciona os fitofósseis na Formação Motuca. Ocorrências de vegetais petrificados na posição de vida nas proximidades de Teresina (PI), supostamente na Formação Pedra de Fogo (CALDAS *et al.*, 1989; LIMA FILHO, 1998), precisam ser reinvestigadas.

Formação Motuca: é uma unidade erigida por Plummer 1948 (*apud* LIMA & LEITE, 1978). GÓES & FEIJÓ (1994) descreveram que a formação tem siltitos avermelhados e marrons, arenitos brancos finos e médios, anidrita branca e raros calcários, depositados em ambiente continental desértico, controlado por sistemas lacustres. Sua espessura alcança aproximadamente 300 m (PETRI & FÚLFARO, 1983; COIMBRA, 1983; GÓES & FEIJÓ, 1994).

Os únicos fósseis de origem animal, descritos por Mesner & Wooldridge (1964), são gastrópodes *Pleurotomari* sp. e alguns fragmentos de peixes *Paleoniscus* e *Elochtyis*. Os autores atribuíram-lhes idade neopermiana.

Conforme mencionado acima, Pinto & Sad (1986) contribuíram decisivamente no reconhecimento da posição estratigráfica dos vegetais petrificados. Apresentaram um dos mapas geológicos mais detalhados publicados para a região do MNAFTO, onde grandes extensões de arenitos e siltitos avermelhados ou creme, não carbonáticos, corresponderiam à Formação Motuca.

Dias-Brito & Castro (2005) e Dias-Brito *et al.* (2007, 2009) detalharam as descrições geológicas da região do MNAFTO, iniciando as pesquisas, que incluem a presente tese, vinculadas à UNESP-Rio Claro e pessoas associadas. A Formação Motuca, em termos geomorfológicos, corresponde às porções mais baixas do MNAFTO, com altitudes médias em

torno de 200-250 m. É sobreposta por arenitos eólicos da Formação Sambaíba, a qual aflora nas encostas dos grandes platôs ou mesetas da parte norte/nordeste da região até cerca de 500 m de altitude. O topo plano dos platôs, pelo menos no Morro do Justino, tem afloramentos de basaltos da Formação Mosquito (Fig. 3) (CAPRETZ, 2010).

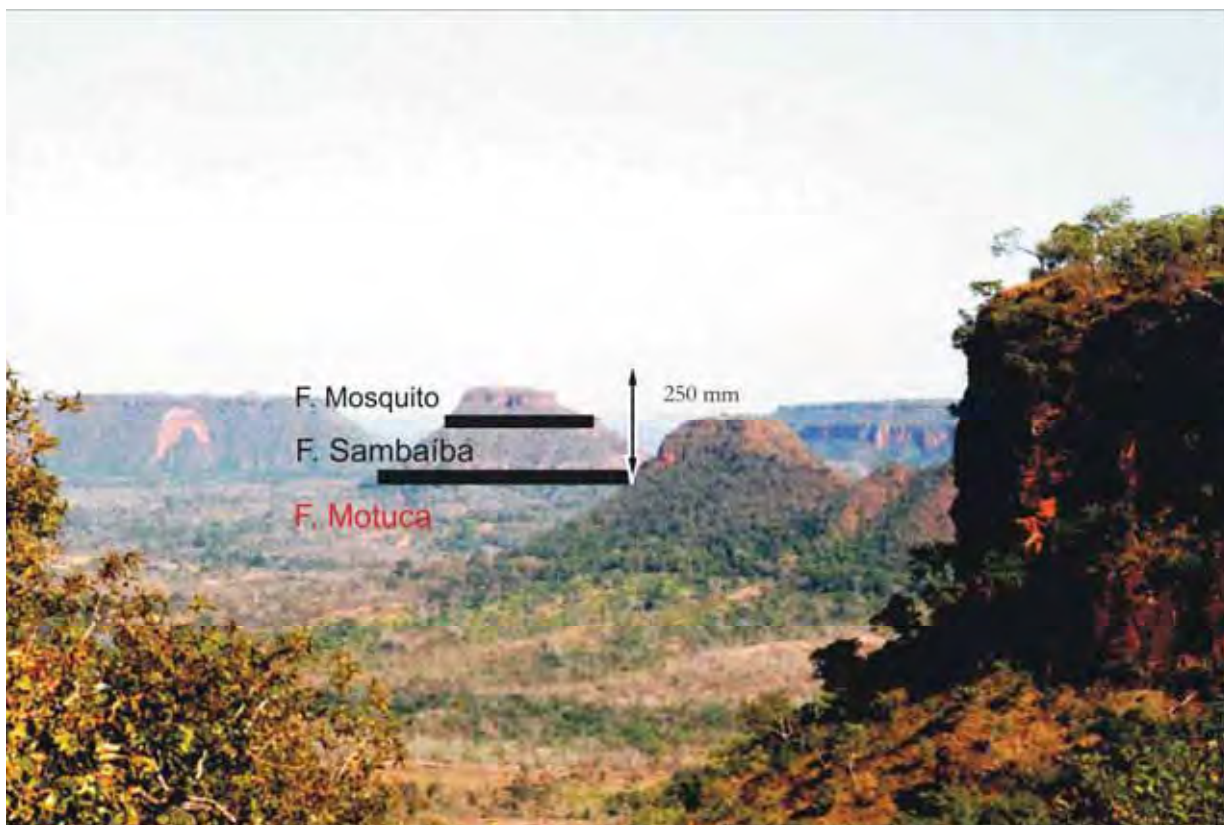


Figura 3- Paisagem da região do MNAFTO, onde a parte inferior corresponde à Formação Motuca e as encostas dos morros, à Formação Sambaíba. Os topos dos platôs apresentam, em parte, basaltos da Formação Mosquito.

Dias-Brito & Castro (2005) e Dias-Brito *et al.* (2007, 2009) apresentaram alguns perfis colunares da Formação Motuca no MNAFTO, os quais mostram predomínio de arenitos finos e secundariamente siltitos, interpretados respectivamente como depósitos de canais fluviais e de planícies de inundação. Em ambas as fácies ocorrem caules fossilizados. Pode haver uma capa de arenito silicificado em torno dos caules. Na parte superior da Formação Motuca na região do MNAFTO, acima dos arenitosossilíferos, ocorrem camadas de evaporitos (gipsita). No contexto da história deposicional do Grupo Balsas, iniciada com paleoambientes marinhos rasos e costeiros, a Formação Motuca representaria um crescente domínio continental com sistema fluvial, deltaico e lacustre (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

Rößler & Noll (2002) e Rößler (2006), além da caracterização dos vegetais fósseis da região do MNAFTO, interpretaram as litologias em termos de ciclos aluviais. A metade ou os três-quartos inferiores de cada ciclo (de um total de 10 m), corresponderiam a arenitos finos/muito finos com diversos tipos de estratificação cruzada, relacionados a canais fluviais. Haveria tendência granodrecrescente, mas normalmente sem clastos grossos na porção basal. Algumas camadas evidenciariam acresção lateral das barras fluviais, mas também ocorreriam diversos corpos areníticos empilhados com relações do tipo “corte e preenchimento”. Em tais arenitos ocorreriam fragmentos de caules geralmente pequenos. Os arenitos de canal estariam sobrepostos por arenitos muito finos e siltitos de planície de inundação, incluindo paleossolos com possíveis evidências de raízes. Em tais litologias estariam os caules de grande porte, muitas vezes depositados bem próximos aos locais de vida. Acima, apareceriam camadas de arenitos delgadas, parcialmente associadas com nódulos de sílica e camadas de conchas silicificadas, sugerindo ambiente lacustre temporário, com inundações e exposições. Rößler (2006) considerou que o melhor modelo para a associação de fácies seria o fluvial de alta sinuosidade. A direção média dos fluxos teria sido SW-NE.

Por ocasião do trabalho de campo realizado no âmbito da presente tese, houve colaboração para a obtenção de dados tafonômicos analisados por Capretz (2010). Nas fazendas Peba, Andradina e Buritirana, localizadas praticamente numa linha oeste-leste com extensão de ~32 km, os caules sugerem paleocorrentes preferenciais nos sentidos respectivamente leste, nordeste e sudeste. Na fazenda Andradina, onde há preservação de arenitos com estratificação cruzada, as paleocorrentes apontam para nordeste e secundariamente para sudeste. Portanto, em média, o sistema fluvial apresentava paleocorrentes no sentido leste. As diferenças nas direções das paleocorrentes refletem a sinuosidade dos canais, porém não devem ter existido meandros muito fechados, pois as direções são relativamente consistentes no âmbito de cada sítio fossilífero, com 1-2 km² de área. Capretz (2010) estimou que os fósseis ocorrem num intervalo vertical de pelo menos 20 m. Os processos de transporte e deposição dos caules provavelmente ocorreram apenas durante intensas tempestades e grandes inundações. Na Fazenda Buritirana, onde há maior quantidade de porções basais de caules, os vegetais podem ter simplesmente tombado, sem expressivo transporte (CAPRETZ, 2010).

Em áreas distantes do MNAFTO, as informações geológicas mais detalhadas disponíveis das formações Pedra de Fogo e Motuca encontram-se na tese de Lima Filho (1998). Numa escarpa na região de Sambaíba (MA), há uma grande exposição da Formação Motuca (altura > 250 m) composta por diversas camadas de arenitos finos a médios com

estratificação cruzada tangencial na base ou acanalada ou possível estratificação plano-paralela. Na parte superior da exposição aparecem algumas camadas de lamitos vermelhos, às vezes com bioturbação. As litologias do perfil representariam ambientes fluviais e lacustres. As paleocorrentes indicadas por estratificações cruzadas apontam preferencialmente para sudeste e para noroeste, porém as últimas podem estar relacionadas a paleoventos e não a canais fluviais. O sentido sudeste é coerente com os dados obtidos por Capretz (2010) no MNAFTO.

Lima Filho (1998) também abrangeu em seu trabalho poços da Petrobras. Em porções setentrionais e orientais/centrais da bacia, os intervalos atribuídos à Formação Motuca diferem significativamente do afloramento em Sambaíba, pois a proporção de arenitos é muito menor, a de pelitos é maior e ocorrem diversas camadas evaporíticas. Dadas as semelhanças entre as formações Pedra de Fogo e Motuca em tais poços, as posições dos contatos entre as unidades não podem ser facilmente estabelecidas. Os contatos foram totalmente reinterpretados por Lima Filho (1998), discordando daqueles originais nos perfis de poços da Petrobras. Lima Filho (1998) discriminou cinco sequências de quarta ordem para a Formação Motuca através das correlações entre os poços e posicionou os limites de sequências nas camadas evaporíticas. Diversos fatores poderiam ter governado as sequências, incluindo-se variações glácio-eustáticas (LIMA FILHO, 1998). Infelizmente, Lima Filho (1998) não registrou níveis de ocorrência de vegetais fossilizados nos perfis colunares e os dados apresentados são insuficientes para realizar correlações com os arenitos fossilíferos do MNAFTO. A ocorrência de diversos níveis de evaporitos na Formação Motuca, cuja acumulação eventualmente tenha sido coeva, em parte, à sedimentação no MNAFTO, reveste-se de grande importância pelas implicações climáticas e, portanto, florísticas.

4-Registros Paleobotânicos das formações Pedra de Fogo e Motuca

O trabalho pioneiro destinado à identificação de táxons vegetais na bacia do Parnaíba iniciou com a descrição formal de *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872, atribuído à Ordem Marattiales. Posteriormente, através da aquisição de novos exemplares, espécies novas foram propostas: *Psaronius arrojadoi* Pelourde, 1914 emend. Herbst, 1985, *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999 e *Tietea derbyi* Herbst, 1992.

A espécie *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 emend. Herbst, 1986 foi estabelecida inicialmente para os achados no Estado de São Paulo, na cidade de Tietê (Bacia do Paraná). A referida espécie recebeu maior amplitude geográfica no trabalho de Herbst (1986), quando este autor propôs emenda à diagnose do gênero e espécie, tendo por base

vários fragmentos de caules procedentes de vários estados brasileiros e depositados em diferentes coleções. Além da Bacia do Paraná, *Tietea singularis* exibia representantes na Bacia do Parnaíba. Adicionalmente, Röbller & Noll (2002) comprovaram a significativa presença da espécie junto a outros caules de samambaias na última bacia.

O registro de *Tietea* estende-se portanto, à Bacia do Paraná, em sedimentos de idade mesopermiana (Formação Corumbataí) (ROHN & RÖSLER, 2000; TAVARES, 2007; TAVARES *et al.* no prelo), mas recente investigação forneceu nova evidência do gênero em estratos eopermianos, na Formação Tatuí (Grupo Guatá) (CHAHUD & PETRI, 2009), podendo ser até mais antigos por estarem retrabalhados.

Quanto às folhas, estas tiveram um registro mais restrito. Dolianitti (1972), Röbller & Noll (2002), Vieira *et al.* (2003), TAVARES *et al.* (2008) e Tavares & Rohn (2009) assumiram possível associação das folhas estéreis às pecopterídeas. Para as folhas férteis, estas foram preliminarmente incluídas em *Scolecoperis* Zenker, 1837 emend. Stubblefield, 1984 (RÖBLER & NOLL, 2002; VIEIRA *et al.*, 2003; TAVARES *et al.*, 2008; TAVARES & ROHN, 2009).

Outros trabalhos de cunho científico emergiram, mas sempre baseados em fragmentos vegetais relativamente pequenos e suscitando influência da flora nórdica (COIMBRA & MUSSA, 1984; MUSSA & COIMBRA, 1987; CALDAS *et al.*, 1989; HERBST, 1985, 1986, 1992, 1999).

Os trabalhos recentes de Röbller & Galtier (2002a, 2002b, 2003) realizados com fitofósseis mais completos e localização precisa, parecem ter despertado o interesse da comunidade científica brasileira a realizar investigações daquela tafoflora.

A idade dos fósseis vegetais e da Formação Motuca permanece questionável. Herbst (1999) sugere idade eopermiana, Röbller & Galtier (2002a, 2002b, 2003) inferem idade permiana, relacionando os achados de Tocantins àqueles europeus. Até o momento, os únicos gêneros de samambaias sem correspondência aos euramericanos são *Tietea* e *Dernbachia*.

A seguir, segue o panorama dos macrovegetais fósseis na Bacia do Parnaíba (Tabela 1).

Tabela 1- Fitofósseis das formações Pedra de Fogo e Motuca.

Afinidade botânica	Táxon	Órgão					Forma de vida		Referência	Outras ocorrências do gênero
		Caudex	Folha estéril	Folha fértil	Raiz	Plântula	Plantas arbóreas/ herbáceas	Plantas herbáceas		
Marattiales	<i>Psaronius brasiliensis</i>	X					X		Brongniart (1872); Pelourde (1912)	Bacia do Paraná (Brasil), Alemanha, França, USA, China
	<i>Psaronius arrojadoi</i>	X					X		Pelourde (1914); Herbst (1985); Neste estudo	
	<i>Psaronius sinuosus</i>	X					X		Herbst (1990); Röbber & Noll (2002)	
	<i>Tietea singularis</i>	X					X		Herbst (1986); Röbber & Noll (2002); Neste estudo	Bacia do Paraná (Brasil)
	<i>Tietea derbyi</i>	X					X		Herbst (1992)	
	<i>Fernia costata</i> gen. et sp. nov.		X				X		Neste estudo	Bacia do Parnaíba (Brasil)
	<i>Pecopteris</i> sp. I e II	X					X		Neste estudo	Cosmopolita
<i>Tocantiorachis buritiranaensis</i> gen. et sp. nov.			X			X		Neste estudo	Bacia do Parnaíba (Brasil)	
Filicales	<i>Grammatopteris freitasii</i>	X					X		Röbber & Galtier (2002a)	Alemanha e França
	<i>Dembachia brasiliensis</i>	X					X		Röbber & Galtier (2002b)	Bacia do Parnaíba (Brasil)
	<i>Botryopteris nollii</i>	X		X		X		X	Röbber & Galtier (2003)	Alemanha, França, Bélgica, USA, China
Samambaia ou Pteridosperma?	<i>Araguainorachis simplissima</i>			X	X		?	?	Mussa & Coimbra (1987)	Bacia do Parnaíba (Brasil)
Calamitaceae	<i>Arthropitys cacundensis</i>	X					X		Coimbra & Mussa (1984)	Províncias Florísticas Euramericana e Angariana
	<i>Arthropitys</i> sp.	X					X		Röbber & Noll (2002)	
Sphenophyllales	<i>Sphenophyllum</i> sp.	X						X	Röbber & Noll (2002)	Cosmopolita
Cordaitales? Coniferales?	<i>Dadoxylon</i> sp.	X					X		Röbber & Noll (2002)	
Cordaitales	<i>Amyelon bieloi</i>					X	?	?	Coimbra & Mussa (1984)	França, Inglaterra, USA, China
Cordaitales?	<i>Carolinapitys maranhensis</i>	X					?	?	Coimbra & Mussa (1984)	Bacia do Parnaíba (Brasil)
Pteridospermales?	<i>Cyclomedulloxylon parnaibense</i>	X					X		Mussa & Coimbra (1987)	Bacia do Parnaíba (Brasil)
Pteridospermales (Cycadoxyleae)	<i>Cycadoxylon brasiliense</i>	X					X		Mussa & Coimbra (1987)	Cosmopolita
	<i>Teresinoxylon euzebioi</i>						X	X	Caldas et al. (1989)	Bacia do Parnaíba (Brasil)

5-Materiais e métodos

5.1 Localização geográfica das ocorrências fósseis

Os fósseis analisados foram coletados no MNAFTO, Município de Filadélfia, norte do Estado do Tocantins, entre os centros urbanos de Araguaína e Filadélfia, nas proximidades da rodovia TO-222, em áreas pertencentes a três fazendas (Fig. 4):

- Fazenda Peba: coordenadas UTM 23M 0173756 m E /9178658 m N, na porção oeste; com abundantes caules de samambaias arborescentes;
- Fazenda Andradina: coordenadas UTM 23M 0186108 m E /9173864 m N, na região central do Monumento, próxima ao Distrito de Bielândia, com relativa diversidade de caules, incluindo esfenófitas e gimnospermas, além das samambaias arborescentes.
- Fazenda Buritirana: coordenadas UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N, na porção leste do MNAFTO, onde são encontrados abundantes caules, além de folhas, pecíolos e raques.

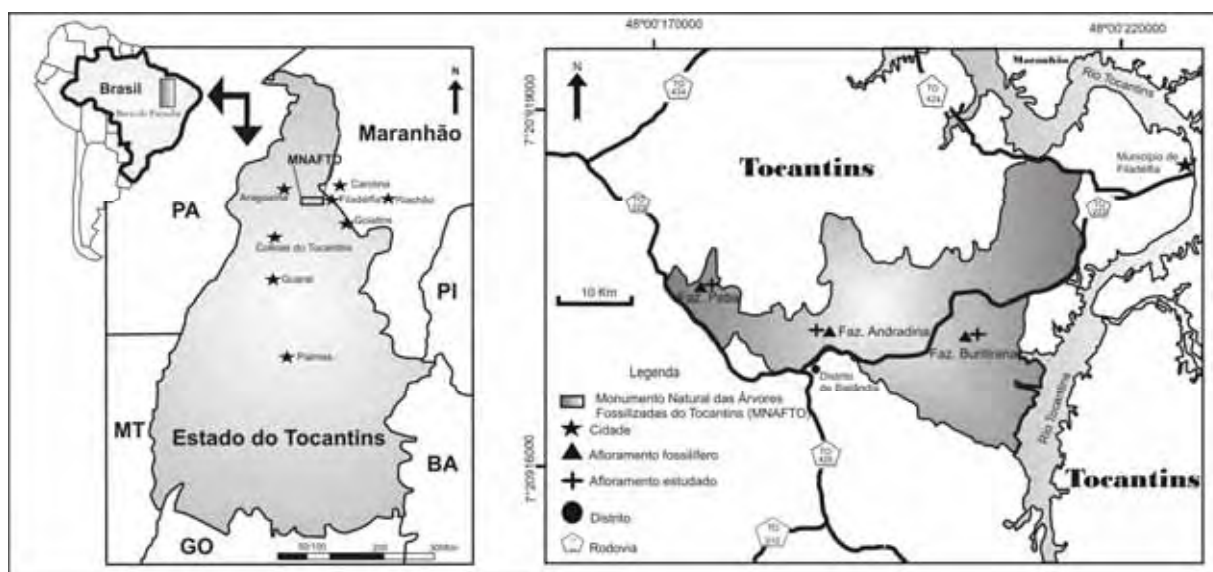


Figura 4- Mapa de localização do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins - MNAFTO e das fazendas onde ocorrem os fósseis vegetais.

5.2 Trabalhos de campo

No âmbito da presente tese, foram realizados trabalhos de campo durante cerca de 20 dias na área de estudo para a coleta de fósseis e descrições tafonômicas. Outros fósseis, coletados anteriormente, também estão sendo usados no presente trabalho.

As pinas e pínulas férteis permineralizadas por sílica e alguns espécimes conservados como impressões foram encontrados isolados e dispersos sobre o solo, em arenitos, ou mais

raramente sobre um manto arenítico que envolve alguns caules, porém sem relação orgânica (Fig. 5).



Figura 5- Pina de *Fernia costata* gen. et sp. nov. disposta como amostra “rolada” sobre solo arenoso na Fazenda Buritirana, junto com seixos de arenito e sílica.

Os caules jazem horizontalmente em arenitos ou siltitos (Figs. 6 e 7) ou mais frequentemente sobre o substrato, tendo mantido ou não a direção que apresentavam no depósito sedimentar. Esta questão tafonômica é discutida em detalhe por Capretz (2010), o qual desenvolveu seu trabalho paralelamente ao presente estudo morfo-anatômico das Marattiales. Houve colaboração em seu trabalho na medição dos caules quanto ao tamanho e orientação.

Muitos caules que jazem livremente sobre o substrato são bastante longos, podendo ultrapassar 10 m de comprimento. Nos trabalhos de campo todos os caules maiores que 1,0 m foram medidos, georreferenciados e preliminarmente identificados, somando-se um total de 178 caules nas três fazendas. As análises de Capretz (2010) para determinar os sentidos médios das paleocorrentes levaram em consideração apenas os caules mais longos que 2 m, pois os menores, dispostos livremente sobre o solo podem ter sido deslocados durante enxurradas ou outros fatores. A figura 7 mostra um local da Fazenda Buritirana com grande

abundância de fragmentos de caules provavelmente remobilizados, não considerados nas medições.



Figura 6- Caule de samambaia arborescente preservado em siltito, na Fazenda Buritirana.



Figura 7- Fragmentos de caules abundantes na Fazenda Buritirana (TO) rolados sobre o solo, sem manutenção da sua orientação original.

5.3 Trabalhos laboratoriais

Após a limpeza do material, às vezes com o auxílio de agulhas, tanques de ultrassom e outros equipamentos, tanto os caules, como as folhas foram submetidos a diversos cortes com serras diamantadas e cada superfície foi polida. Foram realizados diversos cortes transversais em um caule de *Tietea* com 4,5 m de comprimento, com espaçamentos de poucos centímetros, visando observar as feições dos feixes vasculares ao longo de sua extensão.

Os procedimentos de corte e polimento foram realizados, em grande parte, pela própria doutoranda no Laboratório de Laminação no Departamento de Petrologia e Metalogenia do Instituto de Geociências e Ciências Exatas da UNESP- Rio Claro. Foram realizadas algumas tentativas de polimentos em marmorarias na região.

Devido ao pequeno tamanho das pínulas, elas foram impregnadas em blocos de resina, e submetidas à laminação petrográfica e seções polidas orientadas longitudinal e transversalmente para a observação de feições anatômicas das lâminas foliares e dos sinângios.

As seções polidas, tanto das folhas, quanto dos caules, dispensaram a confecção de lâminas petrográficas, pois as células podem ser reconhecidas até em três dimensões nas observações ao estereomicroscópio de luz refletida com aumentos de 10 a 100 x. Apresentam a vantagem de que uma área bem maior pode ser observada em comparação às lâminas petrográficas.

Detalhes da morfologia externa dos esporos preservados *in situ* foram analisados através de Microscopia Eletrônica de Varredura-MEV. Duas pínulas tiveram parte dos lobos removidos manualmente para esquematizar as venações medianas e laterais com o uso do estereomicroscópio Leica (x 100).

Todas as amostras foram fotografadas com câmara digital Canon acoplada ao estereomicroscópio ou câmara normal para os fósseis com as maiores dimensões. As melhores amostras foram desenhadas com o auxílio de câmara clara acoplada ao estereomicroscópio.

As amostras estão armazenadas no Departamento de Geologia Aplicada, em salas sob responsabilidade da orientadora. Todas as amostras foram numeradas, usando-se a sigla TOF. Por ocasião da publicação dos trabalhos, elas devem receber a numeração definitiva da Coleção Paleontológica da UNESP (Museu de Paleontologia e Estratigrafia Prof. Dr. Paulo Milton Barbosa Landim) ou a numeração de coleção paleontológica de alguma instituição do Tocantins, se houver a determinação oficial de que as amostras devam retornar ao Estado de origem.

Algumas amostras analisadas encontram-se no acervo do Museu de História Natural de Chemnitz, Alemanha, onde foi realizado um estágio de dois meses, sob a supervisão do Dr. Ronny Rößler, e na coleção particular do Sr. Robert Noll, também na Alemanha.

6- Considerações paleogeográficas, paleoclimáticas e florísticas para o Eopermiano

Ao se considerar a deriva continental no âmbito da tectônica de placas, devemos estar conscientes dos inúmeros fatores abióticos (clima, topografia, circulação oceânica e atmosférica e tectônica) que em maior ou menor escala exerceram contínua influência no estabelecimento e desenvolvimento das comunidades bióticas, e que os deslocamentos das placas tectônicas permitiram também consideráveis migrações florísticas intra ou inter-provincianas.

No final do Paleozoico, houve convergência e colisão de diversas placas tectônicas, especialmente do Gondwana com terrenos do Hemisfério Norte, originando-se o supercontinente Pangea, banhado a leste, nas baixas latitudes, pelo Mar de Tétis (Fig. 8). As colisões nas bordas de placas desencadearam a formação de cadeias de montanhas que são conhecidas no leste da América do Norte como Montanhas Apalachianas, na Rússia européia como Montes Urais, sul da Europa com a orogenia Variscaniana (Hercyniana) e no Norte da África com a cadeia Mauritanídea (LUCAS *et al.*, 2006; HMICH *et al.*, 2006).

Do Neocarbonífero ao Eopermiano, as terras emersas experimentaram significativas mudanças climáticas, com gradiente de temperatura variando de trópicos quentes a pólos gelados (LUCAS *et al.*, 2006). Intervalos glaciais atingiram a porção sul do Gondwana no Eopermiano, e uma tendência global de aridização iniciada no Neocarbonífero é constatada em diversas bacias europeias, norte-americanas e no norte da África, com períodos mais curtos de umidade (LUCAS *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006; DIMICHELE *et al.*, 2006).

Embora muitos autores sejam partidários da existência de pelo menos quatro províncias paleoflorísticas no auge do Neopaleozoico, outros são desfavoráveis a essa opinião, pelo menos em determinados intervalos estratigráficos, e consideram a flora Cataísica (norte da China) como uma extensão da Euramericana (HAVLENA, 1970 *apud* HILTON & CLEAL, 2007; HILTON & CLEAL, 2007; CHALONER & CREBER, 1988; FLUTEAU *et al.*, 2001).

A despeito das opiniões divergentes, consideramos as concepções de Cleal & Thomas (1991) e Berthelin *et al.* (2003): Província Gondwânica- parte deste enorme supercontinente encontrava-se em paleolatitudes médias-altas no Hemisfério Sul e sob influência

glacial/interglacial e pós-glacial durante o Eopermiano (América do Sul, Arábia, Madagascar, Índia, sul do Tibete, Nova Guiné, Austrália e Antártica); Província Angárica - situada entre paleolatitudes médias a altas no Hemisfério Norte (leste dos Urais, Sibéria, Mongólia); Províncias Cataísica (China, Japão, Coreia e Indochina) e Euramericana (América do Norte, leste e oeste da Europa), ambas posicionadas em latitudes baixas, equatoriais a tropicais (Fig. 8).

O desacordo de opiniões tem como motivo a sobreposição de elementos florísticos de diferentes províncias (DENG *et al.*, 2009; RICARDI-BRANCO 2008; HILTON & CLEAL, 2007; KERP *et al.*, 2006; RICARDI-BRANCO *et al.*, 2005, 1999; BERTHELIN *et al.*, 2003; FLUTEAU *et al.*, 2001; ODREMAN & RICARDI, 1992, HILL *et al.*, 1985), o que nos incita a refletir sobre as condições climáticas e físicas do ambiente, os processos de migração, a distribuição espacial e temporal dos grupos, bem como o refinamento do posicionamento das áreas emersas.

Certas reflexões foram comentadas por alguns autores: a) Hilton & Cleal (2007) utilizaram os dados paleobotânicos das floras Euramericana e Cataísica (norte da China) no intervalo Pensilvaniano-Eopermiano e auxiliados por distintos métodos de comparação, concluíram não haver distinção florística significativa entre essas duas regiões; além disso, aventaram a possibilidade de uma conexão terrestre entre o bloco norte da China e o cráton russo, opondo-se aos modelos paleogeográficos tradicionais; b) Berthelin *et al.* (2003), após o levantamento da paleoflora mista (elementos gondwânicos, cataísicos e euramericanos) de Oman, sugeriram que a placa arábica deveria estar posicionada em latitudes tropicais durante o Artinskiano-Wordiano por conter elementos do sul da China.

Essa formidável associação de elementos de várias províncias tem sido objeto de estudo de muitos pesquisadores (PHILLIPS *et al.*, 1974; PFEFFERKORN & THOMSON, 1982; FLUTEAU *et al.*, 2001; SCHNEIDER *et al.*, 2006; DIMICHELE *et al.*, 2006, 2009; POULSEN *et al.*, 2007), os quais extrapolam o campo da paleobotânica, buscando novos recursos para compreender tal dinâmica.

Nos protocolos de pesquisas paleoflorísticas mais avançados, sugere-se investigar primeiro esporos/grãos de pólen, depois os macrovegetais, distinguindo-se as preservações como impressões/compressões das permineralizações. São notificadas as diferenças no *ranking* dos grupos (pteridospermas, esfenófitas, licófitas, cordaitales e samambaias) e os tipos de ambientes das comunidades paleoflorísticas (com sedimentação clástica e aqueles formadores de carvão), seguindo-se breves considerações sobre os climas e suas variações (PHILLIPS *et al.*, 1974; PFEFFERKORN & THOMSON, 1982).

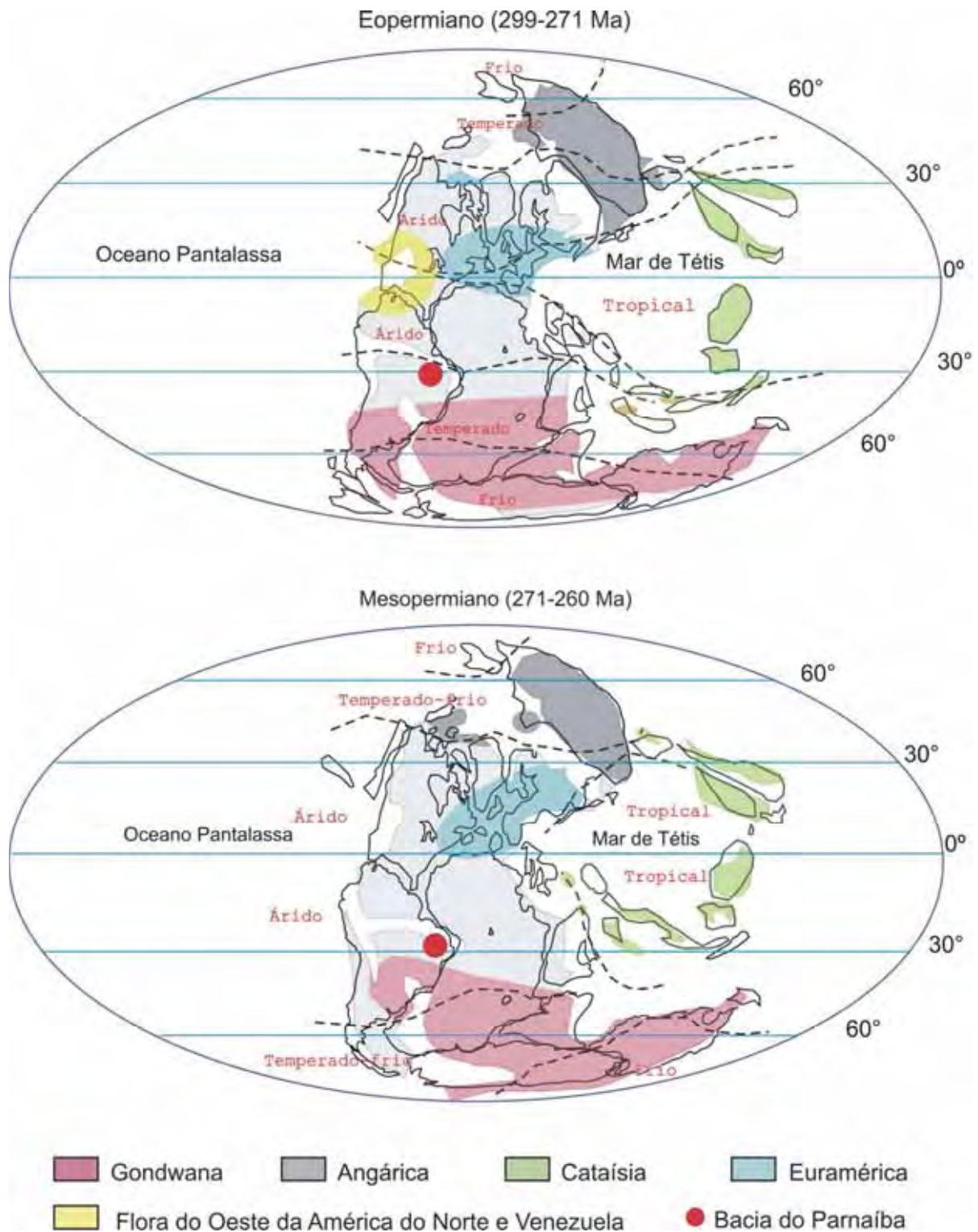


Figura 8- Paleogeografia da Pangea no Eo e Mesopermiano e a representação das províncias paleoflorísticas e dos domínios climáticos. Mapa baseado em Scotese (2009). Províncias florísticas segundo Chaloner & Meyen (1973), Chaloner & Lacey (1973), Meyen (1987) e Cleal & Thomas (1991), Ricardi-Branco *et al.* (2005) e Ricardi-Branco (2008).

O passo seguinte refere-se à investigação dos fatores que desencadearam as alterações climáticas (orogenias, deslocamento dos continentes, glaciações, mudanças no modelo da circulação atmosférica e oceânica) e a identificação dessas alterações nos sedimentos através de análises sedimentológicas, geoquímicas, mineralógicas e paleoecológicas (DIMICHELE *et al.*, 2006, 2009; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006; TABOR & MONTAÑEZ, 2002, TABOR *et al.*, 2002; REES *et al.*, 1999).

Finalizando, as interpretações dos dados coligidos podem ou não corroborar opiniões pré-estabelecidas.

No Brasil, a mobilização dos pesquisadores desde a década de 40 tem reunido frutíferas conquistas na interpretação da evolução da flora gondwânica ocidental permocarbonífera (READ, 1941; DOLIANITI, 1946, 1948; RÖSLER, 1978b; ROHN & RÖSLER, 1987; RICARDI & RÖSLER, 1994; IANNUZZI & RÖSLER, 2000; MUNE & BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 2007; e outros).

As investigações revelam o domínio de três floras sucessivas durante o Neopaleozoico na região que engloba a Bacia do Paraná: *Archaeosigillaria-Lepidodendropsis-Freguellia* no Eocarbonífero, *Nothorhacopteris* e Euramericana no Neocarbonífero, *Glossopteris* e Euramericana no Eopermiano. As duas últimas floras evidenciam a imigração de gêneros equatoriais euramericanos, comprovando um aquecimento climático gradual que esteve relacionado, em parte, à movimentação da placa gondwânica para latitudes mais baixas (RICARDI & RÖSLER, 1994; IANNUZZI & RÖSLER, 2000; IANNUZZI & PFEFFERKORN, 2002; BERNARDES-DE-OLIVEIRA *et al.*, 2005, e outros). Floras subsequentes, a partir do final do Eopermiano até o final do período, denotam aumento de aridez através da diminuição geral das dimensões dos limbos foliares e dos portes dos vegetais, a diminuição da diversidade, corroboradas por diversas características litológicas (*e.g.*, RÖSLER, 1976; ROHN & RÖSLER, 1987, 1989; ROHN, 1994, 2007; TAVARES & ROHN, 2009).

Conforme Ricardi & Rösler (1994), a porção norte do Gondwana encontrava-se em latitudes baixas durante o Eopermiano, na zona climática tropical a subtropical, em proximidade com a flora euramericana, diferindo da porção centro-sul (Gondwana austral), onde ainda prevaleciam temperaturas relativamente mais baixas. Essa concepção baseia-se nas assembléias florísticas encontradas na Venezuela, Argélia e Marrocos (ODREMAN & RICARDI, 1992; RICARDI & RÖSLER, 1994; RICARDI *et al.*, 1999, 2005; RICARDI-BRANCO, 2008). Os registros das tafofloras permocarboníferas mais antigas destas regiões consistem de gêneros afins aos da flora setentrional, provavelmente de condições úmidas; os

mais jovens, no caso da Venezuela, exemplificam a mudança de vegetação, sob influência de condições mais secas, e estreita relação com a gigantopterídea *Delnortia* do centro e sudoeste dos EUA. Em nenhum dos casos foram encontrados elementos da Flora *Glossopteris*.

Existe comum acordo entre os pesquisadores que, nas regiões tropicais banhadas pelo Mar de Tetis, a partir do Neocarbonífero, aumentou a sazonalidade climática, controlada por sistema de monções, além da tendência à aridização da Euramérica, mas ainda com curtos períodos de umidade (PARRISH, 1993; REES *et al.*, 1999; GIBBS *et al.*, 2002; TABOR & MONTAÑES, 2002; DIMICHELE *et al.*, 2006; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006; POULSEN *et al.*, 2007). A vegetação xerófila até então incipiente e normalmente subordinada às regiões extrabasinais, passou a dominar nas terras baixas, compartilhando ambientes com uns poucos elementos remanescentes das floras “sempre úmidas” (DIMICHELE *et al.*, 2006; HMICH *et al.*, 2006). O sistema de monções, pela definição usual, é um regime climático com duas estações definidas: verões úmidos (chuvosos) e invernos secos, controlados por ventos que sopram do mar para o continente no verão e do continente para o mar no inverno (WEBSTER, 1987).

Porém, permanecem as interrogações a respeito dos fatores que influenciaram as modificações climáticas do final do Paleozoico. Vários trabalhos apontam as supostas causas, que por sinal são bem diversas, como o deslocamento da super-massa continental em direção ao norte, as glaciações e deglaciações no Gondwana, que por sua vez interferiram no nível glácio-eustático marinho, na circulação das águas oceânicas e nos subseqüentes efeitos atmosféricos como na precipitação de chuvas/neve, deslocamentos da Zona de Convergência Intertropical (ZCI) no interior dos continentes, intensidade da manifestação das monções, adicionalmente modificados de acordo com a presença de barreiras orográficas, que neste caso podem ter condicionado sombras de chuva, entre outros parâmetros (PARRISH, 1993; REES *et al.*, 1999; GIBBS *et al.*, 2002; TABOR & MONTAÑES, 2002; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; POULSEN *et al.*, 2007).

De forma sucinta, Schneider *et al.* (2006) e Roscher & Schneider (2006) consideraram os seguintes aspectos na gradual aridização da Europa Central: 1) houve deslocamento do norte do continente Pangea a um cinturão climático seco; 2) ocorreu gradual fechamento do Oceano Rheico, o que causou expansão dos ambientes áridos-semi-áridos no Eo-Mesopermiano; 3) o final da glaciação gondwânica reestruturou a circulação oceânica, levando correntes de água fria à porção oeste da Pangea Setentrional e bloqueando a umidade que vinha desta região. Schneider (2006), ao contrário de vários outros (*e.g.*, GOLONKA & FORD, 2000), consideraram que não existiu um cinturão de montanhas trans-pangeano, pois

as máximas elevações de 2000 m em cada região foram atingidas diacronamente. A Orogenia Hercyniana não teria constituído uma barreira leste-oeste e a Zona de Convergência Intertropical estava amplamente deslocada, condicionando quatro estações bem marcadas na região equatorial (verão/inverno-secos e primavera/outono-úmidos), além do forte sistema de monções.

Na Bacia do Parnaíba, conforme anteriormente comentado, condições relativamente secas durante o Permiano são amplamente sugeridas pelos evaporitos abaixo e acima dos depósitos fossilíferos da região do MNAFTO e em mais níveis de outras áreas da bacia. Cabe observar que as bacias do Solimões e do Amazonas tiveram acumulação muito maior de evaporitos (PETRI & FÚLFARO, 1983), talvez por causa da maior disponibilidade de água salgada para evaporação (tendo em vista a ligação ao oceano, via oeste) ou também por condições bem mais secas na porção mais ocidental do Gondwana ou Pangea. De qualquer modo, apenas mais tarde instalou-se um sistema deposicional realmente desértico na Bacia do Parnaíba, com a Formação Sambaíba, de idade triássica (GÓES & FEIJÓ, 1994).

Assim, pelo menos durante certo tempo, a Bacia do Parnaíba constituiu uma exceção na tendência geral de aridização? Uma hipótese é considerar que chuvas sazonais por controle de monções tenham alcançado a bacia, apesar da grande distância do Mar de Tétis. É necessário admitir que ainda se conhece muito pouco a respeito das extensas áreas situadas fora das bacias sedimentares. Por exemplo, Godoy *et al.* (2010), através do método de traços de fissão, concluiu que existiram áreas muito elevadas a nordeste da Bacia do Parnaíba durante o Eocarbonífero e no Neotriássico, em terrenos tradicionalmente considerados como tendo sido tectonicamente estáveis no Gondwana Ocidental. Da mesma forma, são surpreendentes as novas evidências paleontológicas de que grandes áreas interiores do Brasil devam ter sido ocupadas por mares durante o “Mesocretáceo”, admitindo-se a possibilidade de ligação com o Oceano Pacífico (ARAI, 2000). Estas inesperadas informações abrem a perspectiva de que o paleoclima interpretado para a Bacia do Parnaíba não precisa obrigatoriamente satisfazer os atuais paradigmas. No momento, não parecem existir argumentos contrários à hipótese das monções. Inclusive o processo de permineralização dos vegetais é explicável em termos de sazonalidade (MATYSOVÁ *et al.*, 2010).

Matysová *et al.* (2010) propuseram a análise mineralógica de caules permineralizados encontrados sob diferentes circunstâncias: ambientes fluviais e aqueles sob influência vulcânica. Conforme os autores, as diferenças mineralógicas podem ser um requisito para promover informações sobre as condições paleoclimáticas vigentes durante o processo de silificação, especialmente no caso de ambientes fluviais. Os caules procedem de distintos

países, incluindo exemplares de Tocantins. O resultados obtidos, de modo geral, para os exemplares considerados isentos de atuação vulcânica, e que inclui as amostras de Tocantins, informam que a silicificação ocorreu através do intemperismo de minerais instáveis (o feldspato). Os autores propõem a presença de areias arcóicas como indicadores de clima relativamente quente com precipitação sazonal.

No Brasil, as bacias intracratônicas Paraná e Parnaíba, situadas em posições paleolatitudinais distantes durante o Permo-Carbonífero, encontravam-se sob domínios climáticos significativamente diferentes, como pode ser testemunhado a partir do registro litológico e macrovegetal (MILLAN, 1972; LIMA & LEITE, 1978; FARIA & TRUCKENBRODT, 1980; COIMBRA, 1983; PINTO & SAD, 1986; MUSSA & COIMBRA, 1987; GÓES & FEIJÓ, 1994).

As investigações paleobotânicas do Permiano da Bacia do Parnaíba ainda são incipientes, mas os indícios apontam que poucos gêneros de samambaias são os mesmos observados na Bacia do Paraná, ou seja, somente *Tietea* e *Psaronius* representam elementos em comum. Da mesma forma, não parecem existir elementos gondwânicos na Bacia do Parnaíba (MUSSA & COIMBRA, 1987). A situação é um pouco diferente ao compararmos ao registro da Bacia do Parnaíba com a flora nórdica, pois parece haver mais gêneros iguais tais como *Psaronius*, *Grammatopteris*, *Botryopteris* e *Arthropitys*, além de algumas gimnospermas (MUSSA & COIMBRA, 1987) (Tabela 1).

No que diz respeito às comparações entre as bacias do Parnaíba e Paraná, é preciso ter em mente que as conclusões podem ser equivocadas pelos modos normalmente distintos de fossilização dos vegetais, pois as morfologias idênticas podem ter aparências muito distintas em vegetais permineralizados e em vegetais preservados como impressões ou moldes.

Levando-se em consideração apenas o registro fitofossilífero conhecido das duas bacias, é oportuno enfatizar que as maiores semelhanças referem-se às pteridófitas, cuja sobrevivência, reprodução e dispersão geográfica requeriam condições climáticas relativamente úmidas. Diferentes das samambaias, alguns elementos gimnospérmicos podem ter tolerado circunstâncias mais secas.

Apesar do possível regime monçônico na Bacia do Parnaíba e das condições relativamente úmidas e/ou secas na Bacia do Paraná, em algum momento houve comunicação florística entre as duas bacias, traduzindo-se na existência de pelo menos uma faixa relativamente úmida que permitiu a dispersão dos vegetais. Outra faixa similar permitiu algum intercâmbio florístico com a Euramérica, especialmente a dispersão da notável Filicales arborecente *Grammatopteris*, provavelmente durante o Eopermiano.

7- Emergência das samambaias e licófitas

O estabelecimento e a conseqüente colonização dos vegetais no ambiente terrestre proporcionou o surgimento de diferentes estruturas anatômicas e morfológicas. Estas favoreceram a organização do corpo vegetal nos sistemas caulinar, radicular e foliar (RAVEN *et al.*, 2007), inovações estratégicas no ciclo reprodutivo com a fase esporofítica (2n) morfológicamente complexa e independente da gametofítica (n) (KENRICK, 2000) e a biosíntese de ligninas, flavanóides, cutinas e hormônios (KENRICK & CRANE, 1997), as quais garantiram a permanência desses organismos em áreas hostis.

As primeiras plantas vasculares são do Neossiluriano-Eodevoaniano e evidenciam os eixos aéreos curtos, fotossintéticos, dicotômicos, cilíndricos e áfilos com esporângios terminais ou laterais (KENRICK & CRANE, 1997b).

Sucessivos trabalhos (KENRICK & CRANE, 1997a,b; KENRICK, 2000; ROTHWELL, 1999; BATEMAN *et al.*, 1998) têm sustentado a hipótese de que as riniófitas sejam o grupo basal das plantas traqueófitas.

Segundo Kenrick & Crane (1997) o aumento na diversidade das plantas vasculares deve ter ocorrido no intervalo Eo-Neodevoniano, sendo o registro bem documentado nas clássicas floras de Rhynie Chert (Escócia), na península Gaspé (Canadá), Estado de Nova York, no Vale do Reno (Alemanha), Bélgica, Austrália e Província Yunnan (China), sendo menos expressivo na América do Sul (Brasil, Bolívia, Argentina e Uruguai) (GERRIENNE *et al.*, 2006; MILAGRES *et al.*, 2007).

Conforme DiMichele & Phillips (2002), uma variedade de vegetais com aspectos pteridofíticos apareceu no Eocarbonífero, sendo as Filicales (*Botryopteris*), as Zigopteridales (*Clepsydropsis*, *Diplolabis*, *Metaclepsydropsis*) e as Marattiales os principais grupos. Quase todos os táxons eram homosporados, pequenos, prostrados, exceto as Marattiales, que se apresentavam arborescentes (DIMICHELE & PHILLIPS, 2002) (Fig. 9).

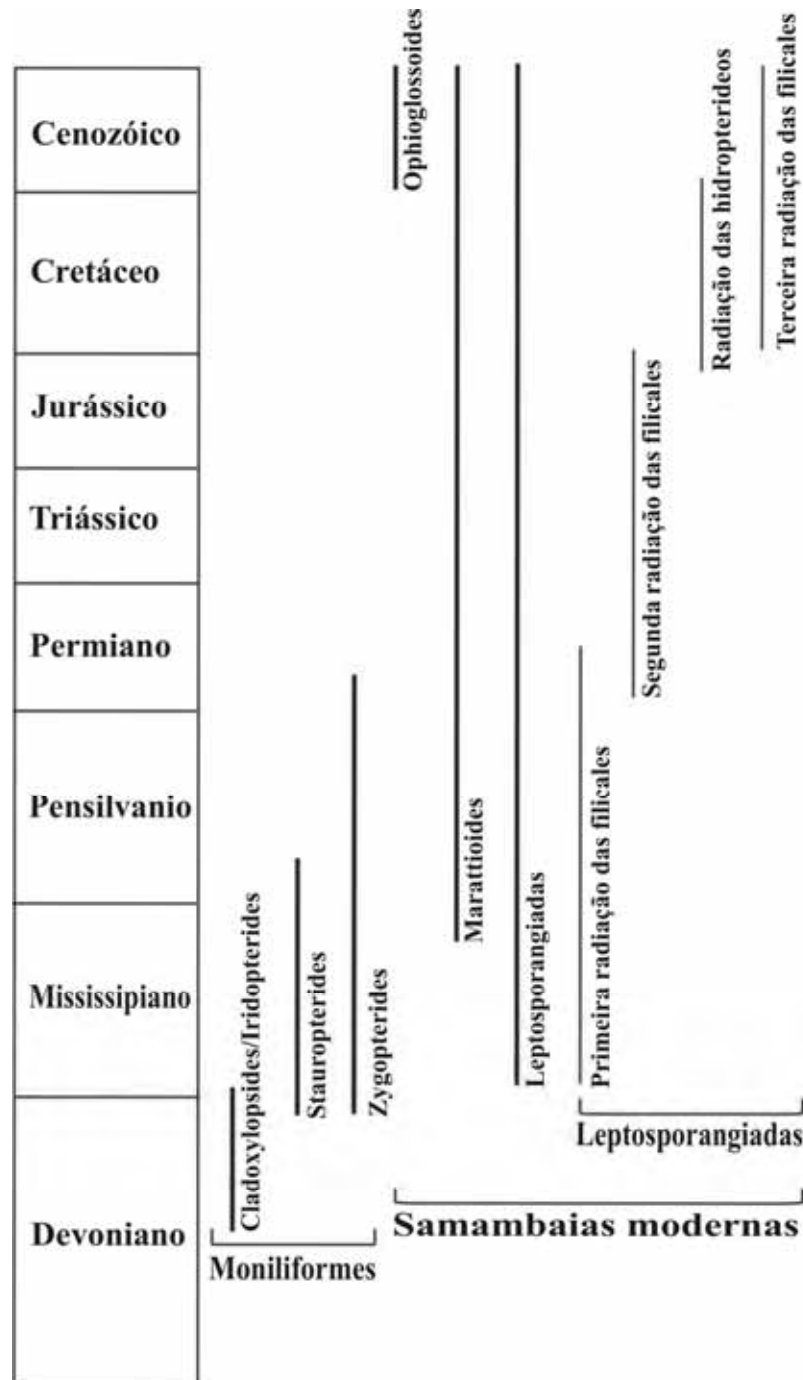


Figura 9- Distribuição estratigráfica das samambaias (ROTHWELL & STOCKEY, 2008).

Um breve histórico das samambaias é apresentado abaixo. No item 9, as Marattiopsidas *sensu* Smith *et al.* (2006) mereceram tratamento mais detalhado, já que representam a classe de interesse do presente trabalho.

Galtier & Scott (1985) realizaram uma sinopse das principais organizações anatômicas e morfológicas das estruturas vegetativas (estelos, pecíolos, raízes e folhas) e reprodutivas

(esporângios com e sem ânulo) das samambaias Zygoteridales, que não apresentam representantes atuais, e outras com afinidades às Filicales e Marattiales. Estes autores alegaram dificuldades em aplicar os parâmetros úteis na distinção de samambaias atuais aos espécimes fósseis pelo fato de muitos exemplares não exibirem, inicialmente, tais parâmetros.

Esse “padrão” pteridofítico consiste no esporófito que produz esporos (homosporia ou heterosporia), frondes com folhas simples ou compostas, venação circinada, esporângios na superfície foliar, espaços estelares associados aos traços foliares e alternância de gerações (gametofítica e esporofítica) (DIMICHELE & PHILLIPS, 2002).

Em trabalho subsequente, Galtier & Phillips (1996) realizaram uma nova síntese dos aspectos evolutivos das samambaias no contexto cronoestratigráfico, expondo as variações da arquitetura caulinar, foliar, peciolar, esporangial e das formas de vida das Zygoteridales, Botryopteridaceae, Anachoropteridaceae, Psalixochlaenaceae, Sermayaceae e Skaaropteridaceae (sendo as cinco últimas consideradas as Filicales do Paleozoico) e outras de afinidade incerta. Os autores mencionaram a presença de estelos do tipo sifonostelo, traqueídes escalariformes, esporângios anulados e formação de indúsio para alguns grupos de samambaias da Era Paleozóica. Sugeriram também que vários gêneros (*Zygoteris*, *Ankyropteris*, *Anachoropteris* e *Botryopteris*) apresentavam espécies com distintas formas de vida, elucidando oportunismo ecológico.

As atuais linhagens de plantas vasculares produtoras de esporos são as licófitas, psilófitas, equisetales, as samambaias ofioglossales, marattiales e polipodiales (Fig. 10). Por muito tempo elas foram classicamente reconhecidas pelo termo “pteridófitas” ou “samambaias e plantas afins” (PRYER *et al.*, 2001a, 2004; SMITH *et al.*, 2006). Porém, desde a década de 80 vários trabalhos de sistemática filogenética têm contribuído substancialmente na interpretação da evolução das linhagens acima mencionadas, baseando-se em caracteres moleculares e morfológicos de plantas viventes e fósseis (HILL & CAMUS, 1986; KENRICK & CRANE, 1997a,b; ROTHWELL, 1999; ZHAO-HUA *et al.*, 2000; PRYER *et al.*, 2001a, 2004; ROTHWELL & NIXON, 2006; SMITH *et al.*, 2006; ROTHWELL & STOCKEY, 2008; CHRIESTENHUSZ *et al.*, 2008).

As pesquisas têm demonstrado uma dicotomia basal dentro das plantas vasculares, provavelmente no Eo-Mesodevoniano, separando as licófitas das eufilófitas (espermatófitas-plantas produtoras de sementes - e monilófitas- demais plantas esporofíticas) (PRYER *et al.*, 2001a; PRYER *et al.*, 2004 e SMITH *et al.*, 2006) (Fig. 10).

Segundo a classificação recente de Smith *et al.* (2006), as monilófitas subdividem-se em quatro classes: Psilotopsida, Equisetopsida (Sphenopsida), Marattiopsida e

Polypodiopsida (Filicopsida). Dois tipos de esporângios são encontrados nesse grupo: Eusporângios- plesiomórfico, com a parede do esporângio exibindo duas ou mais camadas de células no período de deiscência; Leptosporângios- a parede do esporângio é constituída por uma única camada de células. A condição eusporangiada caracteriza as Psilotaceae, Ophioglossaceae, Equisetaceae e Marattiaceae e também as licófitas.

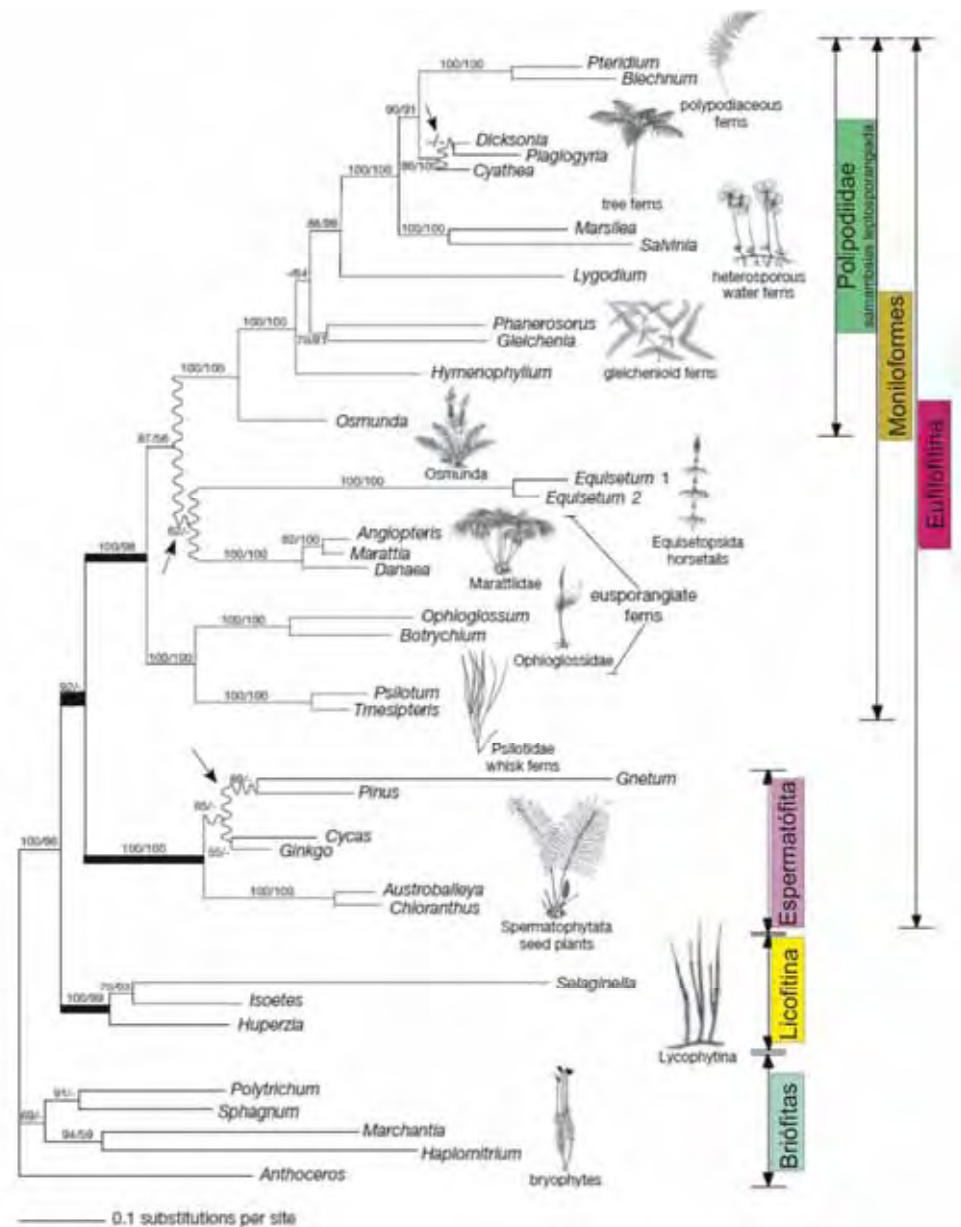


Figura 10- Relação filogenética das principais linhagens de plantas vasculares conforme Pryer *et al.*, 2001a.

8-Aspectos ecológicos das samambaias e licófitas

As pteridófitas (monilófitas e licófitas) foram elementos dominantes no período Carbonífero, declinando no Permiano. Atualmente, são menos representativas quando comparadas às angiospermas.

Conforme Tryon (1964) e Tryon & Tryon (1982), a maior diversidade das monilófitas e licófitas atuais está concentrada nos trópicos úmidos (65%); umas poucas vivem em regiões de clima temperado (15%), tropical xérico (15%) e tropical alpino (5%).

Elas exibem distintas formas de vida, como proposto por Raunkiaer (1934 *apud* BEGON *et al.*, 2007), diferentes padrões de crescimento e hábitat, e ocupam ambientes diversos (mesófilo, ciófilo, heliófilo e higrófilo) (XAVIER & BARROS, 2005; SALINO, 2000) (Figs. 11-12).



Figura 11- Samambaias terrícolas. *Cyathea dregei*-África do Sul. (LARGE & BRAGGINS, 2004).

Page (2002) listou alguns fatores de aspecto biológico das monilófitas e licófitas que são limitantes (7) e vantajosos (11) durante o estabelecimento nos ambientes (Tab. 2). Esses resultados foram delineados com base nas observações de campo de espécies silvestres (tropicais e temperadas) e cultivadas.

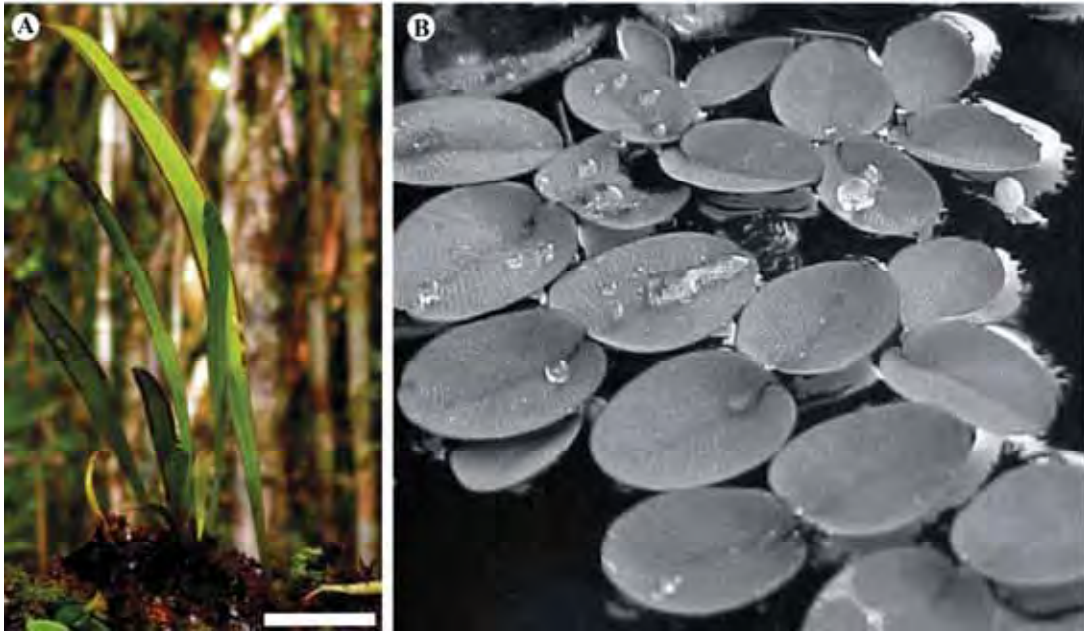


Figura 12 A- Samambaia epífita. *Ananthacorus angustifolius*. B- Samambaia aquática. *Salvinia auriculata*. Escala 5,0 cm. Imagens obtidas respectivamente de Zuquim *et al.* (2008) e Xavier (2007).

Tabela 2- Fatores biológicos limitantes e vantajosos das monilófitas e licófitas nas relações com os ambientes. Adaptado de Page (2002).

Limitações	Vantagens
<p>Desvantagem de um estágio gametofítico independente</p> <p>Único ponto de crescimento na arquitetura do esporófito (um meristema apical)</p> <p>Lenta taxa de crescimento</p> <p>Intolerância à grandes flutuações ambientais</p> <p>Potencial evapo-transpiração pobremente controlado</p> <p>Necessidade de "retorno à água para reprodução"</p>	<p>Habilidade fotossintética sob baixa incidência solar</p> <p>Diverso "armamento" fitoquímico</p> <p>Alta resistência à doenças sob condições saturadas de umidade</p> <p>Alta tolerância à substratos em desequilíbrio nutricional</p> <p>Alta habilidade de dispersão dos esporos promovida pelo vento</p> <p>Tolerância dos esporos às condições ambientais aéreas adversas</p> <p>Flexibilidade do sistema reprodutivo para combinar a variedade ecológica</p> <p>Tendência ao "renascimento" de certos gametófitos</p> <p>Potencial de longevidade de certos esporófitos</p> <p>Exploração da micotrofia</p> <p>Exploração do potencial da poliploidia</p> <p>Independência biótica</p>

Retallack (1992), Page (2002) e DiMichele *et al.* (2006) são unânimes ao informar que os aspectos biológicos como grande produção de esporos facilmente dispersos pelo vento (anemocoria), tolerância a ambientes excepcionalmente pobres em nutrientes e/ou com excesso de elementos minerais, são fundamentais na colonização de áreas pioneiras. Tais áreas correspondem a paisagens perturbadas (superfícies pós- vulcânicas, incendiadas, etc.) (PAGE, 2002).

A biologia reprodutiva é outro aspecto interessante. Ela pode ser sexuada, ou seja, através da produção de esporos que germinam no substrato e originam um protalo uni ou bissexuado (KLEKOWSKI, 1969), ou por via assexuada, ou seja, propagação vegetativa. No primeiro caso, existem pelo menos três possibilidades (KLEKOWSKI, 1969) (Fig. 13):

- Intragametofítica- união do anterozóide e oosfera do mesmo gametófito bissexual. Esta forma pode resultar em um esporófito completamente homozigoto e não se formam táxons heterozigóticos.
- Intergametofítica- união do anterozóide e oosfera de diferentes gametófitos que surgem do mesmo esporófito parental.

Intergametofítica cruzada- união de anterozóide e oosfera de diferentes gametófitos, sendo que cada gametófito se origina de diferente esporófito.

A propagação vegetativa ocorre pela extensão do rizoma subterrâneo que origina diversos brotos e formação de novos indivíduos clones (ROTHWELL, 1996; SCHMITT & WINDISCH, 2005).

No Brasil, por exemplo, os inventários florísticos e as investigações de cunho taxonômico, morfo-anatômico, fitogeográfico e ecológico dos esporófitos no mosaico de biomas [ex: domínios morfoclimáticos e fitogeográficos amazônico, atlântico e cerrado (COUTINHO, 2006)] têm ampliado o conhecimento sobre esse grupo, expondo os fatores que controlam a distribuição dos táxons, os seus mecanismos de sobrevivência às condições adversas, taxa de crescimento, estimativa da idade e fenologia (SILVA & ROSÁRIO, 2008; ZUQUIM *et al.*, 2008; XAVIER, 2007; PIETROBOM & BARROS, 2007; ZUQUIM *et al.*, 2007; FILHO & FELIZARDO, 2007; BOEGER *et al.*, 2007; SCHMITT & WINDISCH, 2006; XAVIER & BARROS, 2005; PRADO, 2005a,b; PRADO, 2004; SANTIAGO *et al.*, 2004).

Os esporos e gametófitos também têm merecido atenção especial. Os estudos são conduzidos em laboratório sob diferentes condições físicas, e os esporófitos gerados são empregados na restauração de paisagens (NONDORF *et al.*, 2003; SANTOS, 2006).

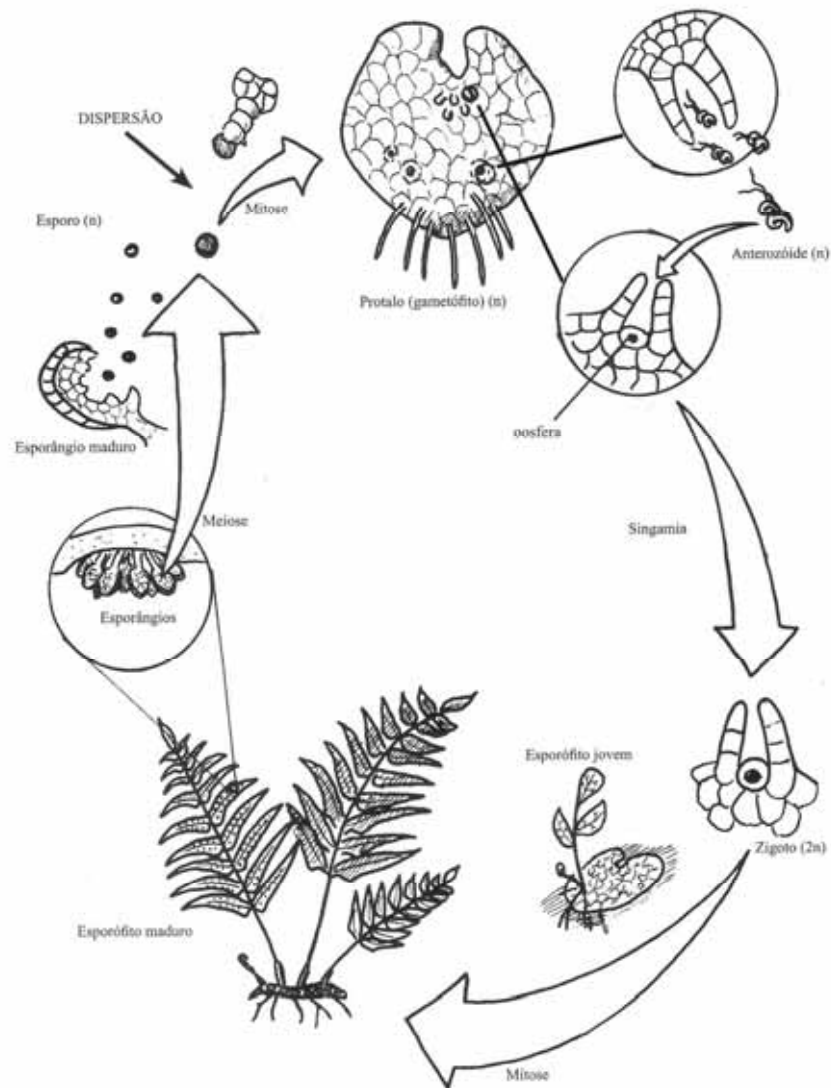


Figura 13- Ciclo intragametofítico de uma samambaia. Modificado de Gonçalves & Lorenzi, 2007.

No tocante às samambaias arborescentes, esse padrão de crescimento implica na presença de um caule, ou melhor, baseando-se na nomenclatura pteridofítica, em um cáudice (LARGE & BRAGGINS, 2004). Essa estrutura não exhibe crescimento secundário, sendo formado internamente por tecido parenquimático (preenchimento) e tecidos vasculares (LARGE & BRAGGINS, 2004). Grosso modo, os tecidos parenquimáticos e vasculares compõem o estelo. O estelo é circundado por raízes adventícias, que por ora são conhecidos popularmente por “xaxins” ou “samambaias”.

As samambaias arborescentes modernas estão inclusas na Ordem Cyatheaes e distribuídas em seis famílias segundo Smith *et al.* (2006): Thyrsopteridaceae, Cyatheaceae, Cibotiaceae, Dicksoniaceae, Culcitaceae e Metaxyaceae, com os caules atingindo até 20

metros de altura (LARGE & BRAGGINS, 2004). Porém, as Polypodiales e Osmundales (*sensu* SMITH *et al.*, 2006) exibem caules relativamente mais curtos (LARGE & BRAGGINS, 2004) (Tab. 3).

Os cáudices (caules) normalmente são eretos por possuírem apenas um meristema apical e, portanto, não exibem ramificações laterais e são munidos de grandes frondes.

Tabela 3- Classificação das samambaias arbóreo-arbustivas modernas, conforme Smith *et al.* (2006).

Ordem Cyatheales	
Família	Gênero
Thyrsopteridaceae	<i>Thyrsopteris</i>
Cibotiaceae	<i>Cibotium</i>
Cyatheaceae	<i>Alsophila, Cyathea, Gymnosphaera, Hymenophyllopsis, Sphaeropteris</i>
Dicksoniaceae	<i>Calochlaena, Dicksonia, Lophosoria</i>
Culcitaceae	<i>Culcita</i>
Metaxyaceae	<i>Metaxya</i>
Ordem Polypodiales	
Blechnaceae	<i>Sadleria</i>
Ordem Osmundales	
Osmundaceae	<i>Leptopteris, Todea</i>

As frondes correspondem às folhas e podem apresentar diferentes composições. Elas podem ter lâminas inteiras ou divididas e também diferenças morfológicas entre as folhas estéreis e férteis (LARGE & BRAGGINS, 2004) (Figs. 12A e 14).



Figura 14- *Cyathea robusta*. Fronde bipinada. (LARGE & BRAGGINS, 2004)

O registro paleontológico consegue fornecer informações relativamente importantes, principalmente quando a preservação manteve a estrutura tridimensional do vegetal e há elementos para interpretar o paleoambiente.

Essas informações correspondem à descrição das estruturas anatômicas, que são úteis também para discutir a evolução, a reconstrução de paleoambientes, as eventuais interações ecológicas entre as plantas e animais, a forma de vida, o paleoclima, as sucessões florísticas e a utilidade bioestratigráfica.

As formas de vida das samambaias arborescentes e as interações de caules com outros grupos vegetais são ilustrados nos trabalhos de DiMichele & Phillips (2002), Rößler (2000) e Rößler & Galtier (2003).

9- Histórico das Marattiales

A ordem faz parte de uma das linhagens mais antigas de plantas vasculares. A primeira ocorrência remete ao Período Carbonífero, sendo representada por caules de *Psaronius*, de distribuição cosmopolita (Fig. 9). *Tietea* e *Tuvichapteris* estão restritos à América do Sul, em estratos permianos (BRONGNIART, 1872; PELOURDE, 1914; MORGAN, 1959; STIDD & PHILLIPS, 1968; STIDD, 1971, 1974; ROTHWELL & BICKLE, 1982a,b; MICKLE, 1984; HERBST, 1985, 1986, 1987, 1992, 1999; DIMICHELE & PHILLIPS, 1994; RÖßLER, 2001).

Outros órgãos associados a esses caules são os pecíolos do tipo *Stipitopteris* Grand'Eury, 1877 e raques do tipo *Stewartiopteris* Morgan & Delevoryas, 1952b (Fig. 15), e as compressões de cicatrizes foliares que representam a morfologia do feixe vascular foliar impresso no caule após a queda da raque, sendo conhecidos os seguintes morfotáxons: *Megaphyton*, *Caulopteris*, *Hagiophyton* e *Artisophyton* (PFEFFERKORN, 1976) (Fig. 16). Alguns destes morfotáxons são registrados na Argentina (CÚNEO & ARCHANGELSKY, 1987), na Formação Rio Genoa.

A ocorrência dos pecíolos e raques fragmentados no Pensilvaniano e Permiano Inferior na Euramérica descritos como *Stipitopteris* e *Stewartiopteris*, sugere que ambos representam apenas partes distintas de feixes vasculares dentro da fronde (STIDD, 1971). A composição anatômica e morfológica destes feixes vasculares (e.g. *Stipitopteris*) são condizentes com aqueles encontrados no estelo e cicatrizes foliares de *Psaronius*.

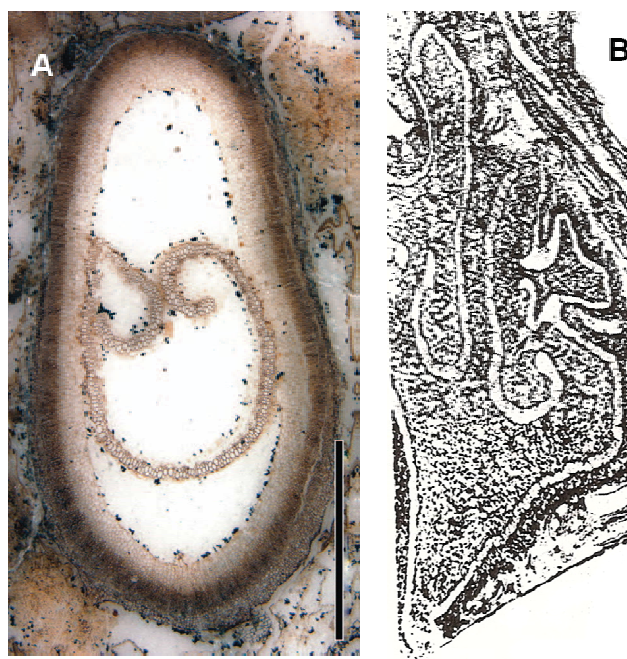


Figura 15 A- Seção transversal do pecíolo *Stipitopteris*. Escala- 3 mm. Taylor *et al.* (2009), B- Seção transversal da raque de *Stewartiopteris* (STIDD, 1971).

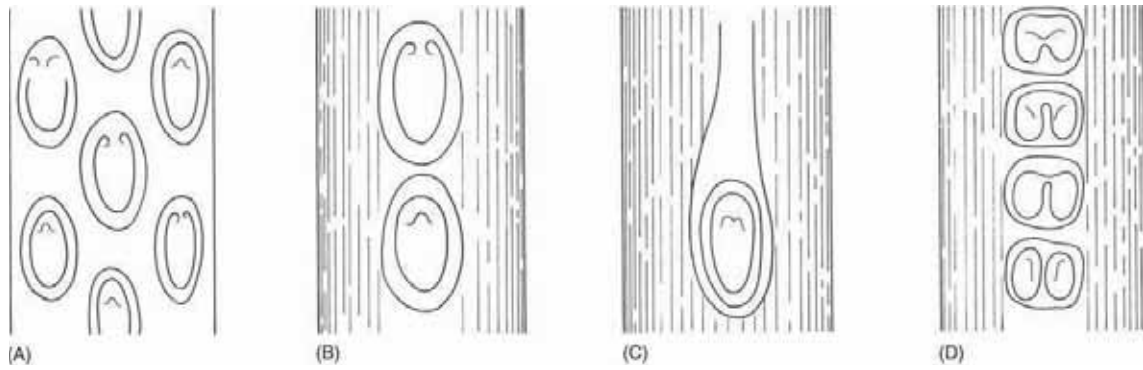


Figura 16- Morfologias de compressões de cicatrizes foliares apresentadas por Pfefferkorn (1976) e disposição nos caules de acordo com Taylor & Taylor (1993). **A-** *Caulopteris*, **B-** *Megaphyton*, **C-** *Hagiophyton*, **D-** *Artisophyton*.

Rößler & Noll (2002) noticiaram a existência de *Stiptopteris* nos afloramentos da Formação Motuca e Tavares *et al.* (2009) em observações preliminares, sugeriram pecíolos com morfologias vasculares diferentes daqueles descritos na literatura. Estas morfologias indicariam relação orgânica aos caules de *Tietea* (Fig. 17).

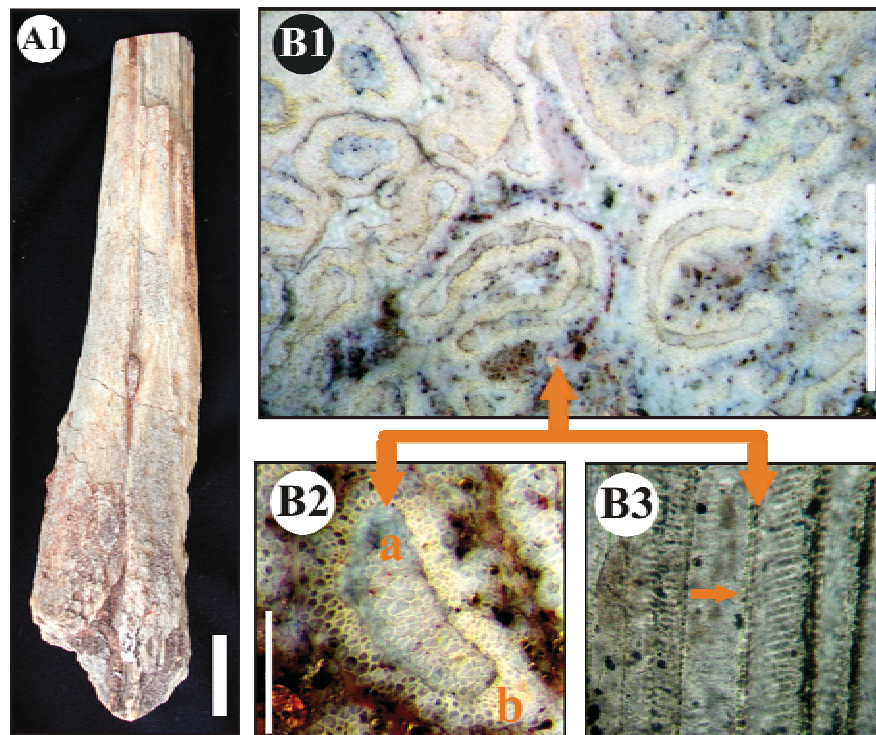


Figura 17- Raque da Formação Motuca no MNAFTO. **A1-** Superfície adaxial (TOF 278). Escala- 2 cm. **B1-** Detalhe da morfologia dos feixes vasculares dentro do córtex, escala -5 mm. **B2-** Anatomia de um feixe vascular mostrando xilema (a) e parênquima/esclerênquima (b), escala- 1 mm. **B3-** Secção longitudinal de um feixe vascular, a seta indica traqueídes do tipo escalariforme (x5).

O documentário genérico das folhas férteis do Paleozoico (ver item 10) é maior quando comparado aos caules. Elas normalmente exibem morfologia pecopterídea, mas existe o relato de outras morfologias: esfenopterídea, taeniopterídea e fascipterídea. Todas exibem esporângios sem ânulo que podem estar organizados em sinângios com simetria radial e/ou bilateral (*Scolecoperis*, *Cyathotrahcus*, *Eoangiopteris*, *Acaulangium*, *Grandeuryella*, *Burnitheca*, *Acitheca*, *Qasimia*, *Danaeites*, *Parapecopteris*, *Asterotheca*, *Ptychocarpus*, *Remia*, *Dizeugotheca*, *Gemellithec*, *Radstochia*, *Taeniopteris*, *Sydneia*, *Zhutheca*, *Millaya*, *Pectinangium*, *Taiyuanitheca*, *Lobatopteris*) (TAYLOR & TAYLOR, 1993; TAYLOR *et al.*, 2009).

No Mesozóico, o número é bem reduzido, limitando-se a sete gêneros: *Marattia*, *Marattiopsis*, *Sseudodanaeopsis*, *Angiopteris*, *Goolangia*, *Mesozoisynangia*, *Danaeopsis* (TAYLOR *et al.*, 2009).

A classe Marattiopsida Smith *et al.*, 2006 possui uma combinação de diferentes caracteres morfológicos, que juntos servem para distinguir a família Marattiaceae das outras samambaias. Seguem abaixo esses caracteres (CHRISTENHUSZ *et al.*, 2008; MURDOCK, 2008a, b):

- Estrutura estelar policíclica,
- Rizoma com estípulas suculentas localizadas em cada lado do pecíolo,
- Nódulos protuberantes na raque e pecíolo,
- Esporângios com parede celular espessa e larga (eusporangiados),
- Esporângios total ou parcialmente fundidos em um sinângio,
- Esporângios produtores de grande quantidade de esporos pequenos,
- Folhas contendo púlvinos na região de nó e/ou segmentos,
- Canais de mucilagem ao longo dos tecidos da planta,
- Primeiras folhas do esporófito emergindo ao longo da superfície do gametófito.

A classe Marattiopsida é considerada monofilética (SMITH *et al.*, 2006; MURDOCK, 2008a,b). Porém, o número de gêneros que a compõe pode variar conforme diferentes autores: Smith *et al.* (2006) sustenta quatro, mas admite a necessidade de revisão dos gêneros e espécies, Christenhusz *et al.* (2008) admite seis: *Archangiopteris*, *Christensenia*, *Macroglossum*- restritas à Ásia tropical; *Angiopteris*- estende-se da Austrália ao Japão, Madagascar e Polinésia; *Marattia*- distribuição pantropical; *Danaea*- América tropical (do México ao Brasil, Antilhas e Ilhas Cocos).

Murdock (2008a,b) efetuou uma revisão taxonômica das espécies de Marattiales atuais, através de dados morfológicos e moleculares. Os resultados obtidos são: desmembramento do gênero *Marattia* em *Marattia* str.s., *Eupodium* e *Ptisana* gen. nov.; *Angiopteris* que passa a incluir *Archangiopteris*, *Macroglossum*, *Protomarattia* e *Protangiopteris*; e a permanência de *Danaea* e *Christensenia* sem alterações. A presença ou ausência de pedicelo é um dos fatores responsáveis pela circunscrição dos gêneros (MURDOCK, 2008b) (Figs. 18-19).

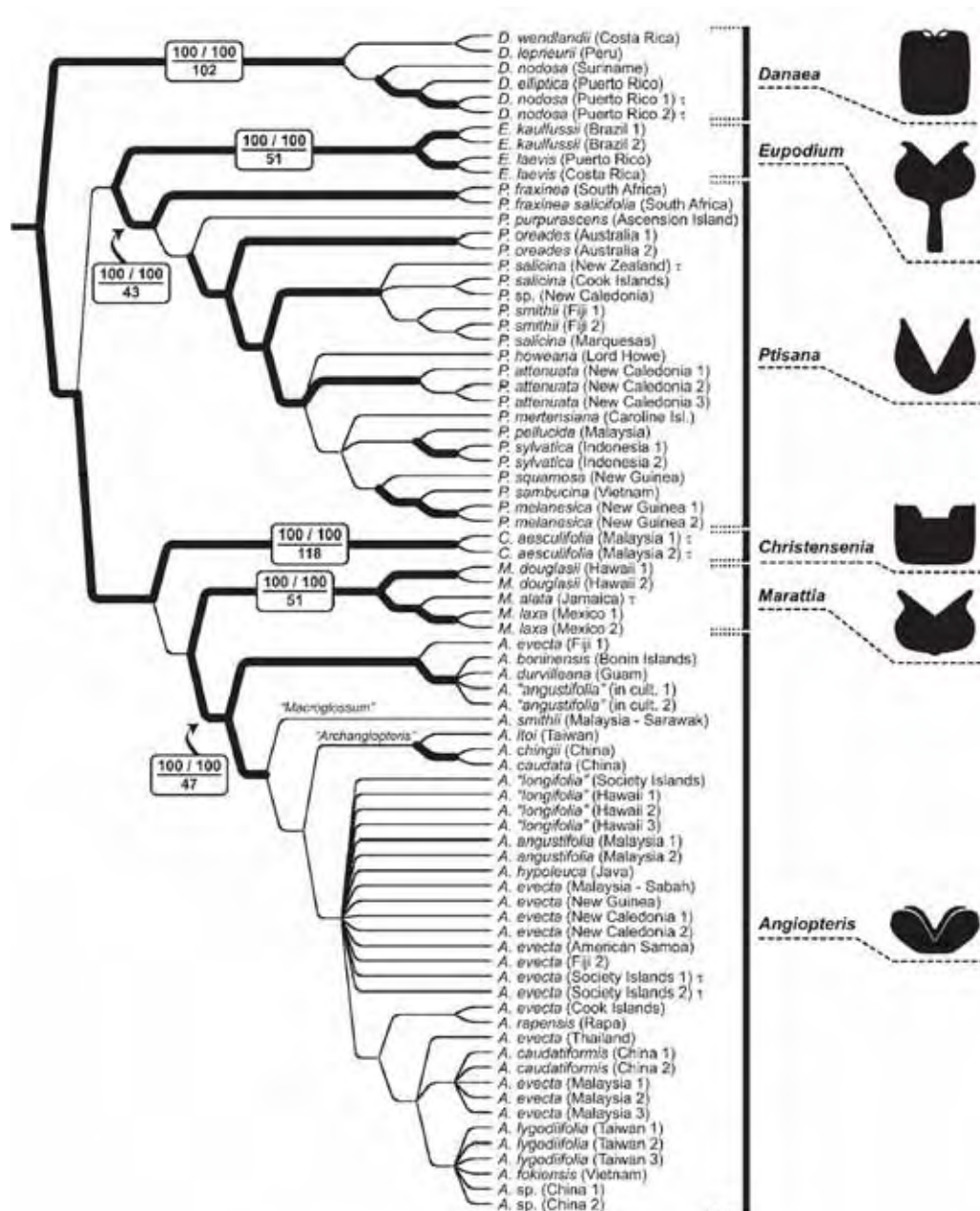


Figura 18- Filogenia dos gêneros da família Marattiaceae conforme informações moleculares e morfológicas (MURDOCK, 2008a,b).

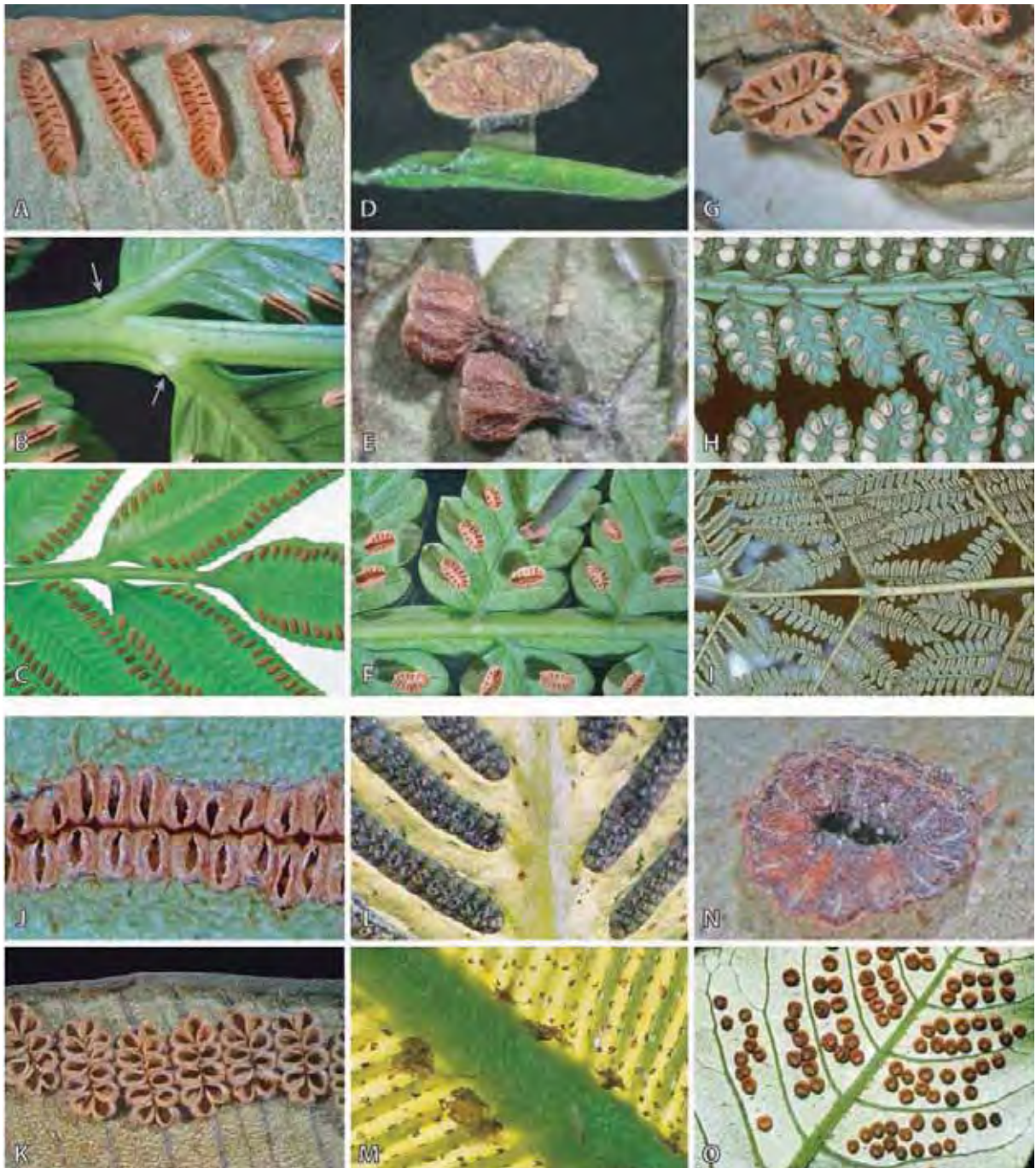


Figura 19 A-C- *Ptisana*- exibindo detalhes dos sinângios (A), base da pínula (B) e morfologia da venação da pínula (C). D-F- *Eupodium*- exibindo detalhes do sinângio bilateral pedicelado (D), sinângio pedicelado radial (E) e disposição dos sinângios na superfície abaxial (F) de D. G-I- *Marattia*- Detalhe do sinângio (G), disposição dos sinângios na superfície abaxial (H) e púlvinos (I). J-K- *Angiopteris*- Esporângio livre e soro alongado (J) e superfície abaxial com falsas veias laterais (K). L-M- *Danaea*- detalhe da deiscência esporangial apical na superfície abaxial da lâmina. N-O- *Christensenia*- sinângio circular (N) e venação reticulada na superfície abaxial da lâmina (O). Obtido de Murdock (2008b).

10- Folhas férteis paleozóicas associadas a ordem Marattiales do Gondwana, Euramerica e Cataísia

Algumas localidades no mundo exibem floras fósseis em bom estado de preservação, e o que é melhor, de diferentes idades. Essas floras contextualizam as condições ambientais locais pretéritas das antigas áreas colonizadas e favorecem os estudos de âmbito evolutivo, bioestratigráfico, paleoecológico, paleoclimático e paleobiogeográfico.

Entre as diversas floras petrificadas, aquelas de maior interesse para o presente trabalho, de acordo com os registros permo-carboníferos de Marattiales, são as das: i) Bacia de Saint-Etienne, França, Flora Permineralizada do Grand-Croix - Neocarbonífero; ii) Bacia de Illinois, EUA, com *coal balls* - Neocarbonífero; iii) Bacia de Autun, França, -Eopermiano; iv) Bacia Erzgebirge Alemanha (Chemnitz) - Eopermiano; v) Bacia Perdasdefogu, Sardenha – Eopermiano; vi) Bacia do Parnaíba, Brasil, MNAFTO – Eo-Mesopermiano? (GALTIER & PHILLIPS, 1985; FREYTET *et al.*, 2002; RÖßLER, 2006; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; GALTIER, 2008; GALTIER *et al.*, 2011).

Abaixo seguem considerações sobre alguns dos gêneros de Marattiales encontrados nas distintas províncias do Permo-Carbonífero. Adicionalmente, uma tabela foi confeccionada para facilitar a visualização da distribuição geográfica e da amplitude estratigráfica de algumas espécies (Tabela 4).

10.1.1 *Scolecopteris*

No século 18, na Alemanha, pinas e pínulas foram encontradas no campo por colecionadores de minerais, mas foram inicialmente atribuídas a insetos ou larvas de insetos pela coloração esbranquiçada e aspecto curvo e segmentado das lâminas foliares, sendo que os esporângios foram confundidos com apêndices (GEINITZ, 1872). No final do século XIX, já ocorriam interpretações de que os fósseis não seriam vermes ou insetos, mas pínulas de vegetais. No entanto, não havia clareza quanto à origem das reinterpretações.

Solms-Laubach (1883) realizou buscas incansáveis para “desvendar” os mistérios que envolviam o gênero *Scolecopteris*, especialmente em relação à localidade-tipo e ao ano do achado. Ele procurou esclarecer as dúvidas baseando-se em um trecho de autoria do Sr. Friedrich Erich von Liebenroth nos manuscritos de Blumenbach. Liebenroth foi responsável por fornecer um bloco de rocha contendo as folhas fósseis para a Universidade de Jena, e esse bloco foi usado por Zenker para a descrição de *Scolecopteris*.

O gênero *Scolecopteris* foi, portanto, erigido por Zenker (1837) para exemplares silicificados de pínulas e pinas férteis da localidade de tipo de Kleinnaundorf (atualmente nas proximidades de Freital), no Estado da Saxônia, na Alemanha (Formação Bennewitz, Grupo Rotliegend, Bacia de Döhlen - Eopermiano) (SOLMS-LAUBACH, 1883; BARTHEL *et al.*, 1995) e recebeu várias emendas após o trabalho de Zenker (1837) propostas por Strasburger (1874), Stur (1883, *apud* MILLAY, 1979) e Barthel (1975 *apud* MILLAY, 1979), Barthel & Götzelt (1976); Millay (1979) e Stubblefield (1984).

Na mesma época dos achados de *Scolecopteris elegans* em Kleinnaundorf, outra espécie tinha sido encontrada em Altendorf-Chemnitz (Saxônia), na Formação Leukersdorf, Bacia Erzgebirge e também interpretada como verme. Trata-se de *S. lepidorhachis*, uma espécie comum nas camadas Eopermianas de Altendorf-Chemnitz (BARTHEL *et al.*, 1995). Barthel *et al.* (1995) advertiram haver confusão na descrição das espécies, em adição à incorreta informação da localidade tipo nos trabalhos de Millay (1979), Andrews *in* Boureau (1970) e Hirmer (1927).

Desde então, várias espécies foram descritas, esboçando a ampla distribuição estratigráfica e paleogeográfica do gênero, sendo que os registros vão desde o Pensilvaniano ao Eopermiano na Euramérica, Eo-Neopermiano na Cataísia, havendo relato para o Mesotriássico da Antártica (Tabela. 4).

Barthel *et al.* (1976) descreveram vários grupos da flora permiana da Saxônia, das bacias de Döhlen e Erzgebirge, entre eles as Marattiales férteis do tipo *Scolecopteris*

(compressões e permineralizações) de idade eopermiana. Várias sinonímias foram realizadas, sendo que durante as descrições os autores recorreram a trabalhos muito antigos, com ilustrações pouco claras. Essas considerações estendem-se a Barthel (1980a,b), que descreveu *Scolecopteris* da Turíngia, na Bacia de Saale, sem detalhes das estruturas reprodutivas.

Devido às excelentes preservações nos *coal balls* norte americanos, detalhes da composição celular do mesofilo, pedicelo, parede esporangial, esporos e a deiscência puderam ser explorados e utilizados como critérios para a distinção de espécies. Os extensos trabalhos de Mamay (1950), Millay (1979, 1982b) comprovam tais fatos. O último autor registra as *Scolecopteris* de idade meso e neopensilvanianas dos Estados Unidos e também de algumas espécies europeias, todas localizadas nas áreas que faziam parte do Supercontinente Laurasia.

O artigo de Millay (1979) é minucioso por abranger: emenda do gênero *Scolecopteris*; estabelecimento de novas espécies; emendas, novas combinações e exclusões de espécies já descritas; e, principalmente, a proposta de divisão das scolecopterídeas em três grupos (Minor, Oliveri e Latifolia), conforme a composição da parede esporangial externa, morfologia foliar e caracteres do esporo (MILLAY, 1979). O autor esclarece que os três grupos não apresentam *status* taxonômico, mas são úteis para agrupar espécies com alguns caracteres semelhantes. Naquele trabalho, o autor é enfático ao mencionar a presença de pedicelos, com diferentes composições celulares e comprimentos para todas as espécies mencionadas, mas em alguns casos essa pequena estrutura, que pode variar de 0,06mm a 0,6mm de comprimento, não é observada nas estampas (e.g. *S. minor*, Estampa 1, figs. 2 e 3; *S. saharaensis*, Estampa 3, figs. 15 e 16; *S. illinoensis*, Estampa 5, fig. 31). A única espécie formalmente caracterizada por conter alguns sinângios sésseis foi *S. latifolia*. Sintetizando as conclusões de Millay (1979), os sinângios apresentariam organização radial e pedicelo. Em artigos subsequentes, Millay (1982a, b) propôs mais um grupo (Altus).

Lesnikowska & Millay (1985) e Lesnikowska & Willard (1997) têm divulgado novas espécies com a descrição de esporos *in situ*.

Sem dúvida os aspectos mais discutidos em relação às *Scolecopteris* são as simetrias dos sinângios, se radiais e/ou lineares e a presença ou não de pedicelo. A maioria das espécies de *Scolecopteris* possui de fato uma simetria radial, porém a descrição de Stubblefield (1984) aponta uma tendência à simetria linear em camadas carboníferas e pedicelos curtíssimos, quase indeterminados. Millay (1997) atribui essa “simetria” ao desenvolvimento dos esporângios e sua consequente organização na cavidade sinangial ou à influência de um fator ecológico.

As pesquisas de Barthel *et al.* (1995), Barthel (2002) e Weiss (2002), fundamentados em inumeráveis exemplares silicificados de *S. elegans*, relataram variações morfológicas como: espessura das lâminas foliares (delgadas a espessas), comprimento das margens que podem ou não recobrir totalmente os sinângios, número de esporângios em uma pínula, as distintas organizações dos esporângios incluindo simetria linear, a não identificação de pedicelos nos sinângios, veias medianas das pínulas muitas vezes relativamente espessas e, em alguns casos, presença de pelos abaxiais. Os exemplares levados em consideração na observação das variações morfológicas foram encontrados durante explorações de áreas novas e da localidade-tipo de *S. elegans*, todas pertencentes ao mesmo intervalo estratigráfico.

Sintetizando, a morfologia foliar pectopterídea parece ser simples, a lâmina foliar pode ser delgada ou espessa com as margens curvando-se em direção à superfície abaxial de maneira sutil ou acentuada; as pínulas podem ter incisões e lobos ou ter margens inteiras; as veias laterais podem ser simples ou com uma a duas bifurcações; os sinângios normalmente são radiais, mas algumas espécies apresentam tendência ao alinhamento dos esporângios; os pedicelos são curtos ou alongados com presença ou ausência de traqueídes, sendo que em alguns casos esse pedicelo não é bem desenvolvido ou mesmo ausente; as paredes sinangiais têm uma ou mais camadas celulares (ZENKER, 1837; STRASBURGUER, 1874; BARTHEL & GÖTZELT, 1976; MAMMAY, 1950; MILLAY 1979, 1982, 1997; STUBBLEFIELD, 1984; MILLAY & GALTIER, 1990; DELEVORYAS *et al.*, 1992; BROUSMICHE *et al.*, 1992; BARTHEL *et al.*, 1995, BARTHEL, 2002; BARTHEL & WEISS, 1997; WEISS, 2002; HILTON *et al.*, 2004; XIAO-YUAN HE *et al.*, 2006) (Figs. 20-21).

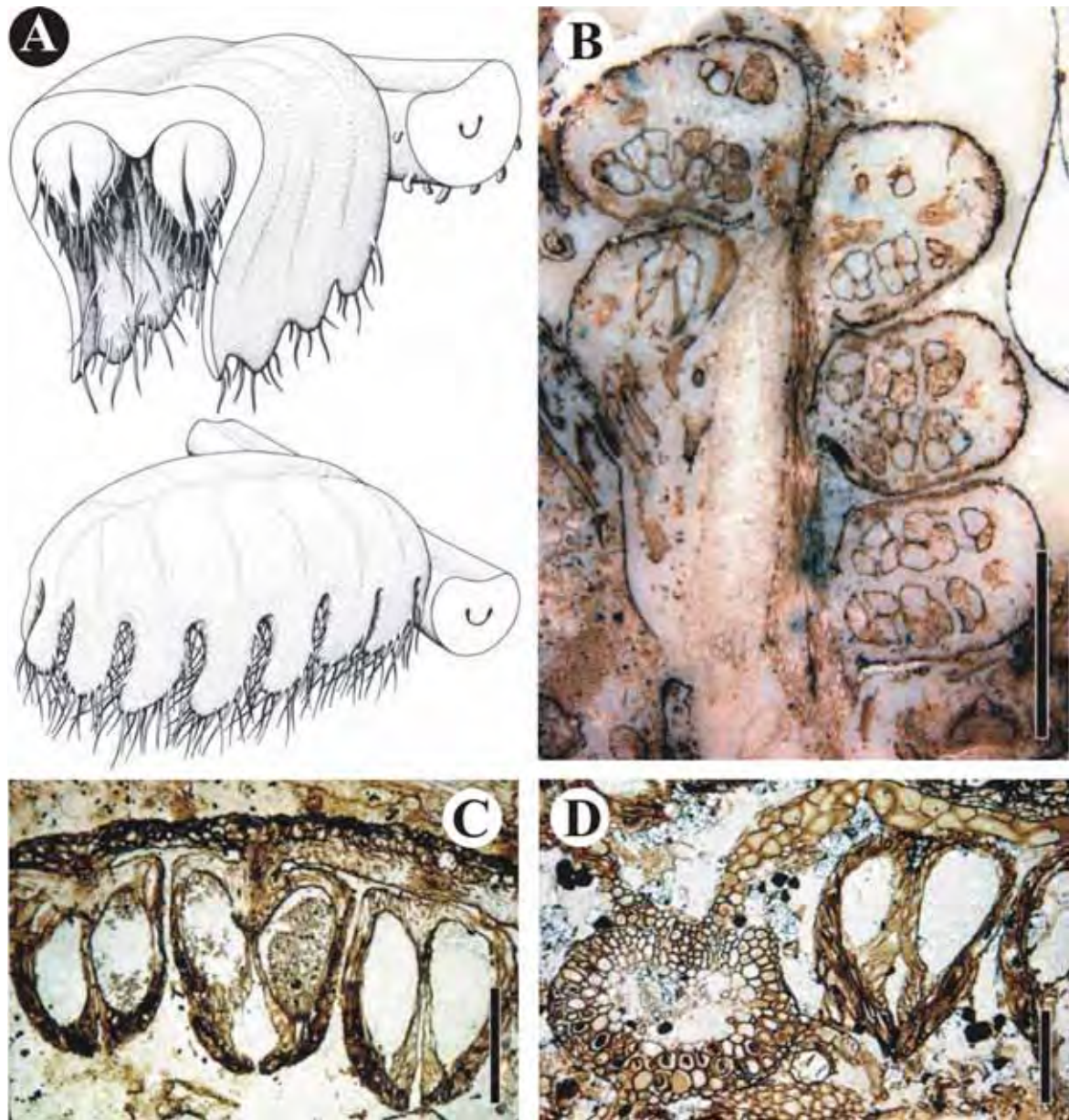


Figura 20- Exemplos de variações morfológicas em espécies de *Scolecopteris*. **A-** *Scolecopteris latifolia*. **B-** Secção paradermal de *S. latifolia*, escala- 2 mm, **C-** *S. parvifolia*, escala- 425 μm , **D-** *S. saharaensis*, escala- 335 μm (MILLAY, 1979; TAYLOR *et al.*, 2009).

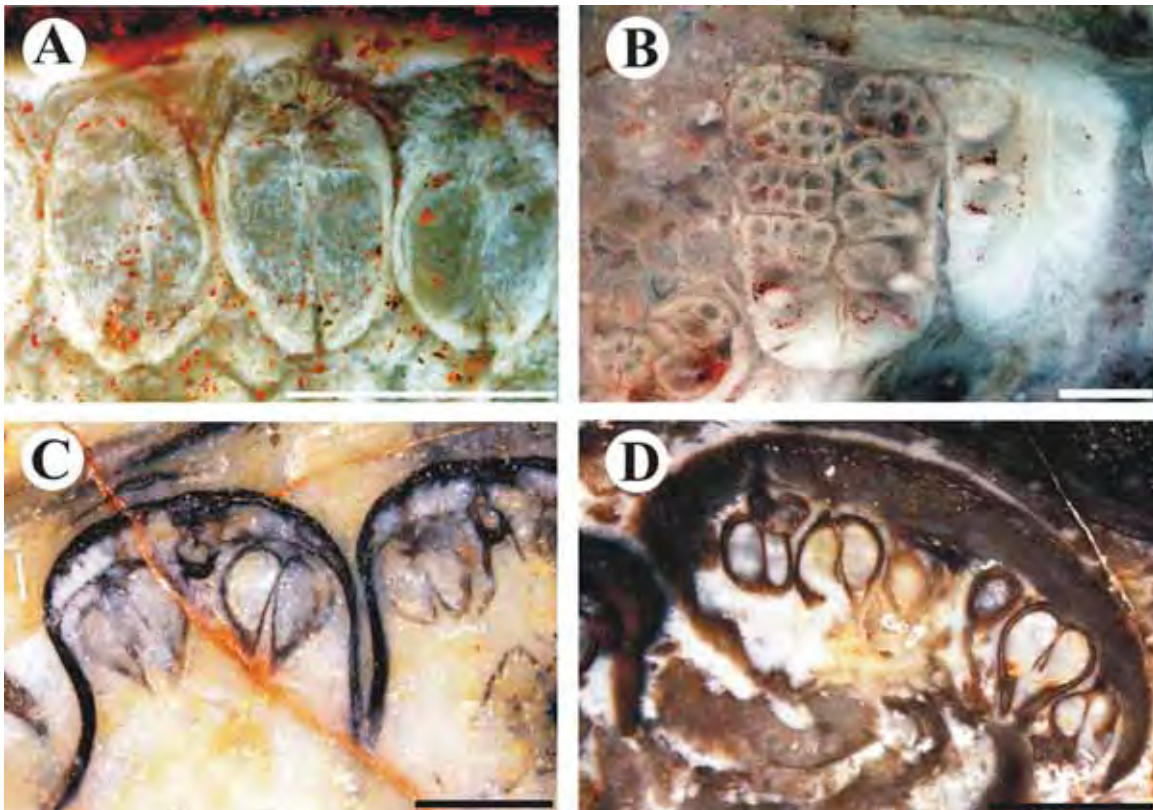


Figura 21 - Exemplos de variações morfológicas em espécies de *Scolecopteris*. **A** e **B**- *Scolecopteris elegans*, Alemanha, escalas-1 mm. **C** e **D**- *Scolecopteris* sp., Sardenha, escalas-1 mm (imagens cedidas por Ralph Kretzchmar, em Chemnitz).

10.1.2 *Eoangiopteris*

Eoangiopteris andrewsii foi erigido por Mamay (1950) por conter sinângios lineares compostos de esporângios sem ânulo na superfície abaxial de pínulas pecopterídeas. Vinte e oito anos depois, Millay (1978) descreveu *Eoangiopteris goodii*. Ambas espécies seriam pensilvanianas procedentes dos *coal balls* norte americanos. Millay (1978) opôs-se à idéia de Mamay (1950) e Stidd (1974) de que o arranjo linear dos sinângios resultasse dos agrupamentos laterais de sinângios radiais. Segundo Millay (1978), a explicação mais viável seria a extensão lateral dos sinângios através do aumento da largura da pínula, estabelecendo naturalmente um espaço maior para acomodar aquelas estruturas. O gênero exhibe, portanto, sinângios lineares contendo esporângios posicionados na superfície abaxial da lâmina foliar, perpendiculares à lâmina, deiscência longitudinal que ocorre através da ruptura de uma a duas fileiras de células alongadas (MILLAY, 1978) e estende-se do Carbonífero superior dos EUA ao Permiano Superior do sul da China (Fig. 22).

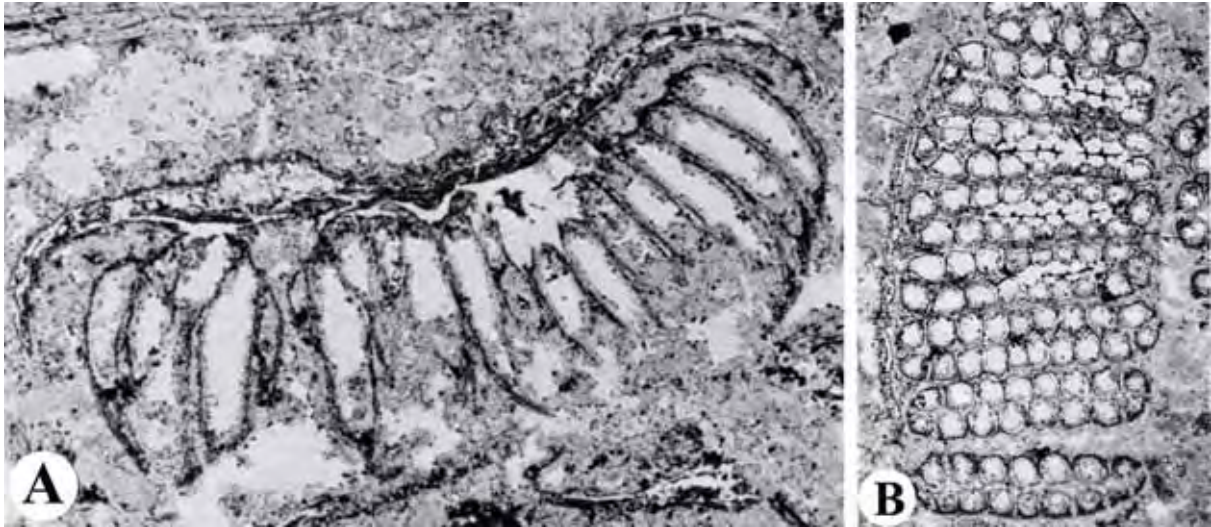


Figura 22A- Secção transversal da pínula de *Eoangiopteris goodii* Millay, 1978. **B-** Secção paradermal da mesma espécie (MILLAY, 1978).

10.1.3 *Acaulangium*

Foi proposto por Millay (1977) para acomodar a espécie *Cyathotrachus bulbaceus* Graham, 1934. Conforme Millay (1977) essa espécie não apresentaria o conjunto de caracteres que diagnosticaria o gênero *Cyathotrachus*.

A diagnose de *Acaulangium* fundamenta-se especialmente na organização sinangial radial a levemente bilateral, ausência de pedicelo e uma cavidade sinangial espessa preenchida por tecido parenquimático, sinângios perpendiculares à lâmina foliar, esporângios fundidos lateralmente um ao outro por todo o comprimento, antes da deiscência; deiscência pela ruptura de células alongadas na face interna da parede celular do esporângio (MILLAY, 1977). Contudo, Stubblefield (1984) refuta as proposições de Millay (1977), considerando *Acaulangium* uma *Scolecopteris*.

10.1.4 *Zhutheca*

O gênero foi estabelecido por Liu *et al.* (2000) por conter sinângios radiais sésseis, distribuídos em duas e/ou três fileiras em cada lado da veia mediana. Os sinângios contêm quatro a seis esporângios. Estes estão conectados uns aos outros lateralmente por todo o comprimento antes da deiscência. As veias laterais bifurcam-se várias vezes próximo a veia mediana, cada veia bifurca-se mais uma vez distalmente. Todas as veias compartilham um

ponto de conexão comum próximo a veia mediana e encerram dentro do mesmo lobo da margem da pínula fértil (LIU *et al.*, 2000). Os exemplares são da província Yunnan, sul da China.

10.1.5 *Ptychocarpus*

Foi erigido por Weiss (1869) *apud* Liu *et al.* (2000) para pínulas pecopterídeas férteis que exibem de uma a duas fileiras de sinângios em cada lado da veia mediana. Tais sinângios seriam bilaterais e bipartidos.

10.1.6 *Danaeites*

Danaeites (GÖPPERT) Stur, 1885 emend. Liu *et al.*, 2001 possui pínulas férteis pecopterídeas, com veias secundárias simples ou dicotômicas, posicionadas em ângulo reto com a veia mediana, sinângios sésseis, lineares ou bilateralmente simétricos. Sinângios com 8-16 grupos de esporângios. Estes são lateralmente fundidos um ao outro antes da deiscência. Os sinângios estão conectados diretamente a lâmina foliar, ou seja, não são portadores de um receptáculo. O gênero distribui-se na Euramérica e Cataísia (LIU *et al.*, 2001).

10.1.7 *Acitheca*

Acitheca Schimper, 1979, emend. Zodrow *et al.*, 2006 recebeu novas considerações sobre as parte vegetativas, reprodutivas e distribuição estratigráfica das espécies com base nos exemplares procedentes do Canadá e República Checa, preservados como compressões. As folhas férteis e estéreis apresentam pequena diferenciação no tamanho e morfologia, ambas exibem densas veias secundárias que podem ter de duas a três bifurcações. Os sinângios têm simetria radial, podendo ser sésseis ou possuir pedicelo muito curto, e conter de três a cinco esporângios. Estes são alongados, com a porção distal estendendo-se além da margem da pínula. Os esporos analisados *in situ* são triletos e contribuíram na determinação dos estágios ontogenéticos (ZODROW *et al.*, 2006). *Acitheca adaensis* Mapes & Schabillion (1979) é uma espécie permineralizada, com sinângios sésseis e incisões laminares originando lobos pontiagudos (Fig. 23).



Figura 23A- Morfologia esporangial de *Acitheca adaensis* Mapes & Schabillion, 1979. **B-** Morfologia pinular exibindo incisões na lâmina foliar. **C-** Secção transversal da pínula da mesma espécie (MAPES & SCHABILION, 1979).

10.1.8 *Millaya*

Millaya Mapes & Schabillion (1979) foi introduzido para incluir pínulas pecopterídeas férteis com sinângios sésseis, organizados em simetria bilateral, perpendiculares à lâmina foliar e conectados a ela por um receptáculo elíptico. Os esporângios (8-14) são compridos e fundidos lateralmente. O gênero é monoespecífico (Fig. 24).

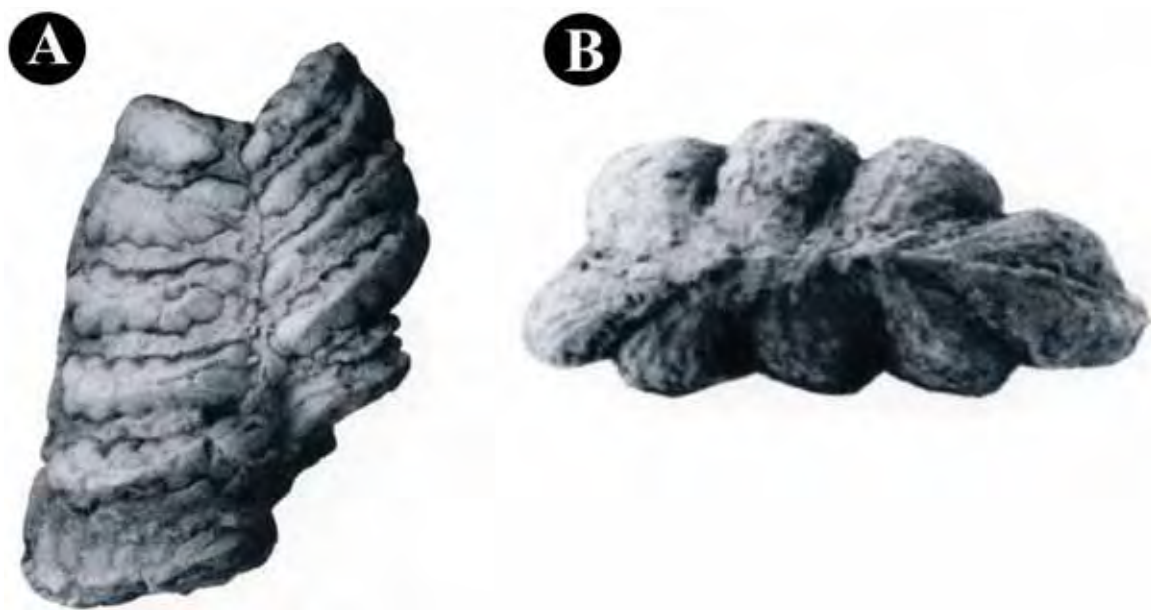


Figura 24A- *Millaya tularosana* Mapes & Schabillion, 1979, visão abaxial. **B-** Disposição dos esporângios (MAPES & SCHABILION, 1979).

10.1.9 *Pectinangium*

Pectinangium Li *et al.*, 1974 emend. Wan & Basinger, 1992 é um gênero atribuído às pínulas de morfologia intermediária, entre pecoterídeas e taeniopterídeas, férteis de camadas Eopermianas do sul da China. Exibe sinângios bilaterais e sésseis e quatro esporângios unidos por todo o comprimento. Os sinângios estão distribuídos em duas fileiras, uma em cada lado da veia média. Esporos triletes (WAN & BASINGER, 1992).

10.1.10 *Taiyuanitheca*

Foi estabelecido por Zhifeng & Thomas (1993) e exibe pínulas pecopterídeas férteis com duas fileiras de sinângios em cada lado da veia média. Os sinângios são radiais e sésseis, apresentando 12 esporângios lateralmente unidos por todo comprimento. O gênero é monoespecífico.

10.1.11 *Asterotheca*

Foi proposto por Presl (*in* CORDA, 1845) para pínulas pecopterídeas com uma fileira de sinângios em cada lado da veia média. Conforme Taylor *et al.* (2009), abrigam sinângios bilateralmente simétricos. O gênero tem ampla distribuição paleogeográfica e estratigráfica. É comumente atribuído a pecopterídeas férteis preservadas como impressões ou compressões.

Inúmeros trabalhos descrevem espécies de *Asterotheca*. No Brasil, pecopterídeas férteis do Permiano da Bacia do Paraná, especialmente das formações Rio Bonito e Rio do Rasto, foram atribuídas ao gênero (VIEIRA & IANNUZZI, 2000a,b). Tais espécies apresentam especial interesse por eventualmente corresponderem às formas permineralizadas de Tocantins, especialmente considerando o fato de que nas bacias do Paraná e Parnaíba ocorrem caules de samambaias arborescentes similares.

10.1.12 *Qasimia*

Gênero descrito por Hill *et al.* (1985) e procedente da Arábia Saudita, apresentando pínulas maiores com morfologia taeniopterídea e as menores com morfologia neuropterídea, veias laterais densas, que se bifurcam duas vezes, com a primeira bifurcação ocorrendo quase sempre próxima a veia média, sinângios com simetria bilateral, fundidos lateralmente um ao outro, bivalvados e localizados na superfície abaxial da lâmina. Cada sinângio pode conter até 80 esporângios (HILL *et al.*, 1985).

10.1.13 *Radstockia*

Foi erigido por Kidston (1923). A espécie *Radstockia kidstonii* Taylor, 1967 tem morfologia pinular do tipo esfenopterídea e sinângios bilaterais com aparência segmentada (TAYLOR *et al.*, 2009). Estes são conectados diretamente na lâmina foliar, ou seja, não possuem um receptáculo. Os esporângios são parcialmente fundidos lateralmente. Há controvérsias quanto à exata posição sistemática do gênero, se Marattiales ou pteridosperma (TAYLOR *et al.*, 2009) (Fig. 25).



Figura 25 A-Organização dos sinângios de *Radstockia kidstonii* Taylor, 1967. B- Morfologia da pina da mesma espécie (TAYLOR, 1967).

10.1.14 *Lobopteris*

Proposto por Wagner (1958a). Pšenička *et al.* (2009) propuseram uma emenda à espécie *Lobopteris miltoni* que suporta sinângios radialmente simétricos. O gênero está incluso na Subfamília Miltonoideae Corsin, 1955 emend. nov. Pšenička *et al.*, 2009. Porém, Krings & Schultka (2010) divulgaram frondes com pínulas do tipo *Lobopteris* associadas a sementes, na Bacia Zwickau-Oelsnitz, na Alemanha.

10.1.15 *Grandeuryella*

Grandeuryella Weiss, 1885 emend. Lesnikowska & Galtier, 1992, com a espécie tipo *Grandeuryella renaultii* (STUR) Weiss emend. Lesnikowska & Galtier, 1992, refere-se a pínulas pecoterídeas, cuja veia média é sinuosa; cada veia lateral se divide uma vez próximo ao ponto de origem (veia média), e os sinângios têm simetria bilateral, e estão organizados em um receptáculo vascularizado. Esporângios (6-10) conectados uns aos outros ao longo da maior parte de seus comprimentos, mas que se separam durante a deiscência. É encontrado em sedimentos do Estefaniano A, na França (LESNIKOWSKA & GALTIER, 1992, Fig. 26).

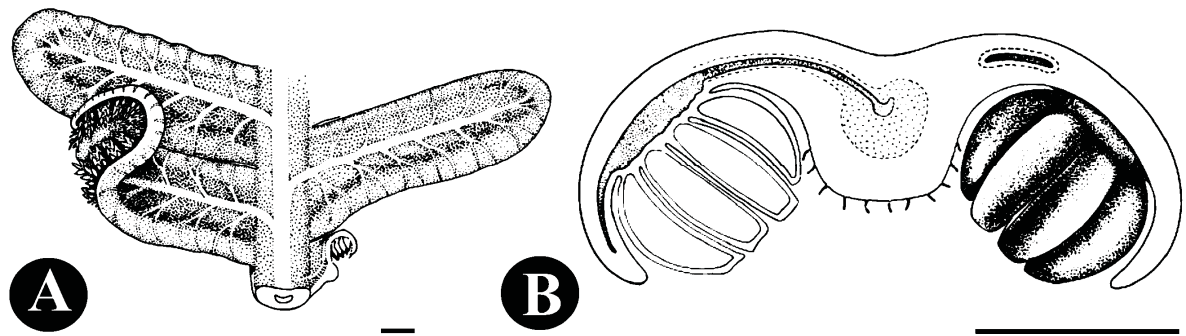


Figura 26A- *Grandeuryella renaultii* (STUR) Weiss emend. Lesnikowska & Galtier, 1992, morfologia pecoterídea, escala- 1 mm. **B-**Secção transversal da pínula exibindo a organização dos sinângios, escala- 1mm. (LESNIKOWSKA & GALTIER, 1992).

10.1.16 *Sydneia*

Sydneia manleyi Pšenička *et al.* (2003) é encontrada no Estefaniano D, no Canadá. São folhas com incisões profundas e sinângios conectados que apresentam até 30 esporângios, organizados em pares (Fig. 27).

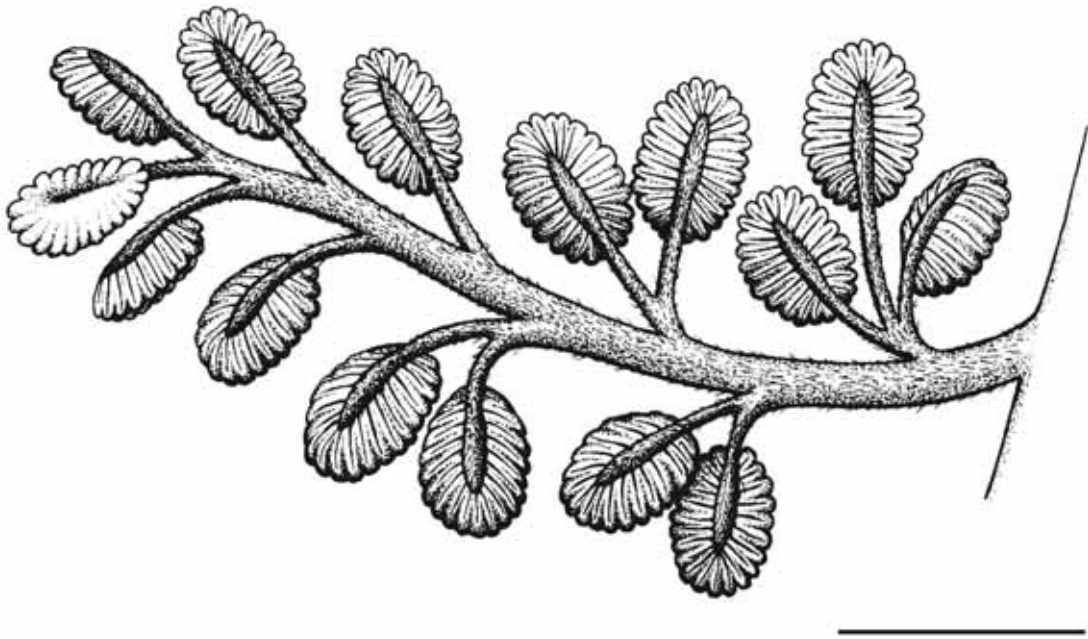


Figura 27- Esquema da organização sinangial de *Sydneia manleyi* Pšenička *et al.*, 2003. Escala- 3 mm.

10.1.17 *Gemellitheca*

A Turquia apresenta elementos florísticos típicos da Euramérica, Cataísia e Gondwana, sendo considerada uma região ecótona entre três províncias durante o Permiano. Wagner *et al.* (1985) descreveram formas pecoperídeas férteis preservadas como impressões e compressões, procedentes da Turquia, no Oriente Médio. Ao material foi atribuído o gênero *Gemellitheca*, representado pela espécie-tipo *Gemellitheca saudica*. A diferença proposta pelos autores para esse gênero, quando comparado com *Dizeugotheca*, refere-se à presença de sinângios biloculares, e não tetraesporangios. Porém, os mesmos autores aventaram a possibilidade da existência de mais esporângios.

10.1.18 *Dizeugotheca*

Arkangelsky & De La Sota (1960) através de exemplares das províncias de Santa Cruz e Chubut (Argentina), propuseram o gênero *Dizeugotheca* e as espécies *Dizeugotheca waltonii* Arkangelsky & De La Sota (1960) e *Dizeugotheca neuburgia* Arkangelsky & De La Sota (1969). O gênero caracterizaria pínulas pecopterídeas contendo quatro esporângios sésseis, inseridos próximo à veia média, e dispostos horizontalmente sobre a superfície abaxial da lâmina (ARKANGELSKY & DE LA SOTA, 1960).

Arrondo (1967) descreveu *Dizeugotheca branisae* para o material procedente da Formação Copacabana, na Bolívia. Este autor, em 1972, descreveu uma nova espécie, *Dizeugotheca furcata*, através da qual propôs uma emenda à diagnose do gênero (Fig. 28). Os representantes do gênero estão preservados como impressões ou compressões.

Na Bacia do Paraná, algumas pínulas férteis foram inicialmente classificadas no gênero *Dizeugotheca* (e.g., CAZZULO-KLEPZIG, 1978; OLIVEIRA, 1994; ROHN & RÖSLER, 1986). Alguns exemplares foram reclassificados como *Astherotheca* por Vieira (2004). Entretanto, o gênero tem recebido ressalvas quanto à validade taxonômica nos seguintes aspectos: posicionamento dos sinângios na lâmina foliar, se marginal ou costal; disposição dos sinângios na lâmina foliar, se perpendicular ou paralela, e neste último caso, o mascaramento tafonômico que diferenciaria *Dizeugotheca* de *Astherotheca* (WAGNER *et al.*, 1985; WAN & BASINGER, 1992. OLIVEIRA, 1994, VIEIRA, 2004).

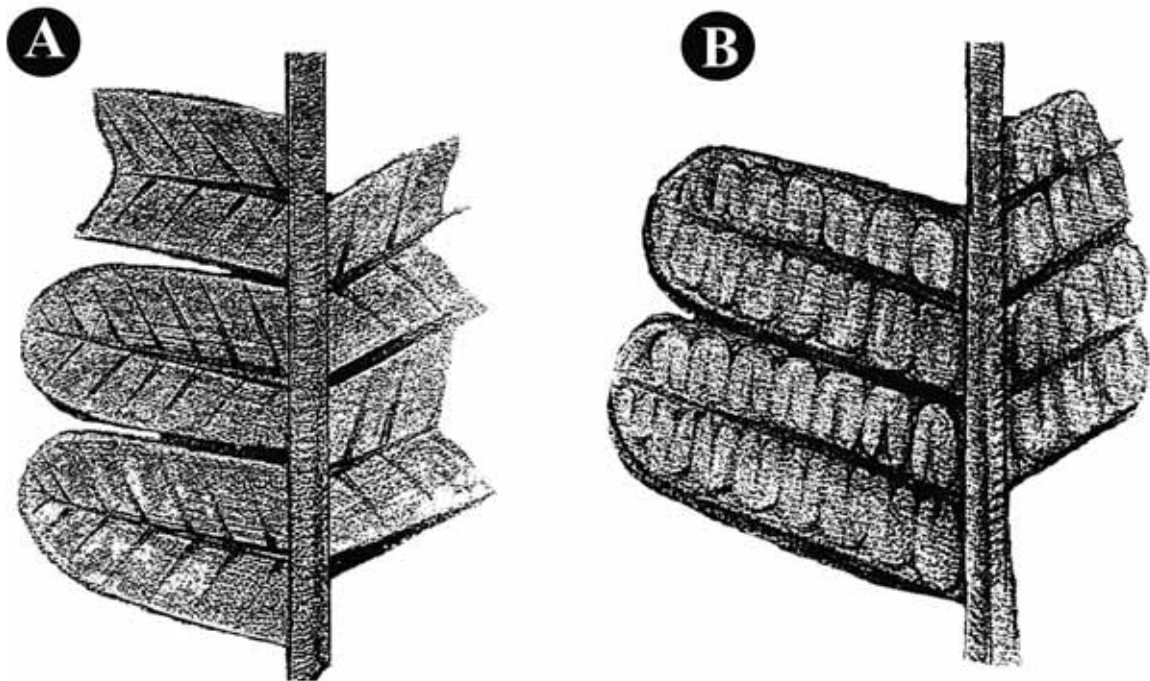


Figura 28A- Pina estéril de *Dizeugotheca branisae* Arrondo, 1967. **B-** Pina fértil da mesma espécie (ARRONDO, 1967).

11- Tipos estelares das samambaias fósseis do Tocantins

Van Thieghem & Douliot (1986a,b *apud* BECK *et al.*, 1982) foram os responsáveis pela primeira elaboração do conceito estelar. Estes pesquisadores ingleses cunharam o termo estelo (cilindro central) com base na análise dos eixos de plantas atuais, produtoras de sementes.

As pesquisas anteriores àquelas de Van Thieghem & Douliot (1896a,b *apud* BECK *et al.*, 1982) eram meramente descritivas do ponto de vista histológico, pois subdividiam os estelos apenas em sistemas dermal, fundamental ou de crescimento, e sistema vascular ou fascicular (BECK *et al.*, 1982). Van Thieghem & Douliot (1896a,b *apud* BECK *et al.*, 1982) avançaram nesta questão e sugeriram uma análise comparativa e evolutiva dos eixos dos vegetais investigados.

Posteriormente, o conceito inicial de estelo passou por vários aprimoramentos, desde os estudos focados apenas nas pteridófitas, depois aqueles dedicados às progimnospermas e plantas com sementes (BECK *et al.*, 1982). Eis aqui alguns dos aspectos complementados: a) a delimitação dos estelos pelo periciclo e endoderme, b) a relação do estelo como fornecedor de feixes vasculares às folhas, c) origem e composição da medula, d) terminologia dos estelos, e) classificação dos tipos estelares (SCHMID, 1982). Porém, alguns destes itens, como o “a”, foram mais tarde abandonados, por terem sido considerados desnecessários como critérios de avaliação morfológica dos estelos (BREBNER, 1902 *apud* BECK *et al.*, 1982).

O conceito mais aceito de estelo consiste na presença de tecidos vasculares (xilema e floema) associados ao tecido fundamental (parênquima) ou de crescimento (parênquima, esclerênquima e colênquima). Os dois últimos tecidos podem compor a medula, periciclo, regiões interfasciculares e espaços foliares. Os tecidos vasculares das folhas e dos apêndices das estruturas reprodutivas geralmente são excluídos do termo estelo (BECK *et al.*, 1982; SCHMID, 1982).




A revisão histórica, classificatória e terminológica dos tipos de estelo estão em Beck *et al.* (1982) e Schmid (1982), com breve menção em Taylor *et al.* (2009) e Cronk (2009). A tabela 5 contém os três tipos básicos de estelos com algumas derivações.

No Tocantins, são registrados pelo menos três tipos de estelos para as samambaias preservadas tridimensionalmente (Tab. 5), sendo o tipo actinostelo menos comum no registro fitofossilífero. Aqueles de especial interesse para a tese correspondem aos tipos dictiostelo

(dicty= rede) e dictiostelo policíclico. Ambos são divisões do tipo sifonoestelo anfiflóico (BREBNER, 1902 *apud* BECK *et al.*, 1982).

Tabela 5- Tipos de estelos encontrados nas samambaias fósseis de Tocantins. Adaptado de Cronk (2009).

Protostelo	Sifonostelo			Eustelo	
	Fragmentado	Fragmentado	Fragmentado	Simples	Fragmentado
Formas encontradas em Tocantins	Simples	Simples	Solenostelo	Dictiostelo	Eustelo Primário
					Hipertelo
Detalhe	Actinostelo	Plectostelo	Simples	Dictiostelo	Plantas com sementes
Completo	Actinostelo	Plectostelo	Simples	Dictiostelo	<i>Tietea singularis</i>

	Parênquima
	Floema
	Xilema

12- Caules de Marattiales fósseis

Psaronius Cotta, 1832 foi erigido para caules encontrados em sedimentos neopermianos na Alemanha. Posteriormente, com a aquisição de novos achados na França, Nova Paka, Itália, Inglaterra, Escócia, e também na América do Norte (Estados Unidos e Canadá), significativas informações anatômicas, morfológicas, ontogenéticas e ecológicas foram adicionadas às espécies (MORGAN, 1959; STIDD, 1971, 1974; MICKLE, 1984; RÖßLER, 2001).

Neste cenário, os resultados conduzem a uma excelente compreensão do desenvolvimento caulinar do gênero. Deste modo, a literatura disponibiliza desde as porções mais simples do estelo, isto é, o tipo sifonostélico, o dictiostélico monocíclico e dictiostélico dicíclico (BOWER, 1930 *apud* DIMICHELE & PHILLIPS, 1977; MORGAN, 1959; STIDD & PHILLIPS, 1968; DIMICHELE & PHILLIPS, 1977) até as porções mais desenvolvidas, contendo vários ciclos caulinares e muitas ortósticas (Fig. 29).

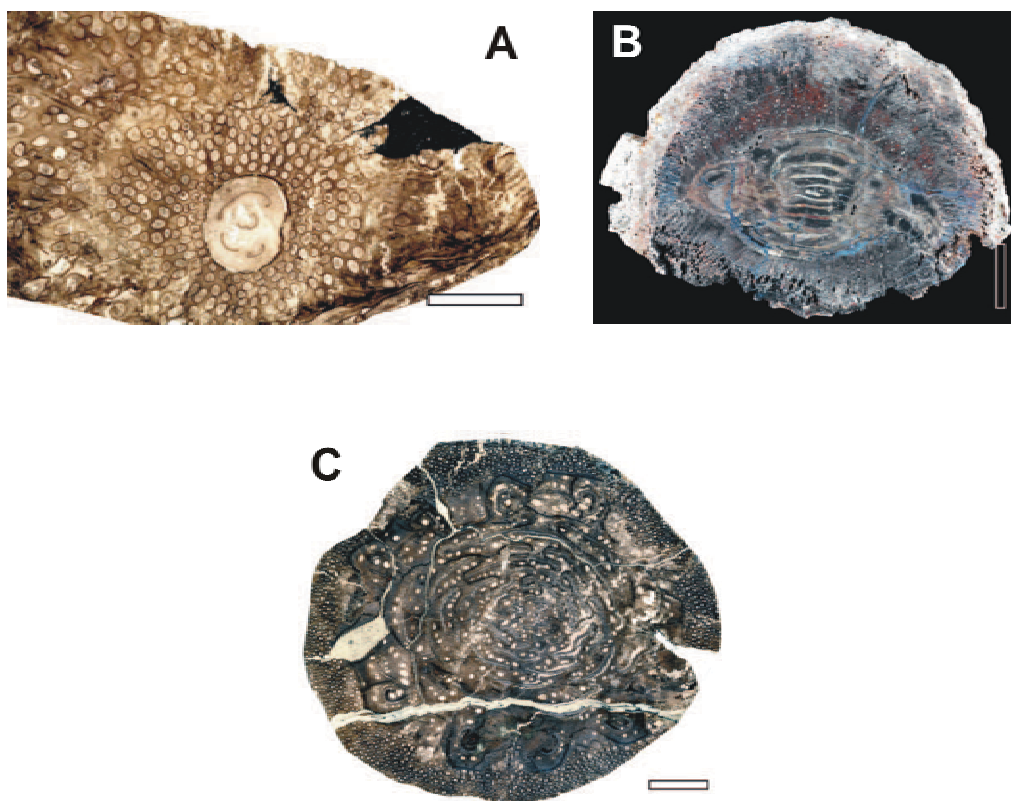


Figura 29 A- *Psaronius blicklei*, estelo com dois ciclos. Escala 3,0 cm. B- *Psaronius simplex*, filotaxia dística. Escala 2,0 cm. C- *Psaronius blicklei*, em nível superior, com vários ciclos. Escala 2,0 cm (TAYLOR *et al.*, 2009).

As informações alcançadas no estudo de Morgan (1959) e Mickle (1984) se traduzem nas modificações ontogenéticas identificadas em várias espécies de *Psaronius*, ou seja, aumento no número de feixes vasculares cíclicos, a transição de filotaxia decussada para helicoidal (e.g. *P. chasei* MORGAN, 1959, emend. MICKLE, 1984; *P. paucivasculosus* BICKLE ex MICKLE, 1984), o acréscimo de ortósticas no estelo, a disposição de bandas esclerenquimáticas no interior do estelo, as formas de emissão dos traços foliares, as morfologias destes traços ao longo do desenvolvimento e emissão e a presença ou ausência de células ou glândulas secretoras dispersas em vários tecidos. Todos constituem importantes atributos para a classificação das espécies.

Na América do Sul, o conhecimento das Marattiales fósseis é incipiente. De importância histórica é a espécie *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872, que conforme as especificações de Dolianiti (1948), foi o primeiro fóssil vegetal estudado do país (Fig. 30 A-C e E). Outros trabalhos relevantes estão na tabela 6 (Fig. 30 D).

Tabela 6- Trabalhos com Marattiales brasileiras.

Marattiales brasileiras		Bacia	
Espécie	Autores	Parnaíba	Paraná
<i>Psaronius brasiliensis</i>	Brongniart (1872), Pelourde (1912), Derby (1913), Herbst (1985)	X	
<i>Psaronius arrojadoi</i>	Pelourde (1914), Herbst (1985); Tavares <i>et al.</i> (no prelo)	X	X
<i>Psaronius sinuosus</i>	Herbst (1999)	X	
<i>Tietea singularis</i>	Solms-Laubach (1913), Derby (1915), Herbst (1986), Tavares <i>et al.</i> (no prelo)	X	X
<i>Tietea derbyi</i>	Herbst (1992)	X	
Marattiales/ Gen. et sp. indet.	Maniero (1954), Nehls (2004), Tavares <i>et al.</i> (no prelo)		X

As Marattiales também são registradas no Paraguai, Uruguai e Argentina (HERBST, 1975, 1979, 1987). Entretanto, *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987 é a única com descrição detalhada e posição estratigráfica confiável (Fig. 30).

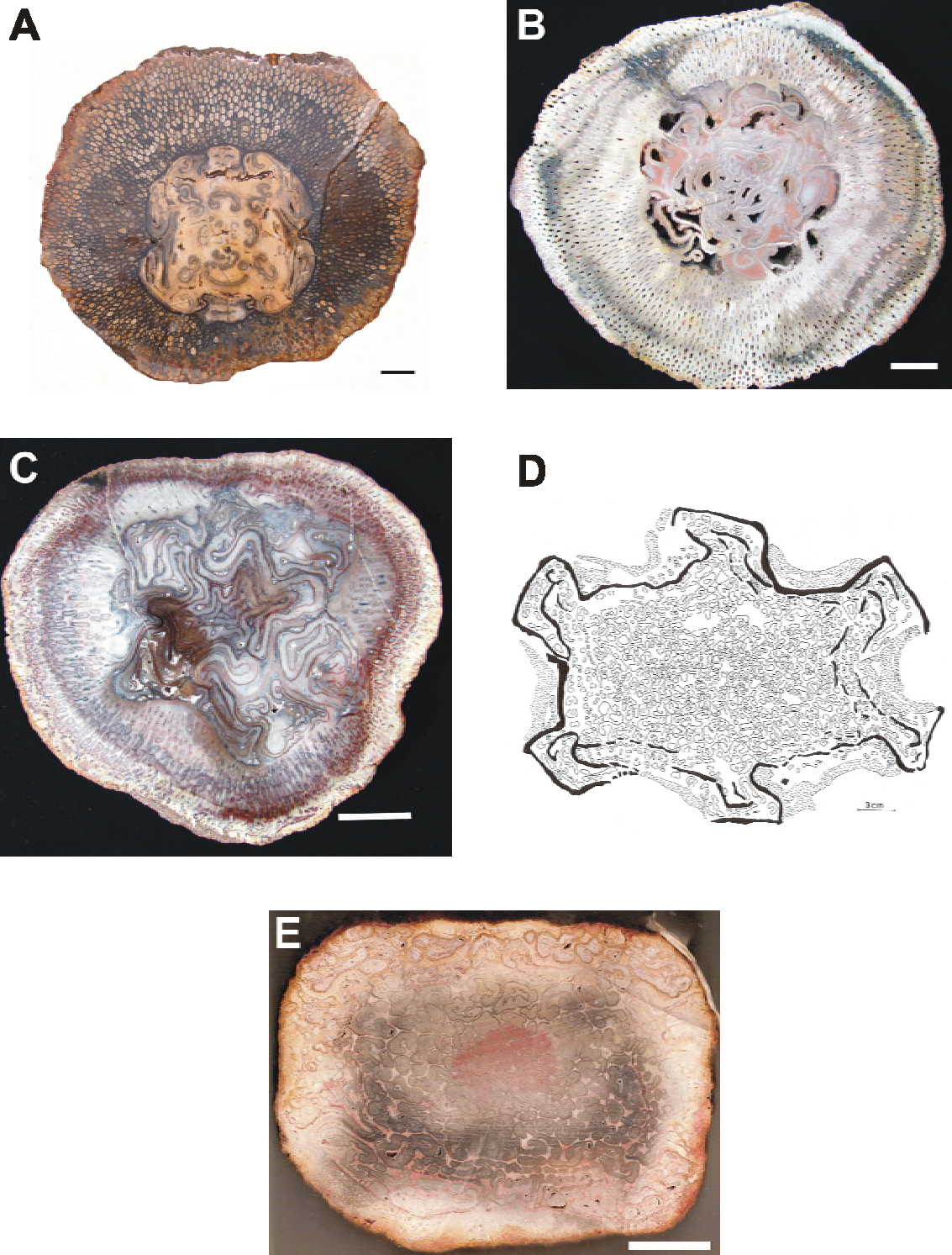


Figura 30 A- *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872. Escala 2,0 cm. B- *Psaronius arrojadoi* Pelourde emend. Herbst, 1985. Escala 2,0 cm. C- *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999. Escala 2,0 cm. D- *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987. Escala 3, 0cm (Herbst, 1987). E- *Tietea singularis* Solms-Laubach emend. Herbst, 1986. Escala 2,0 cm.

Referências bibliográficas

- ARAI, M. Chapadas: Relict of Mid-Cretaceous interior seas in Brazil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30(3), p. 436-438. 2000.
- ARCHANGELSKY, S., DE LA SOTA, E. Contribución al conocimiento de las filices permicas de Patagônia Extraandina. **Acta Geológica Lilloana**, v. 3, p. 85-126. 1960.
- ARRONDO, O. G. Estudio geológico y paleontológico em la zona de la Estância La Juanita y alrededores, Provincia Santa Cruz, Argentina. **Ver. Mis. La Plata (V. Ser.)** 7 (43): 1-194 p. 1972.
- ARRONDO, O. G. *Dizeugotheca branisae* v.sp. nueva filice eusporangiada del Pérmico inferior, Bolívia. **Revista del Museo de La Plata (nueva serie Paleontología)** 5, p. 55-61. 1967.
- BARBERENA M. C. *Australerpeton cosgriffi* v.g., v. sp., a Late Permian Rhinesuchoid amphibian from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 70, p. 125-137. 1998.
- BARBERENA, M. C. South American late Paleozoic Tetrapods. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 4, p. 67-75. 1972.
- BARBERENA M. C., DAEMON R. F. A primeira ocorrência de Amphibia (Labyrinthodontia) na Formação Rio do Rasto; implicações geocronológicas e estratigráficas. 28º CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA. São Paulo, Brazil. **Anais ...**, 2: 251-261. 1974.
- BARBOSA, O., GOMES, F.A. Carvão mineral na Bacia do Tocantins-Araguaia. **Boletim DGM**, 174, Rio de Janeiro, p.7-33. 1957.
- BARTHEL, M. **Die Madensteine vom Windberg, Deutschland**. In: Geheimnisse Versteinerter Pflanzen Faszination aus Jahrmillionev. (Editores): Dernbach, U., Tidwell, W. D. Editora: D'oro Verlag. Deutschland. p. 232. 2002.
- BARTHEL, M. *Pecopteris*-Arten E. F. von Schlotheims aus Typuslokalitäten in der DDR. **Schriften.geol. Wiss.**, v. 16, p. 275-304. 1980a.
- BARTHEL, M. *Pecopteris (Scoleopteris)*-Arten aus dem Rotliegenden von Manebach in Thüringev. **Wissenschaftliche Zeitschrift der Humboldt-Universität zu Berlin. Math-Nat. R.**, v. 29 (3), p. 351-366. 1980b.
- BARTHEL, M., GÖTZELT, V., URBAN, G. Die Rotliegendflora Sachsens. **Abhandlungen Des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie Zu Dresden**, v. 24, p. 1-190. 1976.
- BARTHEL, M.R., WEISS, H. Xeromorphe Baumfarne im Rotliegend Sachsens. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 20, p. 45-56. 1997.
- BARTHEL, M., REICHEL, W., WEISS, H-J. "Madensteine" in Sachsen. Neue funde von *Scoleopteris elegans* Zenker in der Typus-Lokalität. **Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden**, v. 41, p. 117-135. 1995.

BATEMAN, R. M., CRANE, P. R., DIMCHELE, W. A., KENRICK, P. R., ROWE, V. P., SPECK, T., STEIN, W. E. Early evolution of land plants: Phylogeny, Physiology, and Ecology of the Primary Terrestrial Radiations. **Annual Review Ecology, Evolution and Systematics**, v. 29, p. 263-292. 1998.

BECK, C. B., SCHMID, R., ROTHWELL, G. W. Stelar morphology and the primary vascular system of seed plants. **The Botanical Review**, v. 48(4), p. 692-815. 1982.

BEGON, M., TOWNSEND, C. R., HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistema**. 4 edç. Edt. Artmed. 752 p. 2007.

BERNARDES-DE- OLIVEIRA, M. E. C., ROHN, R., RICARDI-BRANCO, F., ZAMPIROLI, A. P., MUNE, S. E., AMARAL, P. G., LONGHIM, M.E., CASTRO-FERNANDES, M. C., LAGES, L. C. Late Carboniferous to Early Permian glacial related paleofloras from northeastern Paraná Basin, Brazil. In: GONDWANA 12, 2005, Mendoza. **Abstracts**. Mendoza : Academia Nacional de Ciencias, 2005. v. 1. p. 70-70. 2005.

BOEGER, M. R. T., CAVICHIOLO, L. E., PIL, M. W., LABIAK, P. H. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). **Hoehnea**, n 34 (4), p. 553-561. 2007.

BERTHELIN, M., BROUTIN, J., KERP, H., CRASQUIN-SOLEAU, S., PLATEL, J. P., ROGER, J. The Oman Gharif mixed paleoflora: a useful tool for testing Permian Pangea reconstructions. **Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology**, v. 196, p. 85-98. 2003.

BROUSMICHE, C., COQUEL, R., WAGNER, R., H. Les *Scolecoperis* du Stéphanien Supérieur du Bassin de Puertollano (Espagne). **Geobios**, v. 25 (3), p. 323-339. 1992.

BOUREAU, E. **Traité de Paléobotanique. Tome IV. Fascicule I.Filicophyta**. Editora: Masson et C^{ie}. 519 p. 1970.

BRONGNIART, A. Notice sur Le *Psaronius brasiliensis*. **Bulletin de la Société Botanique de France**, v. 19, p. 3-10. 1872.

CALDAS, E., MUSSA, D., LIMA FILHO, F., RÖSLER, O. Nota sobre a ocorrência de uma floresta petrificada de idade permiana em Teresina, Piauí. **Boletim IG-USP**, publicação especial, v.7, p.69-87. 1989.

CAPRETZ, R.L. **Paleoecologia e Tafonomia da Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional (Bacia do Parnaíba, Permiano)**. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Tese de Doutorado, 172 p. 2010.

CAZZULO-KLEPZIG, M. Estudo da tafoflórula do Membro Morro Pelado na sua localidade tipo. **Pesquisas**, v. 11, p. 225-303. 1978.

CHAHUD, A., PETRI, S. Levantamento inicial dos fósseis vegetais da Fácies Ibicatu, Formação Tatuí (Permiano) do Estado de São Paulo. In: PALEO SP 2009, Guarulhos. **Boletim de Resumos...**, Sociedade Brasileira de Paleontologia - Núcleo São Paulo, Universidade de Guarulhos. v.1, p. 43. 2009.

CHALONER, W. G., CREBER, G. T. Fossil plants as indicators of Late Paleozoic plate positions. In: Audley-Charles, M.G., Hallam, A. (eds.), **Gondwana and Tethys**. Spec. Pub. Geol. Soc. Lond., v. 37, p. 201-210. 1988.

CHALONER, W. G., MEYEN, S. V. Carboniferous and Permian flora of the northern continents. In: **Atlas of palaeogeography**. Ed. A. Hallam, Elsevier, Amsterdam, 169-186 p. 1973.

CHALONER, W. G., LACEY, W.S. The distribution of Late Paleozoic floras. In: **Organisms and continents through time**. Ed. V.F. Hughes. Spec. Pap. Palaeont., v.12, 271-289p. 1973.

CHRISTENHUSZ, M. J. M., TUOMISTO, H., METZGAR, J. S., PRYER, K. M. Evolutionary relationships within the Neotropica, eusporangiate ferns genus *Danaea* (Marattiaceae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 46, p. 34-48. 2008.

CLEAL, C.J.; THOMAS, B. A. Carboniferous and Permian palaeogeography. In: Cleal, C.J. (Ed.). **Plant fossils in geological investigation: the Palaeozoic**. England: Ellis Horwood, p.155-181. 1991.

COIMBRA, A. M. **Estudo sedimentológico e geoquímico do Permo-Triássico da Bacia do Maranhão**. São Paulo. USP. Inst. Geoc. 2v. (Tese). 1983.

COIMBRA, A. M., MUSSA, D. Associação lignitaflorística na formação Pedra de Fogo, (Arenito Cacunda), Bacia do Maranhão-Piauí, Brasil. **Anais do XXXIII Congresso Brasileiro de Geologia**, Rio de Janeiro, p. 591-605. 1984.

CORDA, A. J. **Flora Protogaea. Beiträge zur Flora der Vorwelt**. S. Calvary and Co., Berlín. 128p. 1845.

COUTINHO, L. M. O conceito de bioma. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20 (1), p. 13-23. 2006.

COX C. B., Hutchinson P. Fishes and amphibians from the Late Permian Pedra do Fogo Formation of Northern Brazil. **Palaeontology**, v. 34, p. 561-573. 1991.

CRONK, Q. C. B. **The molecular organography of plants**. Oxford University Press, New York, 258pp. 2009.

COTTA, B. Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau. **Leipzig und Dresden (Arnoldische Buchhandlung)**, 89p. 1832.

CÚNEO, R., ARCHANGELSKY, S. Sobre la presencia de helechos arborescentes em La Formacion Rio Genoa, Provincia de Chubut. Argentina. In: SIMPOSIO ARGENTINO DE PALEOBOTANICA 1987.Y PALINOLOGIA.,1., 1987, Buenos Aires. **Actas ...** Buenos Aires, 1987. 13-15. 1987.

DELLA FÁVERA, J. C. **Tempestitos da Bacia do Parnaíba**. Porto Alegre, UFRGS. Tese de Doutorado. 1990.

DELEVORYAS, T., TAYLOR, T. V., TAYLOR, E. L. A marattialean fern from the Triassic of Antarctica. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 74, p. 101-107. 1992.

DENG, S. H., WAN, C. B., YABG, J. G. Discovery of a Late Angara-Cathaysia mixed flora from Acheng of heilngjiang, China, with discussions on the closure of the Paleosian Ocean. **Science in China Series D: Earth Sciences**, v. 52 (11), p. 1746-1755. 2009.

DERBY, O. A. Observations on the stem structure of *Psaronius brasiliensis*. **American Journal of Science**, v. 36, p. 489-497. 1913.

DIAS, E. V., BARBERENA, M. C. A Temnospondyl Amphibian from the Rio do Rasto Formation, Upper Permian of Southern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 73 (1), p. 135-143. 2001.

DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R. R., RÖßLER, R. Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional. – O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, editado by Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A, Souza, C.R.G., Fernandes, A.C. S. Edç. 2. vol. 2. p. 337-354. Brasília: CPRM/SIGEP. 2009.

DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R. R., RÖßLER, R. Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional. – O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, editado by Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A, Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S. Edç. 1, vol. 1. p. 1-15. 2007. Brasília: www.unb.br/ig/sigep/sitio104/sitio104.pdf

DIAS-BRITO, D., CASTRO, J. C. **Caracterização geológica e paleontológica do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins**. Relatório Interno. (não publicado). Rio Claro, UNESP, 33 p. 2005.

DIMICHELE, W. A., TABOR, V. J., CHANEY, D. S., NELSON, W. J. From wetlands to wet spots: Environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras. **Geological Society of America**, Special Paper, v. 399, p. 223-248. 2006.

DIMICHELE, W. A., MONTANEZ, I. P., POULSEN, C. J., TABOR, J. Climate and vegetational regimes in the late Paleozoic ice age earth. **Geobiology**, v.7, p. 200-226. 2009.

DIMICHELE, W. A., PHILLIPS, T. L. The ecology of Paleozoic ferns. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v.119, p. 143-159. 2002.

DIMICHELE, W. A. & PHILLIPS, T. L. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 106: 39-90. 1994.

DIMICHELE, W.A., PHILLIPS, T.L. Monocyclic *Psaronius* from the Lower Pennsylvanian of the Illinois Basin. **Canadian Journal of Botany**, v. 55, p. 2514-2524. 1977.

DINO, R., ANTONIOLI, L., BRAZ, S. M. V. Palynological data from the Trisidela Member of Upper Pedra de Fogo Formation (“Upper Permian”) of the Parnaíba Basin, Northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 3, p. 24-35. 2002.

DOLIANITI, E. Relações entre as Floras Paleozóicas do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 44, p. 113-117. 1972.

DOLIANITI, E. A paleobotânica no Brasil. **Bol. Div. Geol. Miner.**, DNPM, v.123, p. 1-87. Rio de Janeiro. 1948.

DOLIANITI, E. Notícia sobre novas formas na “Flora de *Glossopteris*” do Brasil Meridional. **Div. Geol. Miner.**, DNPM, v. 34, p. 1-6. 1946.

EWART, R. B. Two new members of the genus *Scolecopteris*. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 48, p. 275-289. 1961.

FARIA JR., L. E. C. **Estudo sedimentológico da Formação Pedra de Fogo- Permiano, Bacia do Maranhão**. Dissertação de Mestrado. 57 p. UFPA. 1979.

FARIA JR., L. E., TRUCKENBRODT, W. Estratigrafia e Petrografia da Formação Pedra de Fogo. **Anais do XXXI Congresso Brasileiro de Geologia**, v.2, p. 740-754. 1980.

FILHO, F. P. A., FELIZARDO, M. P. P. Florística e aspectos ecológicos da pteridoflora em três segmentos florestais ao longo do rio Pindaíba, Mato Grosso. **Pesquisas, Botânica**, v. 58, p. 227-244. 2007.

FLUTEAU, F., BESSE, J., BROUTIN, J., BERRTHELIN, M. Extension of Cathaysian flora during the Permian Climatic and paleogeographic constraints. **Earth and Planetary Science Letters**, v. 93, p. 603-616. 2001.

FREYTET, P.; GALTIER, J.; RONCHI, A.; SCHNEIDER, J. W.; TINTORI, A.; WERNEBURG, R. Early Permian continental biota from Southeastern Sardinia (Ogliastra and Gerrei). **Rend. Soc. Paleont. Ital.**, v. 1, p. 169-179. 2002.

GALTIER, J., RONCHI, A., BROUTIN, J. Early Permian silicified floras from the Perdasdefogu Basin (SE Sardinia): comparison and bio-chronostratigraphic correlation with the floras of the Autun Basin (Massif central, France). **Geodiversitas**, v. 33 (1), p. 43-69. 2011.

GALTIER, J. A new look at the permineralized flora of Grand-Groix (Late Pennsylvanian, Saint-Etienne basin, France). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 152, p. 129-140. 2008.

GALTIER, J., SCOTT, A. C. Diversification of early ferns. **Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, B**, v. 86, p. 289-301. 1985.

GALTIER, J., PHILLIPS, T. L. Swamp vegetation from Grand’Croix (Stephanian) and Autun (Autunian), France, and comparisons with coal-ball peats of the Illinois basin. **C.R. 9th Congr. Interv. Strat. Geol. Carbonif. Urbana**, v. 5, p. 13-24. 1985.

GALTIER, J., PHILLIPS, T. L. Structure and evolutionary significance of Palaeozoic ferns. In: Camus, J. M., Gibby, M., John, R. J. (Edtrs.) **Pteridology in Perspective**, 417-433 p. Royal Botanic Garden, Kew. 1996.

GEINITZ, H. B. Fossile Myriopoden in dem Rothliegenden bei Chemnitz. **Stizb. Naturwiss. Ges. Isis**. 28p. 1872.

GERRIENNE, P., DILCHER, D., BERGAMASCHI, S, MILAGRES, I. M., PEREIRA, E., RODRIGUES, M. A. C. An exceptional specimen of the early land plant *Cooksonia paranensis*, and a hypothesis on the life cycle of the earliest eutracheophytes. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 142 (3-4), p. 123-130. 2006.

GIBBS, M. T., REES, P. MCA., KUTZBACH, J. E., ZIEGLES, A. M., BEHLING, P. J., ROWLEY, D. B. Simulation of Permian climate and comparisons with climate-sensitive sediments. **The Journal of Geology**, v. 110, p. 33-55. 2002.

GÓES, A.M. **A Formação Poti (Carbonífero Inferior) da Bacia do Parnaíba**. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 230 p. 1995.

GÓES, A.M. & COIMBRA, A.M. As bacias sedimentares da Província Sedimentar do Meio-Norte. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 5, 1996. **Boletim de Resumos Expandidos**, Belém, UFPA, p. 186-187. 1996.

GÓES, A. M. O, FEIJÓ, F. J. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 8 (1), p. 57-67. 1994.

GODOY, D.F.; HACKSPACHER, P.C.; GLASMACHER, U.A. Eocarboniferous and Neotriassic cooling events on Cambrian sediments from the Borborema Province, NE Brazil: zircon fission track methodology. In: 12th International Conference on Thermochronology, Thermo2010, Glasgow, Scotland. **Abstract Volume**, CD-ROM, p. 103. 2010.

GONÇALVES, E. G., LORENZI, H. **Morfologia vegetal: Organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares**. Ed. Instituto Plantarum de Estudos da Floresta LTDA. São Paulo. 441p. 2007.

GOLONKA, J., FORD, D. Pangean (Late Carboniferous-Middle Jurassic) paleoenvironment and lithofacies. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, p. 1-34. 2000.

GRAHAM, R. Pennsylvanian flora of Illinois as revealed in coal balls. I. **Botanical Gazette**, v. 35, p. 453-476. 1934.

GRAND'EURY, F. C. Flore Carbonifère du Département de La Loire et du centre de la France. **Acad. Sci. de Inst. De France, Mem.** v. 24. 624p. 1877.

HERBST, R. Helechos Pérmicos del Paraguay. In: CONGRESO ARG. PALEONT. Y BIOESTRATIGR., 1., 1975, Tucumán. **Actas...** Tucumán. 1975. p. 428-439. 1975.

HERBST, R. Paleontological and stratigraphic research in Paraguay. **National Geographic Society Research Reports, Projects**, p. 343-352. 1979.

HERBST, R. Nueva descripción de *Psaronius arrojadoi* (Pelourde) (Marattiales), Del Permico de Brasil. **Ameghiniana**, v 21(2-4), p. 243-258. 1985.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. I. The family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solms-Laubach, from the Permian Brazil. In: CONGRESO ARGENTINO PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4, 1986, **Actas...** 1986. p. 163-171. 1986.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. II. *Tuvichapteris solmsi* nov. gen. et. sp. From the Permian of Paraguay and Uruguay. In: CONGRESO LATINO- AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 4., 1987, Bolívia. **Anais...** Bolívia:1987. p. 267-282. 1987.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. III. *Tietea derbyi* v. sp., from the Permian of Brazil. **Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg**, v.147, p. 155-161. 1992.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. IV. Two species of *Psaronius* from Araguaína, State of Tocantins, Brazil. **Facena**, v. 15, p. 9-17. 1999.

HILL, C. R., CAMUS, J. M. Evolutionary cladistics of marattialean ferns. **Bulletin of the British Museum: Natural History (Botany)**, v. 14 (4), p. 219-300. 1986.

HILL, C. R., WAGNER, R. H., EL-KHAYAL. *Qasimia* gen. nov., an early *Marrattia*-like fern from the Permian of Saudi Arabia. **Scripta Geologica**, v.79, p. 1-50. 1985.

HILTON, J., CLEAL, C. J. The relationship between Euramerican and Cathaysian tropical floras in the Late Paleozoic: Palaeobiogeographical and palaeogeographical implications. **Earth-Science Reviews**, v. 85, p. 85-116. 2007.

HILTON, J., WANG SHI-JUN, GALTIER, J., GLASSPOLL, I., STEVENS, L. An Upper Permian permineralized plant assemblage in volcanoclastic tuff from the Xuanwei Formation, Guizhou Province, southern China, and its paleofloristic significance. **Geological Magazine**, v.141 (6), p. 661-674. 2004.

HMICH, D., SCHNEIDER, J. W., SABER, H., VOIGT, S., EL WARTITI, M. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate. In: Lucas, S. G., Cassinis, G., Schneider, J. W. (eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 265, p. 297-324. 2006.

IANNUZZI, R., RÖSLER, O. Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, p. 71-94. 2000.

IANNUZZI, R., PFEFFERKORN, H.W. A pre-glacial, warm-temperate floral belt in Gondwana (Late Viséan, Early Carboniferous). **Palaios**, v. 17, p. 571-590. 2002.

Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística-IBGE-Censo-2010. http://www.ibge.gov.br/home/estatistica/populacao/censo2010/tabelas_pdf/total_populacao_tocantins.pdf

KENRICK, P. The relationships of vascular plants. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B.**, v. 355, p. 847-855. 2000.

KENRICK, P., CRANE, P. R. **The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Smithsonian Series in Comparative Evolutionary Biology.** Washington: Smithsonian Institution Press. 440 p. 1997a.

KENRICK, P., CRANE, P. R. The origin and early evolution of plants on land. **Nature**, v. 389, p. 33-39. 1997b.

KERP, H., HAMAD, A. A., VÖRDING, B., BANDEL, L. Typical Triassic Gondwanan floral elements in the Upper Permian of the paleotropics. **Geology**, v. 34 (4), p. 265-268. 2006.

KIDSTON, R. Fossil plants of the Carboniferous rocks of Great Britain, pt. 4. **Mem. Geol. Surv. G. B.**, v. 2, p. 277-375. 1923.

KLEKOWSKI, E. J., JR. Reproductive biology of the Pteridophyta. II. **Theoretical considerations. Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 62, p. 347–359. 1969.

KRINGS, M., SCHULTKA, S. A seed-bearing lobatopterid frond segment from the Westphalian D (Upper Pennsylvanian) of south-central Germany. **International Journal of Coal Geology**, v. 83, p. 125-131. 2010.

LARGE, M. F., BRAGGINS, J. E. **Tree Ferns**. Portland. Cambridge. 359 p. 2004.

Lei v.º 1.179, de 4 de outubro de 2000. p. 21455-21456.
<http://areasprotegidas.to.gov.br/conteudo.php?id=41>

LESNIKOWSKA, A. D., WILLARD, D. A. Two new species of *Scolecopteris* (Marattiales), sources of *Torispora secures* Balme and *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson et Venkatachala. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 95, p. 211-225. 1997.

LESNIKOWSKA, A., GALTIER, J. Permineralized Marattiales from the Stephanian and Autunian of central France: a reinvestigation of *Grandeuryella renaultii* (Stur) Weiss emend. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 72, p. 299-315. 1992.

LESNIKOWSKA, A. D., MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattialeans: New species of *Scolecopteris* (Marattiales) from the Pennsylvanian of North America. **American Journal of Botany**, v. 72 (5), p. 649-658. 1985.

LIMA FILHO, F. P. **A sequência Permo-Pensilvaniana da Bacia do Parnaíba**. Tese de doutorado. 1v. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. 1998.

LIMA, E. A. M., LEITE, J. F. Projeto estudo global dos recursos minerais da Bacia Sedimentar do Parnaíba: Integração Geológica-Metalogenética. Recife, Convênio DNPM - Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais.v. I, p. 124-132. **Relatório técnico**. 1978.

LIU, Z. H., LI, C. S. Fertile pinnules of *Danaeites rigida* Gu and Zhi (Marattiales) from the Upper Permian of south China. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 136, p. 107-117. 2001.

LIU, Z. H., LI, C. S., HILTON, J. *Zhutheca* Liu, Li et Hilton *gev. nov.*, the fertile pinnules of *Fascipteris densata* Gu et Zhi and their significance in marattialean evolution. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 109 (2), p. 149-160. 2000.

LUCAS, S. G. A global hiatus in the Middle Permian tetrapod fossil record. **Stratigraphy**, v. 1 (1), p. 47-64. 2004.

LUCAS, S. G., SCHNEIDER, J. W., CASSINIS, G. Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology: an introduction. In: Lucas, S. G., Cassinis, G., Schneider, J. W. (eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society, London, Special Publications**, v. 265, p. 1-14. 2006.

MAMAY, S. H. Some American carboniferous fern fructifications. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 37, p. 409-476. 1950.

MANIERO, J. Contribuição ao estudo de Pteridíneas do sul do Brasil. In: Lange, F.W. (Ed). **Paleontologia do Paraná. Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná**. Volume Comemorativo do 1º- Centenário do Estado do Paraná. Curitiba, p. 151-152. 1954.

- MAPES, G., SCHABILION, J. T. *Millaya* gen. v., an Upper Paleozoic genus of Marattialean synangia. **American Journal of Botany**, v. 66 (10), p. 1164-1172. 1979.
- MAPES, G., SCHABILION, J. T. A new species of *Acitheca* (Marattiales) from the Middle Pennsylvanian of Oklahoma. **Journal of Paleontology**, v. 53 (3), p. 685-694. 1979.
- MATYSOVÁ, P; RÖSSLER, R.; GÖTZE, J.; LEICHMANN, J.; FORBES, G.; TAYLOR, E.L.; SAKALA, J.; GRYGAR, T. Alluvial and volcanic pathways to silicified plant stems (Upper Carboniferous–Triassic) and their taphonomic and palaeoenvironmental meaning. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 292, p. 127–143. 2010.
- MESNER, J. C., WOOLDRIDGE, L. C. P. Estratigrafia das bacias paleozoicas e cretáceas do Maranhão. **Boletim Técnico da Petrobrás**. Rio de Janeiro, v.7 (2), p. 137-164. 1964.
- MEYEN, S. V. **Fundamental of palaeobotany**. Chapman & Hall, Londov. 1987.
- MICKLE, J. E. Taxonomia of specimens of the Pensylvanian age marrattialean fern *Psaronius* from Ohio and Illinois. **Illinois State Museum Scientific Paer**, v. 19, p. 1-64. 1984.
- MILAGRES, I. M., PEREIRA, E., BERGAMASCHI, S., RODRIGUES, M. A. C., GERRIENNE, P. O registro da taoflora devoniana observada no Arco de Ponta Grossa, Bacia do Paraná, e suas implicações peleoogeográficas. In: **Paleontologia: cenários da vida**. v. 1. Editores: Carvalho, I. S., Cassab, R. C. T., Schwanke, C., Carvalho, M. A., Fernandes, A. C. S., Rodrigues, M. A. C., Carvalho, M. S. S., Arai, M., Oliveira, M. E. Q. Rio de Janeiro, Editora : Interciência. 25-48 p. 2007.
- MILANI, E. J., THOMAZ FILHO, A. Sedimentary basins of South America. In: Cordani, U. G., Milani, E. J., Thomaz Filho, A., Campos, D. A. (ed.). 2000. **Tectonic evolution of South America**. Rio de Janeiro. .p 389-450. 2000.
- MILLAN, J, H. **Macroflórula carbonífera de Monte Mor, Estado de São Paulo**. Tese Doutorado. Instituto de Geociências (USP). 1972.
- MILLAY, M. A. A review of permineralized Euramerican Carboniferous tree ferns. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 95, p. 191-209. 1997.
- MILLAY, M. A. Sudies of Paleozoic Marattialeans: An Early Pennsylvanian species of the fertile fern *Scolecopteris*. **American Journal of Botany**, v. 69 (5), p. 728-733. 1982b.
- MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattialeans: A monograph of the American species of *Scolecopteris*. **Palaeontographica Abt. B.**, v. 169, p. 1-69. 1979.
- MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattialeans: The morphology and Phylogenetic position of *Eeoangiopteris goodii* sp. v. **American Journal of Botany**, v. 65 (5), p. 577-583. 1978.
- MILLAY, M. A. *Acaulangium* gen. v., a fertile marattialean from the Upper Pennsylvanian of Illinois. **American Journal of Botany**, v. 64 (2), p. 223-229. 1977.
- MILLAY, M. A., GALTIER, J. Studies of Paleozoic Marattialean ferns: *Scolecopteris globiforma* v. sp., from the Stephanian of France. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 63, p. 163-171. 1990.

- MORAN, R. C. The importance of mountains to pteridophytes, with emphasis on Neotropical montane forest. In: S. P. Churchill et al., editors. **Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forests**. New York Botanical Garden, Bronx. 359-363 p. 1995a.
- MORGAN, J. The morphology and anatomy of American species of *Psaronius*. **Illinois Biological Monographs**, v. 27, 107p. Urbana. 1959.
- MORGAN, J., DELEVORYAS, T. An anatomical study of *Stipitopteris*. **American Journal of Botany**, v. 39, p. 474-478. 1952a.
- MORGAN, J., DELEVORYAS, T. *Stewartiopteris singularis*: a new Psaroniaceae fern rachis. **American Journal of Botany**, v. 39, p. 479-484. 1952b.
- MUNE, S. E., BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M. E. C. Revisão da taoflora interglacial neocarbonífera de Monte Mor, SP (Subgrupo Itararé), nordeste da Bacia do Paraná. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 37(3), p. 427-444. 2007.
- MURDOCK, A. G. Phylogeny of Marattioid ferns (Marattiaceae): Inferring a root in the absence of a closely related outgroup. **American Journal of Botany**, v. 95 (5), p. 626-641. 2008a.
- MURDOCK, A. G. A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*. **Taxon**, v. 57 (3), p. 737-755. 2008b.
- MUSSA, D., COIMBRA, A. C. Novas perspectivas de comparação entre as taofloras permianas (de lenhos) das bacias do Paraná e Parnaíba. **Anais do X Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Rio de Janeiro. Vol. II. p. 901-923. 1987.
- NEHLS, C. A. **Taxonomia de lenhos do planalto de Canoinhas, Santa Catarina, Brasil (Permiano da Bacia do Paraná)**. Florianópolis, 105p. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Santa Catarina. 2004.
- NONDORF, S. L., DOOLEY, M. A., PALMIERI, M., SWATZELL, L. J. The Effects of pH, Temperature, Light Intensity, Light Quality, and Moisture Levels on Spore Germination in *Cheilanthes feei* of Southeast Missouri. **American Fern Journal**, v. 93(2), p. 56-69. 2003.
- ODREMAN, O., RICARDI, F. Flora paleozóica de la región de Carache, estado Trujillo, Venezuela. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Geólogos**, v. 45, p. 33-41. 1992.
- OLIVEIRA, D. **Filicíneas férteis da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Santa Catarina e Paraná)**. Trabalho de conclusão de curso. Instituto de Biociências, Universidade Estadual de São Paulo, Rio Claro. 73p. 1994.
- PAGE, C. V. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 119, p. 1-33. 2002.
- PARRISH, J. T. Climate of the Supercontinent Pangea. **The Journal of Geology**, v. 101, p. 215-233. 1993.
- PELOURDE, F. Observations sur le *Psaronius brasiliensis*. **Annales des Sciences Naturelles Botanique**. 9.º Série. p. 337-352. 1912.

PELOURDE, F. A propos des Psaroniées du Brésil. **Association Française pour L'avancement des Sciences. 43, Compte-Rendu de la 43 session Le Havre.** p. 442-445. 1914. Disponível em: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k201218n/f441.image>

PETRI, S. & FÚLFARO, V. J. **Geologia do Brasil.** USP, São Paulo. 631 p. 1983.

PFEFFERKORN, H. W. Pennsylvanian tree fern compressions Caulopteris, Megaphyton, and Artisophyton *gev. nov.* in Illinois. **Illinois State Geological Survey, Circular**, v. 492, 1-31p. 1976.

PFEFFERKORN, H. W., THOMSON, M. C. Changes in dominance patterns in upper Carboniferous plant-fossil assemblages. **Geology**, v.10, p. 641-644. 1982.

PHILLIPS, T. L., PEPPERS, R. A., AVCIN, M. J. LAUGHNAN, P. F. Fossil plants and coal. Patterns of change in Pennsylvanian coal swamps of the Illinois Basin. **Science**, v. 187, p. 1367-1369. 1974.

PIETROBOM, M. R., BARROS, I. C. L. Pteridoflora do Engenho Água Azul, Município de Timbaúba, Pernambuco, Brasil. **Rodriguésia**, v. 58 (1), p. 85-94. 2007.

PINTO, C. P., SAD, J. H. G. Revisão estratigráfica da Formação Pedra de Fogo, borda sudoeste da Bacia do Paranaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 34, Goiânia. **Anais...**, SBG. v. 1, p. 346-358. 1986.

POULSEN, C. J., POLLARD, D., MONTAÑEZ, I. P., ROWLEY, D. Late Paleozoic tropical climate response to Gondwanan deglaciation. **Geology**, v. 35 (9), p. 771-774. 2007.

PRADO, J. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Pteridophyta – Aspleniaceae. **Rodriguésia**, v. 56 (86), p. 29-32. 2005a.

PRADO, J. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. Pteridophyta, Blechnaceae. **Rodriguésia**, v. 56 (86), p. 33-34. 2005b.

PRYER, K. M., SCHUETTPELZ, E., WOLF, P. G., SCHNEIDER, H., SMITH, A. R., CRANFILL, R. Phylogeny and evolution of ferns (Monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. **American Journal of Botany**, v. 91 (10), p. 1582-1598. 2004.

PRYER, K. M., SCHNEIDER, H., SMITH, A. R., CRANFILL, R., WOLF, P. G., HUNT, J. S., SIPES, S. D. Horsetails and ferns are a monophyletic group and the closest living relatives to seed plants. **Nature**, v. 409, p. 618-622. 2001a.

PRICE, L. I. Um anfíbio labirintodonte da Formação Pedra de Fogo, Estado do Maranhão. **Div. Geol. Minas, Bol.** 124, 32 p. 1948.

PŠENIČKA, J., BEK, J., CLEAL, C. J., WITTRY, J., ZODROW, E. L. Description of synangia and spores of the holotype of the Carboniferous fern *Lobatopteris miltoni*, with taxonomic comments. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 155, p. 133-144. 2009.

PŠENIČKA, J., BEK, J., ZODROW, E.L., CLEAL, C. J., HEMSLEY, A. R. A new late Westphalian fossil marattialean fern from Nova Scotia. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 142, p. 199-212. 2003.

- RAVEN, P. H., EVERT, R. F., EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 7.º Edição. Editora: Guanabara Koogav. 856p. 2007.
- READ, C. B. Plantas fósseis do Neo-Paleozóico do Paraná e Santa Catarina. **Div. Geol. Miner. DNPM**, Monogr. XII. p. 1-102. 1941.
- REES, P. MCA., GIBBS, M. T., ZIEGLER, A. M., KUTZBACH, J. E., BEHLING, P. J. Permian climates: Evaluating model predictions using global paleobotanical data. **Geology**, v. 27 (10), p. 891-894. 1999.
- RETALLACK, G. J. What to call early plant formations on land. **Palaios**, v. 7, p. 508-520. 1992.
- RICARDI-BRANCO, F. Venezuelan paleoflora of the Pennsylvanian-Early Permian: Paleobiogeographical relationships to central and western equatorial Pangea. **Gondwana Research**, v. 14, p. 297-305. 2008.
- RICARDI-BRANCO, F., RÖSLER, O., ODREMAN, O. La Flora Euroamericana de Carache (Carbonífero Tardio-Pérmico Temprano), Municipio de Carache, Noroeste de Venezuela. **Plântula**, v. 3 (3), p. 153-167. 2005.
- RICARDI, F., RÖSLER, O., ODREMAN, O. Tafoflora de *Delnortea* (Gigantopterídeae) de Loma de san Juan (Formación Palmarito, NO de Venezuela) y sus relaciones paleofitogeográficas em El Artinskiano (Neopaleozoico). **Plântula**, v. 2 (1-2), p. 73-86. 1999.
- RICARDI, F., RÖSLER, O. Proposta de um Gondwana tropical no Neopaleozóico. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 17 (39/2), p. 747-753. 1994.
- ROHN, R. **Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano do leste de Santa Catarina e do Paraná**. 1994. 2v. Tese de doutorado em Geologia Sedimentar-Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 1994.
- ROHN, R. The Passa Dois Group (Paraná Basin, Permian): investigations in progress. In: I Workshop - Problems in the Western Gondwana Geology, South America - Africa correlations: du Toit revisited, Gramado, 2007. **Extended Abstracts**, p. 151-157. 2007.
- ROHN, R., RÖSLER, O. Middle to Upper Permian Phyt stratigraphy of the Eastern Paraná Basin. **Revista Universidade de Guarulhos-Geociências**, volume especial, nº especial, p. 69-73. 2000.
- ROHN, R., RÖSLER, O. Folhas denteadas da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático. **Boletim IG-USP**, Publ. Esp., 7, p. 127-137. 1989.
- ROHN, R., RÖSLER, O. Relações entre a flora Permiana do Gondwana e as floras das províncias setentrionais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro.SBP, **Anais ...**, v. 2, p. 885-888. 1987.
- ROHN, R., RÖSLER, O. Pteridófilas Pecopteróides da Formação Rio do Rasto no Estado do Paraná e da Formação Estada Nova no Estado de São Paulo (Bacia do Paraná, Permiano Superior). **Boletim IG-USP**, v. 17, p. 57-76. 1986.

ROSCHER, M., SCHNEIDER, J. W. Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 256, p. 95-136. 2006.

RÖßLER, R. Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Lucas, S. G., Cassinis, G. & Schneider, J. W. (Eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 265, p. 39-63. 2006.

RÖßLER, R. The late Paleozoic tree fern *Psaronius*-an ecosystem unto itself. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 108, p. 55-74. 2000.

RÖßLER, R. Die Versteinierung von Hölzern – ein ewiges Rätsel? In: RÖßLER, R. (Ed.). Der Versteinerte Wald von Chemnitz. **Museum für Naturkunde Chemnitz**, 192-205 p. 2001.

RÖßLER, R., GALTIER, J. The first evidence of the fern *Botryopteris* from the Permian of the Southern Hemisphere reflecting growth form diversity. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 99-124. 2003.

RÖßLER, R., GALTIER, J. First *Grammatopteris* tree ferns from the Southern Hemisphere - new insights in the evolution of the Osmundaceae from the Permian of Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 121, p. 205-230. 2002a.

RÖßLER, R., GALTIER, J. *Dernbachia brasiliensis* gen. nov. et sp. nov. - a new small tree fern from the Permian of NE Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 122, p. 239-263. 2002b.

RÖßLER, R., NOLL, R. Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien: Geologie, Taphonomie und Fossilführung. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 5-44. 2002.

RÖSSLER, O. The Brazilian Eogondwanic floral succession, In: Rössler, O. (Ed.), Advances in palaeobotany and allied sciences in Brazil. **Boletim IG-USP**, v. 9, p. 58-61. 1978b.

RÖSSLER, O. Novas ideias sobre a evolução paleoflorística e paleoclimática no Eogondwana brasileiro. In: 1º CONGRESO GEOLOGICO CHILENO, Santiago, 3 **Actas...**: L83-L94. 1976.

ROTHWELL, G. W., STOCKEY, R. T. Phylogeny and evolution of ferns: a paleontological perspective. In: **Biology and Evolution of ferns and lycophytes**. (Eds). Ranker, T. A., Haufler, C. H. Cambridge University Press. 332-366p. 2008.

ROTHWELL, G. W., NIXON, K. C. How does the inclusion of fossil data change our conclusion about the phylogenetic history of euphyllophytes? **International Journal of Plant Sciences**, v. 167, p. 737-749. 2006.

ROTHWELL, G. W. Fossils and Ferns in the Resolution of Land Plant Phylogeny. **The Botanical Review**, v. 65 (3), p. 188-218. 1999.

ROTHWELL, G. W. Pteridophytic evolution: an often underappreciated phylogenetic success story. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 90, p. 209-222. 1996.

ROTHWELL, G. W., BLICKLE, A. H. *Psaronius magnificus* v. comb., a marattialean fern from the Upper Pennsylvanian of North America. **Journal of Paleontology**, v. 56 (2), p. 459-468. 1982a.

ROTHWELL, G. W., BLICKLE, A. H. *Psaronius magnificus* v. comb., a marattialean fern from the Upper Pennsylvanian of North America- Addendum. **Journal of Paleontology**, v. 56, p. 1494-1496. 1982b.

SALINO, A. Pteridófitas. In: Mendonça, M. P. & Lins, L. V. (eds.) **Lista Vermelha das Espécies Ameaçadas de Extinção da Flora de Minas Gerais**. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas/Fundação Zoo-Botânica de Belo Horizonte, p. 97-103. 2000.

SANTIAGO, A. C. P., BARROS, I. C. L., SYLVESTRE, L. S. Pteridófitas ocorrentes em três fragmentos florestais de um brejo de altitude (Bonito, Pernambuco, Brasil). **Acta Botanica Brasilica**, v. 18(4), p. 781-792. 2004.

SANTOS, E. P. G. **Estudo do potencial germinativo, do desenvolvimento gametofítico e do potencial de reprodução vegetativa de *Gleichenella pectinata* (Willd.) Ching (Pteridophyta – Gleicheniaceae)**. Dissertação de Mestrado. 74 p. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal-Universidade Federal de Santa Catarina. Florianópolis- SC. 2006.

SANTOS, E. J., COUTINHO, M. G. V., COSTA, M. P. A., RAMALHO, R. A região de dobramentos nordeste e a Bacia de Parnaíba, incluindo o cráton de São Luis e as bacias marginais. In: **Geologia do Brasil. MME-DNPM**. (Coords.) Schobbenhaus, C., Campos, D. A., Derze, G. R., Asmus, H. E. p. 131-189 p. 1984.

SCHMID, R. The terminology and classification of steles: Historical perspective and the outlines of a system. **The Botanical Review**, v. 48 (4), p. 817-931. 1982.

SILVA, M. R. P., ROSÁRIO, S. M. Licófitas e monilófitas (Pteridophyta) da Floresta Nacional de Caxiuanã, estado do Pará, Brasil: chave para as famílias e as espécies de Aspleniaceae e Blechnaceae. **Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi, Ciências Naturais**, v. 3 (2), p. 151-163. 2008.

SCHMITT, J. L., WINDISCH, P. G. Aspectos ecológicos de *Alsophila setosa* Kaulf. (Cyatheaceae, Pteridophyta) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19(4), p. 859-865. 2005.

SCHMITT, J. L., WINDISCH, P. G. Growth rates and age estimates of *Alsophila setosa* Kaulf. in Southern Brazil. **American Fern Journal**, v. 96 (4), p. 103-111. 2006.

SCHNEIDER, J. W., KÖRNER, F., ROSCHER, M., KRONER, U. Permian climate development in the northern peri-Tethys area- The Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 240, p. 161-183. 2006.

SCOTESE, C.S. **Paleomap Project**. 2009. Disponível em <<http://www.scotese.com/>>. Acesso em 10/06/2011.

SMITH, A. R., PRYER, K. M., SCHUETTPELZ, E., KORALL, P., SCHNEIDER, H., WOLF, P. G. A classification for extant ferns. **Taxon**, v. 55 (3), p. 705-731. 2006.

SOLMS-LAUBACH, H. G. Z. *Tietea singularis*, ein neuer Fossiler Pteridinen-Stamm aus Brasilien. **-Zeitschr. Botanik**, v. 5(9), p. 673-700. 1913.

SOLMS-LAUBACH, H. G. Z. Geschichte der *Scolecopteris* Zenk. Nachr. kgl. Ges. Wiss. u. d. Georg-August – **Univ. zu Göttingen**, v. 2, p. 26-38. 1883.

STIDD, B. M. Evolutionary trends in the Marattiales. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, p. 388-407. 1974.

STIDD, B. M. Morphology and anatomy of the fronds of *Psaronius*. **Palaeontographica B.**, v. 134, p. 87-123. 1971.

STIDD, B. M., PHILLIPS, T. L. Basal stem anatomy of *Psaronius*. **American Journal of Botany**, v. 55, p. 834-840. 1968.

STRASBURGER, E. Ueber *Scolecopteris elegans* Zenk, einen fossilen Farn aus der Gruppe der Marattiaceev. **Jenaische Z. Nat., V. F. 1, Jena** v. 8, p. 81-95. Quadros II e III. 1874.

STUBBLEFIELD, S. P. Taxonomic delimitation among Pennsylvanian Marattialian frutifications. **Journal of Paleontology**, v. 58, p. 793-803. 1984.

TABOR, V. J., MONTAÑEZ, I. P., SOUTTHARD, R. J. Paleoenvironmental reconstruction from chemical and isotopic compositions of Permo-Pennsylvanian pedogenic mineral. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 66 (17), p. 3093-3107. 2002.

TABOR, V. J., MONTAÑEZ, I. P. Shifts in late Paleozoic atmospheric circulation over western equatorial Pangea: Insights from pedogenic mineral $\delta^{18}\text{O}$ compositions. **Geological Society of America**, v. 30 (12), p. 1127-1130. 2002.

TAYLOR, T. V. On the structure and phylogenetic relationships of the fern *Radstockia kidstov*. **Palaeontology**, v. 10 (1), p. 43-46. 1967.

TAYLOR, T. V., TAYLOR, E. L. **The biology and evolution of fossil plants**. New York: Prattice Hall. New Jersey. 982p. 1993.

TAYLOR, T. V., TAYLOR, E. L., KINGS, M. **Paleobaotany: The biology and evolution of fossil plants**. 2ª Edição. Academic Press. 1230 p. 2009.

TAVARES, T. M. V., ROHN, R., MERLOTTI, S. Caules permineralizados de *Tietea* e *Psaronius* na Bacia do Paraná (Formação Corumbataí, Permiano). **Pesquisa em Geociências**, no prelo.

TAVARES, T. M. V.; ROHN, R. Comentários sobre a preservação e ecologia das folhas férteis e estéreis do Gondwana Setentrional no Tocantins (Bacia do Parnaíba, Formação Motuca, Permiano). In: 3th ENCONTRO DOS PROGRAMAS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS. **Resumos...**, Rio Claro, SP, Brasil, p. 124. 2009.

TAVARES, T.M.V.; ROHN, R.; CAPRETZ, R.L; RÖBLER, R. & NOLL, R. Permian Marattialelean petioles from the western tropical Gondwana (Parnaíba Basin, Tocantins, Brazil). **Anais...**, XIV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinologia, Mar del Plata, v.1, p.13. 2009.

TAVARES, T. M. V., ROHN, R. First Record of petrified Permian pectopterids from the Paraná Basin, Brazil (Corumbataí Formation, Passa Dois Group, northeastern State of São Paulo): Morphology, anatomy and paleoecological implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, p. 60-73. 2009.

TAVARES, T. M. V., ROHN, R., RÖBLER, R., NOLL, R., CAPRETZ, R. L. Permian petrified fern leaves from the Central North Brazil (Parnaíba Basin, Araguaína region, Marattiales). In: 12th INTERNATIONAL PALYNOLOGICAL CONGRESS (IPC-XII), 8th INTERNATIONAL ORGANISATION OF PALAEOBOTANY CONFERENCE (IOPC-VII), Bonv.Germany. **Abstract...** p. 277 – 278. 2008.

TAVARES, T. M. V. **Filicíneas permianas permineralizadas da Formação Corumbataí, Nordeste da Bacia do Paraná**. Dissertação de Mestrado. 135p. Universidade Estadual Paulista. Programa de Pós-Graduação em Geologia Regional. Rio Claro. SP. 2007.

TRYON, R. M. Evolution in the leaf of living ferns. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 21, p. 73–85. 1964.

TRYON, R. M., TRYON, A. F. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. New York, Springer – Verlag. 1982.

VAZ, Z. T., REZENDE, V. G. A. M., FILHO, J. R. W. TRAVASSO, W. A. S. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobras**, v. 15 (2), p. 253-263. 2007.

VIEIRA, C. E. L. **Taxonomia, paleoecologia e paleofitogeografia de frondes pectopterídeas do Neopaleozóico da América do Sul**. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 249p. 2004.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R., GUERRA-SOMMER, M. Primeiro registro de frondes férteis na Formação Pedra de Fogo, Neopermiano da Bacia do Parnaíba. In: 18th CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2003. **Resumos ...**, Brasília, Brazil, p. 313. 2003.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R. Presença de *Pectopteris* e *Asterotheca* no Afloramento Morro do Papaléo, Município de Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná). **Pesquisas em Geociências**, v. 27 (2), p. 49-64. 2000a.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R. Presença de *Asterotheca* sp. no Permiano Superior da Bacia do Paraná (Membro Serrinha, Formação Rio do Rasto). **Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências**, v. 5, p. 33-36. 2000b.

XAVIER, S. R. S. **Pteridófitas da Caatinga: Lista anotada, análise da composição florística e padrões de distribuição geográfica**. Doutorado. Tese. 129 p. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Pernambuco, Brazil. 2007.

XAVIER, S. R. S., BARROS, I. C. L. Pteridoflora e seus aspectos ecológicos ocorrentes no Parque Ecológico João Vasconcelos Sobrinho, Caruaru, PE, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19(4), p. 775-781. 2005.

XIAO-YUAN HE, WANG, SHI-JUV., HILTON, J., ZHOU, YI-LONG. A new species of the marattialean fern *Scolecopteris* (Zenker) Millay from the uppermost Permian of Guizhou

Province, south-western China. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 279-288. 2006.

ZHAO-HUA, L., HILTON, J., CHENG-SEM, LI. Review on the Origin, evolution and phylogeny of Marattiales. **Chinese Bulletin of Botany**, v. 17, p. 39-52. 2000.

ZENKER, F. C. *Scoleopteris elegans*, ein neues fossiles Farngewächs mit Fruktifikation. – **Linnaea, Halle** 11, p. 509-512. 1837.

ZHIFENG, G.; THOMAS, B. A. A new fern from the Lower Permian of China and its bearing on the evolution of the Marattiales. **Paleontology**, v. 36, p. 81-89. 1993.

ZODROW, E. L.; SIMUNEK, Z.; CLEAL, C. J.; BEK, J.; PŠENIČKA, J. Taxonomic revision of the Paleozoic marattiale fern *Acithea* Schimper. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 138, p. 239-280. 2006.

ZUQUIM, G., COSTA, F. R. C., PRADO, J., TUOMISTO, H. Guia de samambaias e licófitas da REBIO UATUMÃ Amazônia Central. Manaus, 2008. Attema Design Editorial. 316 p. 2008.

ZUQUIM, G., COSTA, F. R. C., PRADO, J. Fatores que determinam a distribuição de espécies de pteridófitas da Amazônia Central. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, supl. 2, p. 360-362. 2007.

WAGNER, R. H., HILL, C. R., EL-KHAYAL, A. A. *Gemmelitheca* gen nov. a fertile pectopterid fern from the upper Permian of the Middle East. **Scripta Geologica**, v. 79, p. 51-74. 1985.

WAGNER, R. H. Some Stephanian pectopterids from NW. Spaiv. **Mededelingen van de Geologische Stichting**, New Series 12, p. 5-23. 1958a.

WAN, Z., BASINGER, J. F. On the *Pectinangium* Li et al., emend. (Marattiales), with spores *in situ* from the Permian of southern China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 75, p. 219-238. 1992.

WEBSTER, P. J. The Elementary Monsoon. In: Fein, J. S.; Stephens, P. L. (eds) **Monsoons**. New York, NY: John Wiley, 1987. cap. 1, p. 3-32. 1987.

WEISS, H. J. Beobachtungen zur Variabilität der Synangien des “Madenfarns” Veröff. **Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 57-62. 2002.

WERNEBURG, R., SCHNEIDER, J. The Permian temnospondyl amphibians of India. In: Milner, A. R. (ed.) Studies on Carboniferous and Permian vertebrates. **Special Papers in Palaeontology**, v. 52, p. 105-128. 1996.

Capítulo: 1

FOLHAS PETRIFICADAS EOPERMIANAS DE MARATTIALES NO GONDWANA NORTE-OCIDENTAL (BACIA DO PARNAÍBA, BRASIL)

Tatiane Marinho Vieira Tavares^{*a}, Rosemarie Rohn^a, Ronny Rößler^b

^a Departamento de Geologia Aplicada, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP-Rio Claro, C. Postal 178, CEP: 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil

^b Museum für Naturkunde, Theaterplatz 1, 09111, Chemnitz, Germany

*E-mail: tatipaleo@yahoo.com.br (Tavares, T.M.V)

Resumo

Neste trabalho são examinados fragmentos de pinas e pínulas férteis e estéreis permineralizados por sílica de morfologia pecopterídea do Permiano da Bacia do Parnaíba, do Estado do Tocantins, Norte do Brasil. São propostos gênero e espécie novos: *Fernia costata* (Ordem Marattiales) e são descritos os morfo-gêneros *Pecopteris* sp. I e *Pecopteris* sp. II. A nova espécie provavelmente está relacionada a algum táxon dos abundantes caules de Marattiales conhecidos na Bacia do Parnaíba (*Tietea* ou *Psaronius*). Feições morfológicas em *Fernia costata* gen. et sp. nov., especialmente a lâmina foliar espessa das pínulas e o recobrimento total dos sinângios por lobos do limbo foliar corroboram evidências sedimentares de que o paleoclima tenha sido relativamente quente e seco. Porém, a expressiva abundância de táxons de samambaias na Bacia do Parnaíba sugere que eles foram bem sucedidos em seu ambiente, ao menos nas proximidades de canais fluviais, em cujos depósitos eles foram preservados.

Palavras-chave: Samambaias, folhas férteis, xeromorfia, Bacia do Parnaíba, Permiano

1. Introdução

O Permiano da Bacia do Parnaíba, no Nordeste e Norte do Brasil, é rico em caules permineralizados por sílica, já descritos em diversos trabalhos (BRONGNIART, 1872; PELOURDE, 1914; COIMBRA & MUSSA, 1984; MUSSA & COIMBRA, 1987; CALDAS *et al.*, 1989; HERBST, 1992, 1999; RÖßLER & GALTIER, 2002a,b, 2003). Entretanto, os órgãos foliares têm registro bem mais restrito e seu conhecimento é incipiente.

A primeira menção de folhas pecopterídeas no Permiano da Bacia do Parnaíba, sem descrição formal, deve-se a Dolianitti (1972). Após longo período de quietude científica, novas folhas férteis e estéreis foram preliminarmente registradas e ampliaram perspectivas no âmbito do conhecimento paleoecológico e paleogeográfico (RÖßLER & NOLL, 2002; VIEIRA *et al.*, 2003; TAVARES *et al.*, 2008; TAVARES & ROHN, 2009).

O presente trabalho consiste no primeiro estudo sistemático das folhas fósseis do Tocantins, mais precisamente, no Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins (MNAFTO), apresentando descrição morfo-anatômica das pinas e pínulas férteis de *Fernia costata* gen. et sp. nov. e estéreis de *Pecopteris* Brongniart, 1822.

2. Contexto geológico

Caules permineralizados por sílica são característicos da parte média do Grupo Balsas da Bacia do Parnaíba. São especialmente abundantes na porção centro-sul da bacia, entre Araguaína e Filadélfia (TO), podendo estar preservados em arenitos finos e, às vezes, em pelitos. Encontram-se também frequentemente rolados sobre o solo e misturados com fragmentos de sílex. Considerando-se que o sílex é uma das litologias características da Formação Pedra de Fogo, os caules têm sido tradicionalmente atribuídos a esta unidade (COIMBRA & MUSSA, 1984; MUSSA & COIMBRA, 1987; HERBST, 1992, 1999; GÓES & FEIJÓ, 1994). No entanto, na região de Araguaína-Filadélfia, ainda não foi claramente demonstrada alguma ocorrência de fósseis vegetais na própria Formação Pedra de Fogo, em sucessões com carbonatos ou evaporitos. Os depósitos que realmente contêm os vegetais não apresentam rochas carbonáticas e localizam-se em posição estratigráfica um pouco mais alta, devendo ser atribuídos à Formação Motuca (FARIA JR., 1979; FARIA JR. & TRUCKENBRODT, 1980; PINTO & SAD, 1986; DIAS BRITO *et al.*, 2007, 2009).

O gênero *Grammatopteris*, um caule de Filicales identificado recentemente na região de Filadélfia por Rößler & Galtier (2002a), sugere idade eopermiana conforme as outras ocorrências conhecidas na Alemanha e na França, restritas ao Permiano basal. Faltam outras evidências seguras da idade da Formação Motuca.

A origem dos arenitos fossilíferos da Formação Motuca, às vezes com estratificação cruzada de pequeno porte, provavelmente está relacionada a canais fluviais (DIAS BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ *et al.*, 2008; ROHN *et al.*, 2009; CAPRETZ, 2010; ROHN *et al.*, 2010). Caules orientados paralelamente também sugerem que o ambiente deposicional apresentou fluxos unidirecionais de alta energia, possivelmente episódicos, gerados durante chuvas torrenciais (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ *et al.*, 2008; ROHN *et al.*,

2009; CAPRETZ, 2010; ROHN *et al.*, 2010). Pelitos intercalados entre os arenitos devem representar planícies de inundação ou corpos d'água um pouco menos efêmeros, como lagos (RÖßLER & NOLL, 2002; RÖßLER, 2006; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009). Conforme discussão apresentada adiante, interpreta-se que a deposição da Formação Motuca ocorreu em condições relativamente secas, talvez com fases ou estações mais úmidas (COIMBRA, 1983; GÓES & FEIJÓ, 1994).

3. Informações paleobotânicas preliminares

Dois gêneros de folhas férteis atribuídos à Ordem Marattiales foram identificados na porção ocidental do Gondwana (América do Sul e África): *Dizegotheca* Archangelsky & de La Sota, 1960 e *Asterotheca* Presl, *in* Corda, 1845, ambos com preservação do tipo impressão/compressão.

O primeiro é endêmico na América do Sul (ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960, 1969; ARRONDO, 1967, 1972; ROHN & RÖSLER, 1986; OLIVEIRA, 1994; VIEIRA, 2004) e tem recebido ressalvas quanto à validade taxonômica nos seguintes aspectos: posicionamento dos sinângios na lâmina foliar, se marginal ou costal; disposição dos sinângios na lâmina foliar, se perpendicular ou paralela, e neste último caso, o mascaramento tafonômico que diferenciaria *Dizegotheca* de *Asterotheca* (WAGNER *et al.*, 1985; WAN & BASINGER, 1992; OLIVEIRA, 1994; VIEIRA, 2004).

Asterotheca, sendo de origem euramericana, exhibe espécies endêmicas e cosmopolitas na América do Sul (VIEIRA, 2004). O gênero é identificado nos depósitos permocarboníferos da Argentina (FRENGUELLI, 1953; ARCHANGELSKY & DE LA SOTA, 1960; ARCHANGELSKY & ARRONDO, 1973; AZCUY & CÉSARI, 1980; CÚNEO *et al.*, 2000; VIEIRA, 2004; VIEIRA *et al.*, 2007) e também nos depósitos permianos da África (LACEY & HUARD-MOINE, 1966; LE ROUX, 1976; ANDERSON & ANDERSON, 1985), Brasil (VIEIRA & IANNUZZI, 2000a,b; VIEIRA *et al.*, 2007) e Bolívia (VIEIRA *et al.*, 2004). Alguns autores consideram *Asterotheca* Presl, *in* Corda, 1845 como representantes que pertenceram a táxons naturais de samambaias *Scolecopteris* Zenker, 1937 emend. Stubblefield, 1984.

Scolecopteris Zenker, 1937 emend. Stubblefield, 1984 foi originalmente encontrado na paleoflora Euramericana permocarbonífera, mas também é conhecido na província Cataísica e no Triássico da Antártica (ZENKER, 1837; STRASBURGUER, 1874; BARTHEL & GÖTZELT, 1976; MAMAY, 1950; MILLAY 1979, 1982, 1997; STUBBLEFIELD, 1984; MILLAY & GALTIER, 1990; DELEVORYAS *et al.*, 1992; BROUSMICHE *et al.*, 1992;

BARTHEL *et al.*, 1995, BARTHEL, 2002; BARTHEL & WEISS, 1997; WEISS, 2002; HILTON *et al.*, 2004; XIAO-YUAN HE *et al.*, 2006) . *Scolecopteris* é um morfo-gênero atribuído à Ordem Marattiales para folhas tridimensionalmente preservadas, cujos representantes exibem os seguintes principais aspectos: simetria dos esporângios radial e presença de pedicelos nos sinângios (BARTHEL *et al.*, 1976; MILLAY, 1979, 1982, 1997; STUBBLEFIELD, 1984; MILLAY & GALTIER, 1990; DELEVORYAS *et al.*, 1992; BROUSMICHE *et al.*, 1992; HILTON *et al.*, 2004; XIAO-YUAN HE *et al.*, 2006). Porém, algumas variações são mencionadas para as características acima mencionadas: presença de simetria bilateral (STUBBLEFIELD, 1984; Weiss, 2002) e ausência de pedicelo (BARTHEL *et al.*, 1995. BARTHEL, 2002). As folhas férteis de Tocantins foram preliminarmente incluídas em *Scolecopteris* (RÖßLER & NOLL, 2002; VIEIRA *et al.*, 2003; TAVARES *et al.*, 2008; TAVARES & ROHN, 2009), o que não pôde ser sustentado na análise mais profunda apresentada no presente trabalho.

Pecopteris Brongniart, 1822 é um morfo-gênero estabelecido para frondes, pinas e pínulas de samambaias ou pteridospermas estéreis, encontrado no Neopaleozoico e apresentando distribuição cosmopolita. Juntamente com outros morfo-gêneros (*Alethopteris*, *Aneimites*, *Aphlebia*, *Alloiopteris*, *Callipteridium*, *Cardiopteridium*, *Charliea*, *Discopteris*, *Eremopteris*, *Eusphenopteris*, *Karinopteris*, *Ciclopteris*, *Kankakeea*, *Botrychiopsis*, *Linopteris*, *Lescuropteris*, *Lobatopteris*, *Mariopteris*, *Lanchopteris*, *Megalopteris*, *Neuropteris*, *Odontopteris*, *Rhodea*, *Sphenopteris*, *Spiropteris*, *Taeniopteris*, *Mixoneura* (TAYLOR & TAYLOR, 1993; TAYLOR *et al.*, 2009) ele está incorporado no grupo artificial Pteridophylla, como proposto Nathorst (*in* BOUREAU & DOUBINGER, 1975).

4. Material e métodos

O material estudado provém de uma área situada no centro-leste do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins-MNAFTO que corresponde à Fazenda Buritirana, no Município de Filadélfia, cerca de 17 km a leste do Distrito de Bielândia, norte do Estado do Tocantins (coordenadas UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N, Figs. 1-3).

São informadas, a seguir, as coleções paleontológicas a que pertencem as amostras aqui estudadas.

a) Coleção do Instituto de Geociências e Ciências Exatas (IGCE) na Universidade Estadual Paulista (UNESP) de Rio Claro (SP-Brasil) - no Museu de Paleontologia e Estratigrafia Professor Paulo Milton Barbosa Landim: TOF 25; TOF 40A, C-a, C-b, D, E, H; TOF 113A- B; TOF 119; TOF 140A- B; TOF 154; TOF 156 B; TOF 194A- B; TOF 198A- B;

TOF 200; TOF 203-205; TOF 256A; TOF 238A-B; TOF 239; TOF 302-339; TOF 340A-C; TOF 341B-C; TOF 345A-B; TOF 346-347; TOF 348A-B; TOF 349A-B; TOF 350-364; TOF 365-367; TOF 368-373; TOF 374A-C; TOF 375A-D; TOF 376; TOF 377A-B; TOF 378-381; TOF 382A-B.

b) Museum für Naturkunde Chemnitz, na cidade homônima, na Alemanha: F13972a-2; F13972a-3; F13972a-4; F13972b-1; F13972b-2; F13972c-1; F13972c-2; F13972f-1; F13972f-2; F13972g-1; F13995a-1; F13995a-2; F13995a-3; F13995b-1; F13995c-2.

c) Coleção particular do Sr. Robert Noll, na cidade de Tiefenthal, também na Alemanha: RN-1.

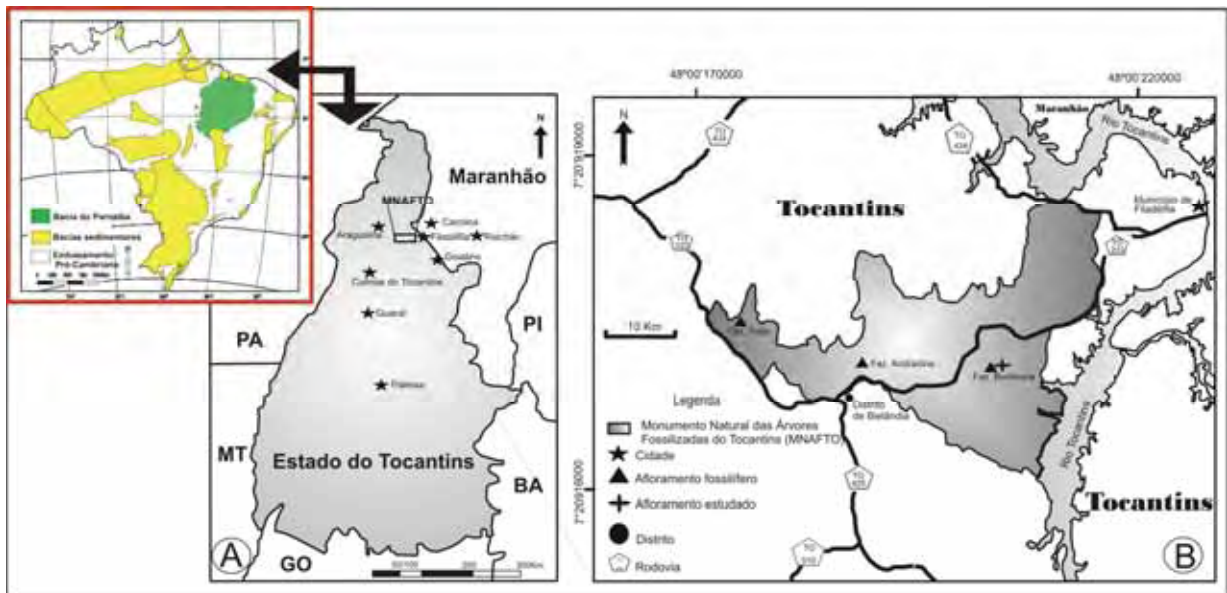


Figura 1A- Mapa de localização da Bacia do Parnaíba. **B-** Mapa de localização dos afloramentos estudados (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

Todas as amostras foram analisadas ao estereomicroscópio Leica com luz refletida (aumentos até 100 x), desenhadas com câmara clara, fotografadas com câmara Canon acoplada ao estereomicroscópio e algumas foram desenhadas artisticamente com efeitos tridimensionais para ressaltar as estruturas (Figs. 4-11, estampas I-V). Devido ao pequeno tamanho das pínulas isoladas, estas foram impregnadas em resina. Por meio da confecção de lâminas petrográficas orientadas no sentido longitudinal e transversal, foram obtidos os dados morfométricos das estruturas reprodutivas e da espessura do mesofilo. Outro recurso empregado foi polir seções de rochas contendo pínulas ou pinas (na direção transversal, longitudinal e paralela à lâmina foliar), totalizando 31 exemplares.

Detalhes dos esporos preservados *in situ* foram adquiridos pela Microscopia Eletrônica de Varredura-MEV na “Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz”-Universidade de São Paulo (ESALQ-USP).

Duas pínulas tiveram parte dos lobos removidos manualmente para esquematizar as venações medianas e laterais com o uso do estereomicroscópio Leica (x 100).

Os critérios usados para estabelecer os padrões morfométricos vegetativos seguem aqueles de Rohn & Rösler (1986) e estão representados nas tabelas 1, 3 e 4. Os dados das pinas e pínulas férteis baseiam-se em 74 exemplares.

A classificação supra-genérica atribuída das folhas férteis segue aquela de Pšenička *et al.* (2009) & Stewart & Rothwell (1993).

5. Ocorrência fossilífera e considerações tafonômicas

Um perfil colunar da Fazenda Buritirana com as principais características geológicas e o posicionamento dos fósseis, adaptado de Dias-Brito *et al.* (2007, 2009), é apresentado na figura 2.

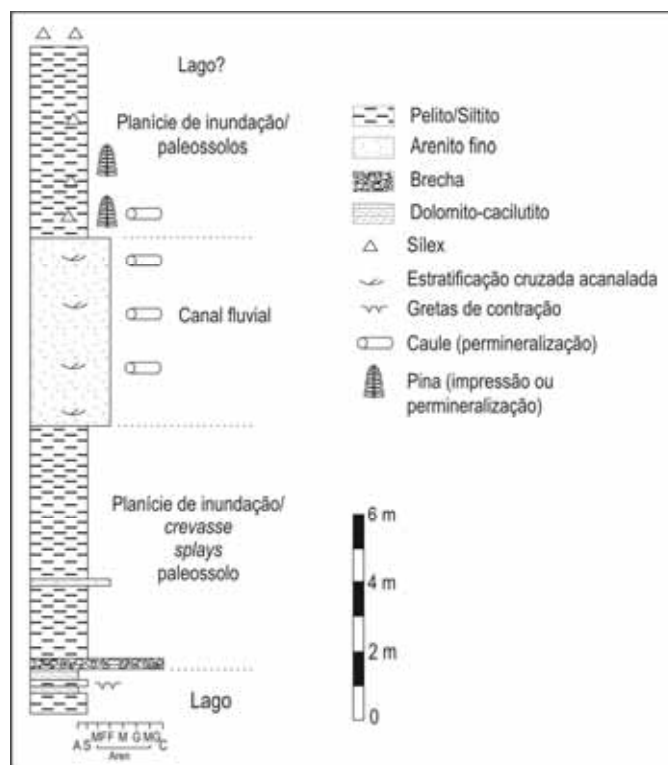


Figura 2- Seção colunar da Formação Motuca na fazenda Buritirana (Município de Filadelfia, estado do Tocantins), mostrando a posição estratigráfica das camadas fossilíferas e interpretações dos ambientes deposicionais. Adaptado de Dias-Brito *et al.* (2007, 2009).

Diversos fragmentos de pinas e/ou pínulas isoladas foram encontrados rolados sobre o solo. Também foram coletadas amostras roladas de arenitos finos silicificados com mistura caótica de pinas, pínulas e diversos fragmentos pequenos de caules. Menos comumente, pinas e pínulas estão dispostos num lado de uma capa arenítica que envolve os caules de samambaias arborescentes (Fig. 3A, B-C), às vezes diretamente em contato com a superfície de caules, mas sem conexão orgânica constatada (RÖßLER & NOLL, 2002; TAVARES & ROHN, 2009). A capa arenítica está cimentada por sílica e alcança cerca de 5 cm de espessura.

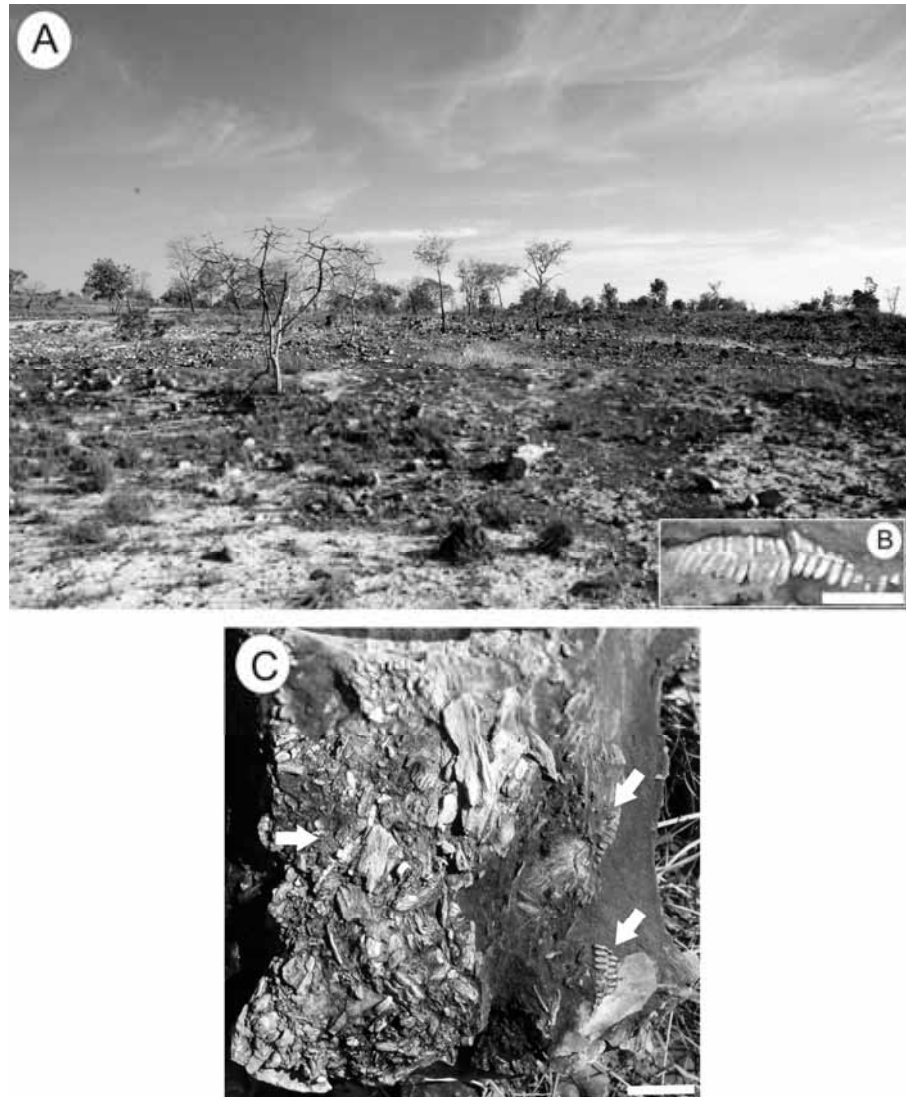


Figure 3A- Afloramento da fazenda Buritirana exibindo grande quantidade de fragmentos de caules e folhas. **B-** Detalhe de *Fernia costata* gen. et sp. nov. encontrada no solo da figura A. Escala = 2,0 cm **C-** As setas indicam pinas permineralizadas no caule de *Tietea*, mas sem conexão orgânica. Escala = 3,0 cm.

Os exemplares rolados sobre o solo normalmente mostram porções desgastadas por abrasão e não apresentam boa preservação (Fig. 4). Nos arenitos silicificados com vários

fragmentos de caules misturados verificou-se a melhor preservação dos tecidos dos fósseis, como as células do mesofilo.

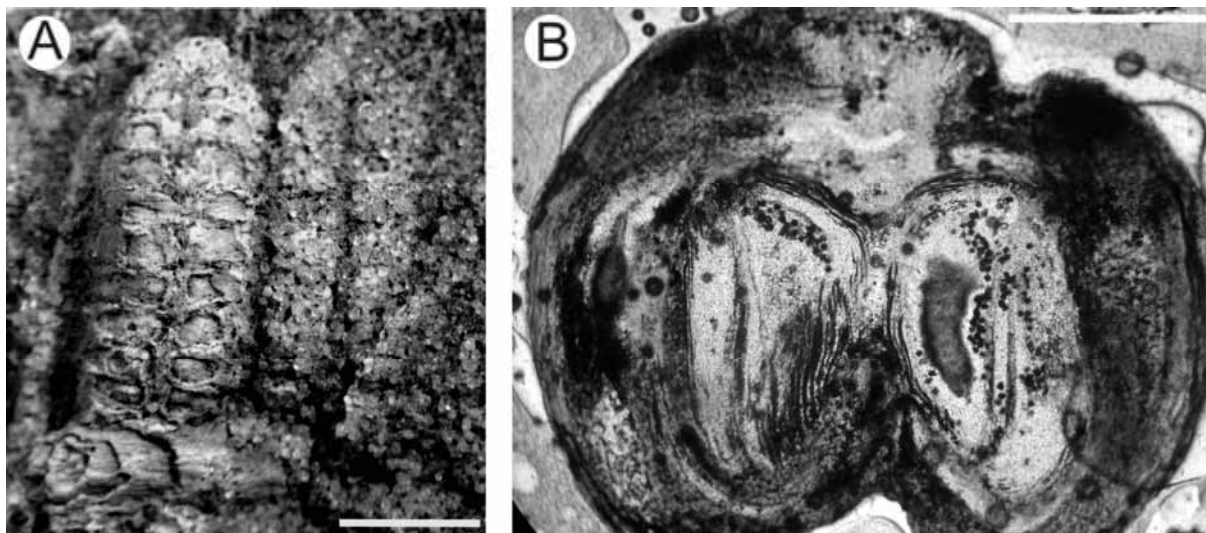


Figura 4A- Duas pínulas com a lâmina foliar danificada, exibindo os sinângios. Escala = 3 mm. **B-** Seção transversal de pínula encontrada dispersa no solo sem preservação celular. TOF 375A. Escala = 1 mm.

Alguns exemplares foram encontrados em siltitos/argilitos esverdeados, porém muito mal preservados como impressões. Há casos em que parte das pínulas permineralizadas foi liberada da matriz e removida, expondo lado-a-lado a preservação bi e tri-dimensional (Estampa III). Os elementos foliares férteis são mais numerosos que os estéreis.

Uma samambaia perde folhas (abscisão foliar) nas seguintes circunstâncias (SHARPER & MEHLTRETER, 2010): i) em condições naturais, nos períodos de estiagem, por senescência ou caducifolia controlada por hormônios, porém as folhas normalmente murcham ou ficam retorcidas e quebradiças antes da abscisão; até o momento, não foram identificadas frondes (pinas e/ou pínulas) atribuíveis a fatores intrínsecos aos vegetais no MNAFTO; ii) por fatores externos, isto é, ruptura das folhas causada por fortes chuvas e/ou ventos. Após a separação das folhas da planta-mãe, é necessário que elas cheguem ao meio aquoso em bacia sedimentar para eventualmente serem sepultadas e preservadas (FERGUSON, 1985).

No caso de Tocantins, as assembleias analisadas sugerem que as raques foram rompidas violentamente e, muitas vezes, a planta-mãe - vivendo junto às drenagens - foi derrubada e transportada por fluxos intensos nas várzeas durante as cheias, desconectando-se raques de pinas e assim por diante. Ao final, com a diminuição das condições de energia, os fragmentos vegetais foram sepultados por sedimentos em barras dos canais fluviais ou nas

planícies de inundação. O rápido soterramento dos vegetais por sedimentos, em condições saturadas de água, inibia sua decomposição celular e destruição por vermes e outros organismos (LEO & BARGHOORN, 1976). Por outro lado, o soterramento deve ter sido bem raso, pois os vegetais não evidenciam achatamento/compactação.

No caso dos fragmentos vegetais preservados praticamente em contato com a superfície lateral de caules ou no manto de arenito adjacente (Fig. 3B), interpreta-se que os caules tombaram sobre as folhas do próprio vegetal ou sobre restos vegetais que jaziam previamente sobre o substrato na planície de inundação. As folhas sob os caules ficaram protegidas de eventuais processos de transporte e fragmentação ulteriores e do ataque severo por organismos. A pressão exercida pelos caules sobre as folhas deve ter sido relativamente pequena, considerando-se que tais caules eram, na realidade, cáudices constituídos principalmente por raízes adventícias e meristelos num arranjo relativamente frouxo e leve. A presença de matriz arenosa - pouco compactável - também contribuiu para a preservação tridimensional das folhas. Adicionalmente, as próprias folhas podem ter oferecido certa resistência à carga. Por outro lado, os raros exemplares encontrados em siltitos/argilitos estão achatados, muito mal preservados como impressões, e podem representar deposição em corpo d'água mais calmo, como na planície de inundação ou em meio lacustre no âmbito do sistema fluvial.

Logo após a deposição dos vegetais, o fator que realmente propiciou a sua preservação foi uma rápida permineralização dos tecidos por sílica. Considerando-se que faltam evidências de contribuição vulcânica para o enriquecimento em sílica da Formação Motuca, a permineralização dos vegetais certamente envolveu uma complexa combinação de fatores geoquímicos (SIEVER & SCOTT, 1963; LEO & BARGHOORN, 1976; KNOLL, 1985; TAVARES & ROHN, 2009; MATYSOVÁ *et al.*, 2010). O processo provavelmente foi controlado pelo clima sazonal, ou seja, por períodos prolongados de estiagem alternados por curtos períodos chuvosos. Provavelmente, durante os intervalos mais úmidos, ocorriam alterações químicas dos silicatos, como o feldspato, o que disponibilizava a sílica na forma de ácido silícico ($\text{Si}(\text{OH})_4$). Nos intervalos mais secos, quando meios aquosos (poças de água, zonas freática e vadosa) ficavam acentuadamente alcalinos ($\text{pH} > 10$), a sílica tornava-se solúvel na água. Ao mesmo tempo, iniciava-se a decomposição parcial dos tecidos vegetais, especialmente da hemicelulose e lignina, constituintes das paredes celulares. Na decomposição orgânica havia a liberação de radicais livres, que formavam pontes de hidrogênio com os grupos hidroxílicos do ácido silícico, e a formação de pequenas rupturas e poros nas células que permitiram a infiltração da solução e eliminação de CO_2 . Este último

reduzia o pH da solução (pH<10), facultando assim a polimerização e precipitação da sílica no vegetal (SIEVER & SCOTT, 1963; LEO & BARGHOORN, 1976; KNOLL, 1985; TAVARES & ROHN, 2009; MATYSOVÁ *et al.*, 2010). Em tal processo, a areia próxima aos caules foi cimentada por sílica e ocorreu a permineralização das folhas. Infelizmente, as folhas foram menos resistentes à decomposição do que os caules e o processo da permineralização não foi suficientemente rápido, de modo que as características anatômicas das folhas foram muito mal preservadas.

No caso das amostras de arenitos silicificados com mistura caótica de fragmentos de pinas, pínulas, caules e raques, é possível que os vegetais previamente permineralizados por sílica tenham sofrido retrabalhamento em novos eventos de tempestade. Esta hipótese é fortemente substantiada pelas superfícies de ruptura quase planas dos fragmentos, não superfícies irregulares com fibras e outras feições que apareceriam na fragmentação de vegetais frescos. Exemplos similares de pinas e pínulas pecopterídeas permineralizadas e posteriormente retrabalhadas foram registrados no Permiano da Bacia do Paraná (TAVARES & ROHN, 2009). É difícil estimar a distância de transporte das folhas de samambaias, tanto no primeiro episódio deposicional, quanto no retrabalhamento. A distância provavelmente não foi longa e os vegetais mantiveram-se provavelmente nas cercanias do ambiente de vida, o que permite classificá-los como restos parautóctones.

6. Sistemática Paleobotânica

Filo Tracheophyta (*sensu* STEWART & ROTHWELL, 1993)

Ordem Marattiales Engler & Prantl, 1902

Gênero *Fernia* Tavares, Rohn & Rößler, gen. nov.

Espécie-tipo: *Fernia costata* Tavares, Rohn & Rößler sp. nov.

Etimologia: *Fernia*, denominação genérica latinizada, derivada da palavra inglesa *fern*, que traduzida para a língua portuguesa, significa samambaia.

Diagnose genérica: *Pínulas com incisões profundas nas lâminas foliares, perpendiculares à veia mediana, e, respectivamente, lobos estreitos e muito longos fortemente arqueados em direção à superfície abaxial. Venação robusta, constituída por veias laterais perpendiculares às medianas, duas por lobo, paralelas entre si e estendidas ao longo de toda a sua extensão. Sinângios radiais e sésseis, dispostos em duas fileiras, uma em cada lado da veia média, perpendiculares à lâmina foliar. Três a quatro esporângios por sinângio. Esporângios*

elípticos, clavados, fundidos lateralmente por todo o seu comprimento, antes da deiscência. Esporos triletes.

Discussão: vide a discussão referente à espécie-tipo.

Fernia costata Tavares, Rohn & Rößler sp. nov.

(Estampa. I-III, Figs. 5-10, Tabela. 1-2)

Holótipo: TOF 347

Parátipos: TOF 25; TOF 40A, C-a, C-b, D, E, H; TOF 113A- B; TOF 119; TOF 140A- B; TOF 154; TOF 194A- B; TOF 203-205; TOF 256A; TOF 238A-B; TOF 239; TOF 302-339; TOF 340A-C; TOF 341B-C; TOF 345A-B; TOF 346-347; TOF 348A-B; TOF 349A-B; TOF 350-364; TOF 374A-C; TOF 375A-D; TOF 376; TOF 377A-B; TOF 378-381; TOF 382A-B; F13972a-3; F13972a-4; F13972b-1; F13972b-2; F13972c-1; F13972c-2; F13972f-1; F13972f-2; F13972g-1; F13995a-1; F13995a-2; F13995b-1; F13995c-2.

Lâminas: TOF 198A- B; TOF 374A-C; TOF 375A-D; TOF 376; TOF 377A-B; TOF 378-381; TOF 382A-B.

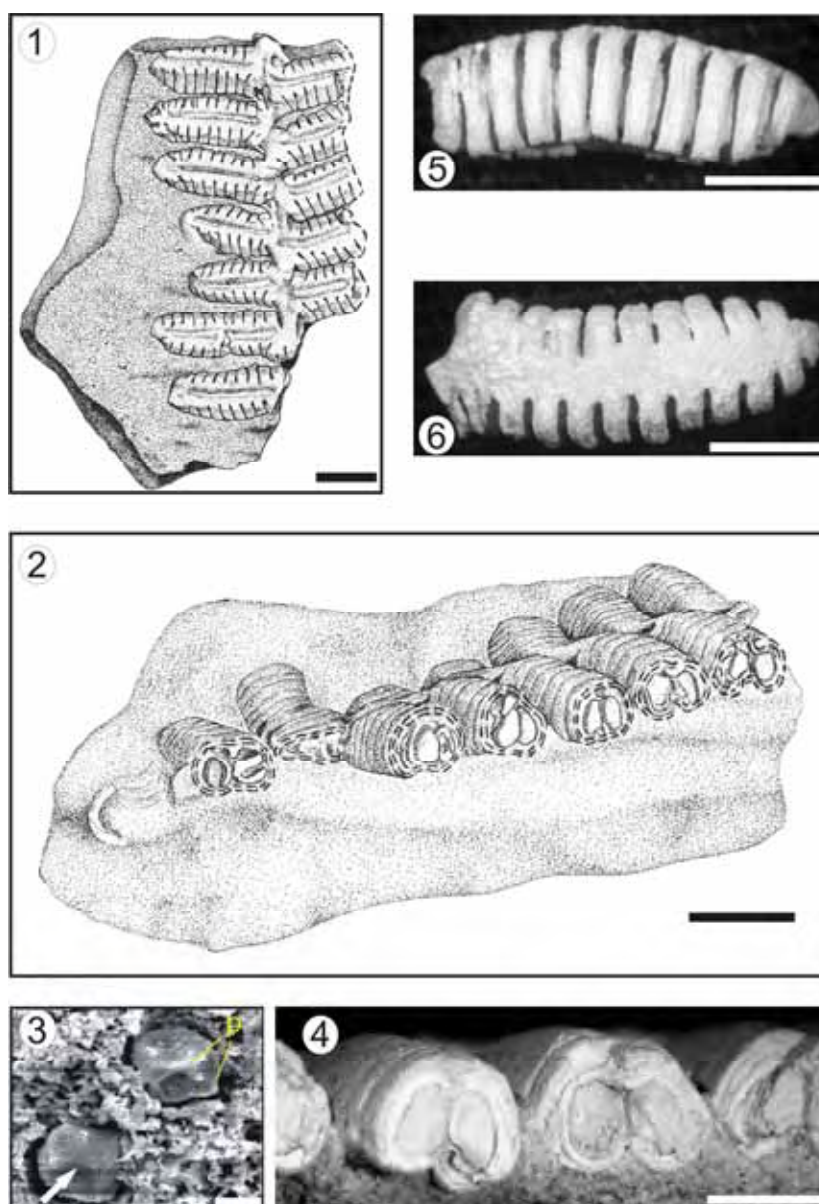
Etimologia: O epíteto *costata* deriva da palavra latina *costa*, *costae*, que em português significa costela. O epíteto refere-se aos enseios curvados na lâmina foliar que fazem alusão às costelas dos vertebrados.

Horizonte estratigráfico: Afloramento da Formação Motuca, porção arenosa. Eopermiano-Mesopermiano?

Localidade-tipo: Fazenda Buritirana (coordenada UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N), na porção leste do MNAFTO, Estado do Tocantins (TO), Município de Filadélfia, Brasil.

Diagnose: *Pinas pinatissectas, linear-lanceoladas, ápice arredondado e imparipinado. Raque da pina delgada na superfície adaxial, com sulco longitudinal, superfície abaxial espessa e com cicatrizes de pelos circulares a levemente triangulares e proeminentes. Pínulas pinatífidas contíguas e alternas, inseridas à raque ortogonalmente ou obliquamente por toda a extensão da base, terminando em ápice arredondado. Fortes incisões no limbo foliar, perpendiculares à veia mediana e próximas a ela, conferindo-lhe aspecto acentuadamente lobado. Lobos curvados em direção à superfície abaxial cobrindo totalmente os sinângios. Veia mediana espessa e proeminente na superfície abaxial, ascendendo até próximo ao ápice, com uma dicotomia nesta porção distal. Veias laterais emergindo da veia média em ângulo reto a levemente oblíquo, dispostas paralelamente até a extremidade do lobo, duas veias laterais por lobo. Sinângios radiais, sésseis, distribuídos em duas fileiras, uma em cada lado*

da veia mediana, contendo de três a quatro esporângios por sinângio. Esporângios elípticos, clavados ou em forma de gota em secção longitudinal; fundidos lateralmente da base ao ápice antes da deiscência. Mesofilo espesso, com células parenquimáticas circulares a levemente retangulares. Células esclerenquimáticas circulares contornando o feixe vascular da veia mediana da pinula. Esporos circulares, triletes com ornamentação papilosa.



Estampa I. *Fernia costata* sp. nov. 1- Holótipo de *Fernia costata* com a superfície adaxial preservada. TOF 347. Escala = 5 mm. 2- Visão lateral de 1, com sinângios. TOF 347. Escala = 5 mm. 3- Microscopia eletrônica de varredura mostrando esporos triletes com a ornamentação papilosa (p). Escala = 20 μ m. 4- Detalhe de 2, com margens revolutas cobrindo totalmente os sinângios. TOF 347. Escala = 3 mm. 5- Visão lateral mostrando profundas incisões na lâmina foliar. TOF 355. Escala = 3 mm. 6- Superfície adaxial de 5 com pinula lobada. TOF 355. Escala = 3 mm.

Descrição: A característica mais conspícua das folhas férteis é a morfologia foliar, com incisões na lâmina favorecendo a formação de lobos que por sua vez cobrem totalmente os sinângios localizados na superfície abaxial (Estampa I, 1-2, 4-6, Estampa II, 3, 7, Figs. 4, 6). As incisões são tão estreitas que proporcionam um aspecto fechado das pínulas (Estampa I, 5-6). Essa condição será abordada adiante, durante as discussões xeromórficas. As pinas exibem comprimento de 7,0 mm a 56,0 mm e largura de 10,0 mm a 25,0 mm. Porém, estão muito fragmentadas, sendo que, apenas três exemplares (TOF 321, 339 e 346) exibem ápice imparipinado triangular, com ângulo de 60° a 75° (Fig. 5).

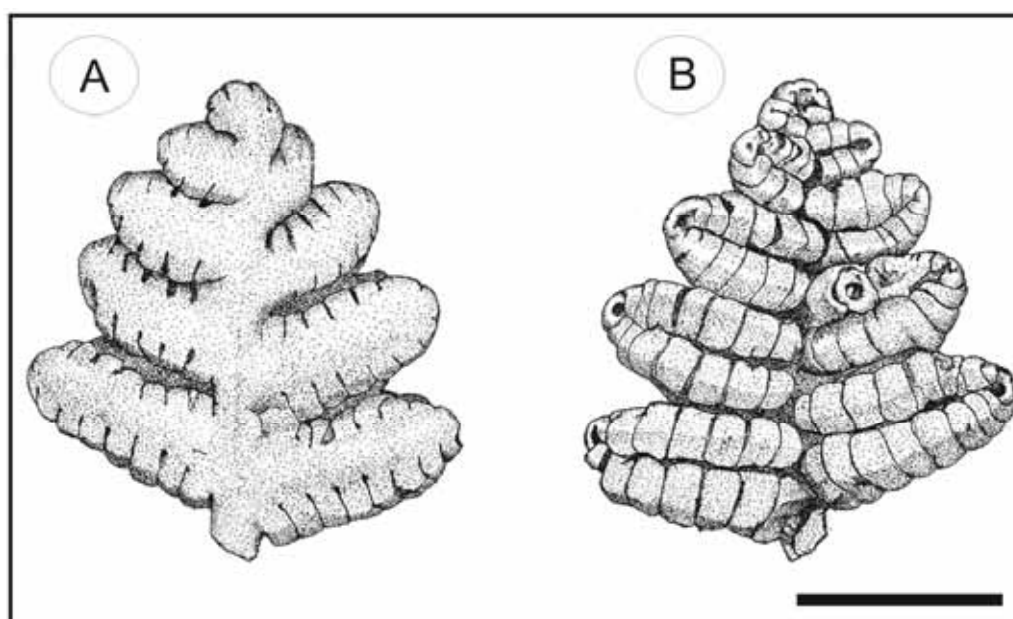


Figura 5A- Esquema da superfície adaxial mostrando o ápice imparipinado da pina *Fernia costata* sp. nov. **B-** Superfície abaxial do mesmo exemplar mostrando os lobos, com os sinângios completamente protegidos. TOF 346. Escala = 5 mm.

A raque na face adaxial tem 1,0 mm de largura e às vezes apresenta um sulco longitudinal. Na face abaxial é mais espessa (2,0 mm a 3,0 mm), sendo que em alguns casos exibe cicatrizes de pelos circulares a levemente triangulares (Fig. 6a). A morfologia do sistema vascular da raque lembra um “C” com as extremidades curvadas. Para esta estrutura não houve preservação celular (Fig. 6b).

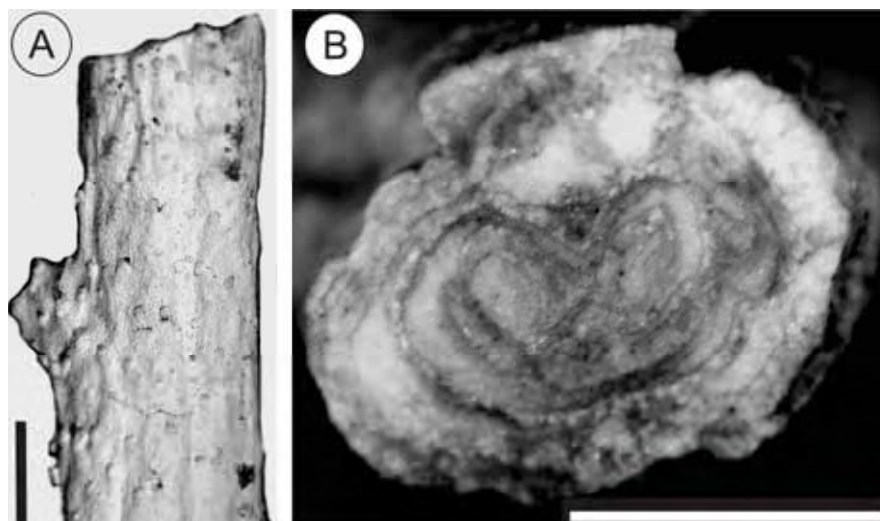


Figura 6A- Raque de *Fernia costata* sp. nov. com cicatrizes circulares a triangulares de pelos. **B-** seção transversal do mesmo exemplar, com o feixe vascular na forma de C. TOF 360. Escala = 3 mm.

As pínulas proximais são normalmente maiores, tornando-se sutilmente menores até o ápice da pina. Estão inseridas à raque por toda a extensão de sua base em posição alterna. A inserção ocorre em ângulos de 50° a 90° . Certos exemplares têm as pínulas apicais inseridas obliquamente e sub-opostas, obliterando parcialmente a raque (Fig. 5). O número de pínulas em cada lado da pina é bem variável (1 a 16), conforme o grau de preservação da estrutura. Isso reflete diretamente a densidade de pínulas (0,08-0,42). As pínulas têm aspecto suculento e a largura pode variar entre 2,0 mm a 5,0 mm; se a lâmina não fosse curvada, esses valores certamente seriam maiores (Fig. 7). O comprimento encontra-se entre 2,0 mm a 12,0 mm. A razão comprimento/largura varia entre 1,3 a 3,19.

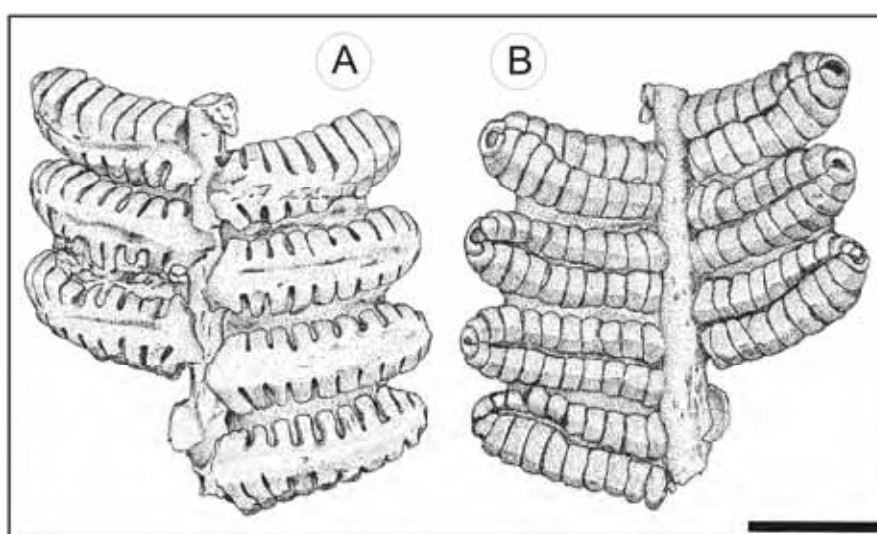


Figura 7A- Esquema da superfície adaxial de uma pina, mostrando os enseios estreitos da lâmina foliar de *Fernia costata* sp. nov. **B-** O mesmo exemplar de A, mostrando os sinângios completamente cobertos pelos lobos. TOF 342. Escala = 5 mm.

A espessura do mesofilo é de 0,35 mm a 0,85 mm, sendo visíveis poucas células parenquimáticas circulares e retangulares de parede delgada (Fig. 8). O melhor exemplar (F13972 c-2), em corte transversal, exhibe parcialmente quatro camadas de células parenquimáticas (Fig. 8).

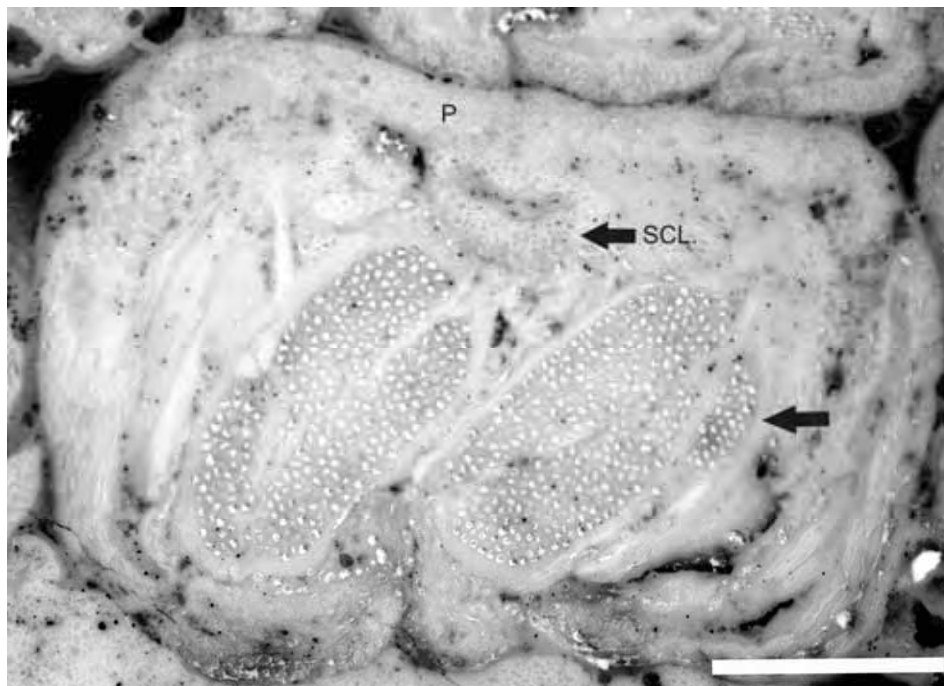


Figura 8- Pínula fértil em seção transversal, mostrando a histologia de *Fernia costata* sp. nov. Mesofilo é composto de algumas células parenquimáticas de paredes delgadas (P). Células esclerenquimáticas circundando a região de um xilema não preservado (SCL). O contorno claro de cada esporângio pode corresponder a parede esporangial não preservada (seta). Os pontos brancos dentro dos esporângios são esporos. F13972. Escala = 1 mm.

A veia mediana é espessa na porção abaxial, e só é visível com a remoção parcial dos sinângios. O comprimento é de 1,6 mm a 11,7 mm, e a largura de 0,3 mm a 0,7 mm (Fig. 9). Nas lâminas petrográficas e nas seções polidas de cortes transversais das pínulas, são reconhecidas de 5-6 camadas de células esclerenquimáticas circulares que, possivelmente, envolviam o feixe vascular da veia mediana da pínula (Fig. 8). Duas veias laterais emergem da veia mediana em ângulos de 50° a 90°, para percorrer cada lobo (Fig. 9).

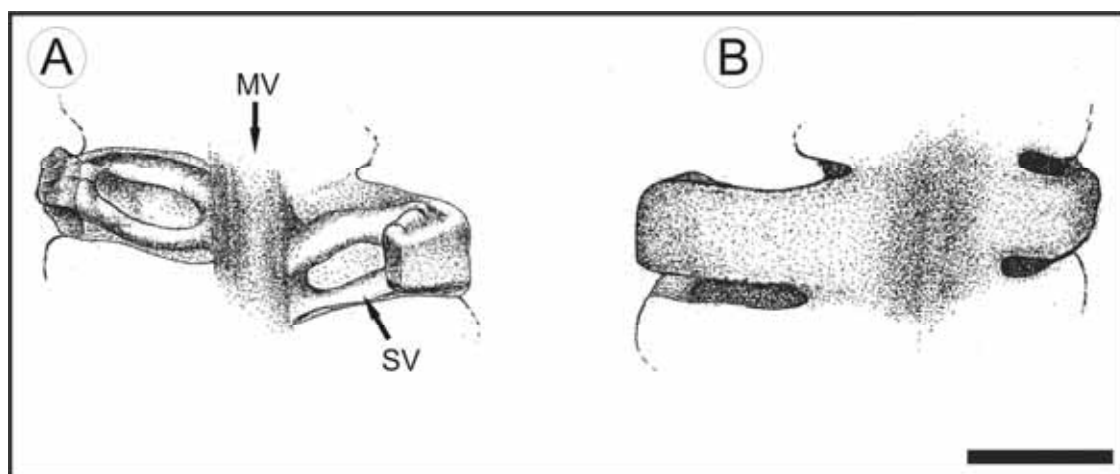


Figura 9A- Detalhe da superfície abaxial com as veias secundárias (SV) e veia média (MV) de *Fernia costata* sp. nov. **B-** Superfície adaxial do mesmo espécime. TOF 350. Escala = 1 mm.

Elas mantêm-se paralelas até a extremidade do lobo e são vistas apenas sob condições especiais de abrasão das pínulas, tendo em vista que uma espessa lâmina (lobo) recobre essas veiações (Fig. 10). O comprimento de cada veia lateral deve corresponder ao comprimento de cada lobo, que é de 0,5 mm a 6,0 mm. A largura é de 0,07 mm a 0,3 mm. O número de veias laterais que emerge em cada lado da veia mediana oscila de 4 a 30. A densidade de veias laterais pode variar de 1,55 a 3,12, conforme o comprimento e número de lobos de cada pínula.

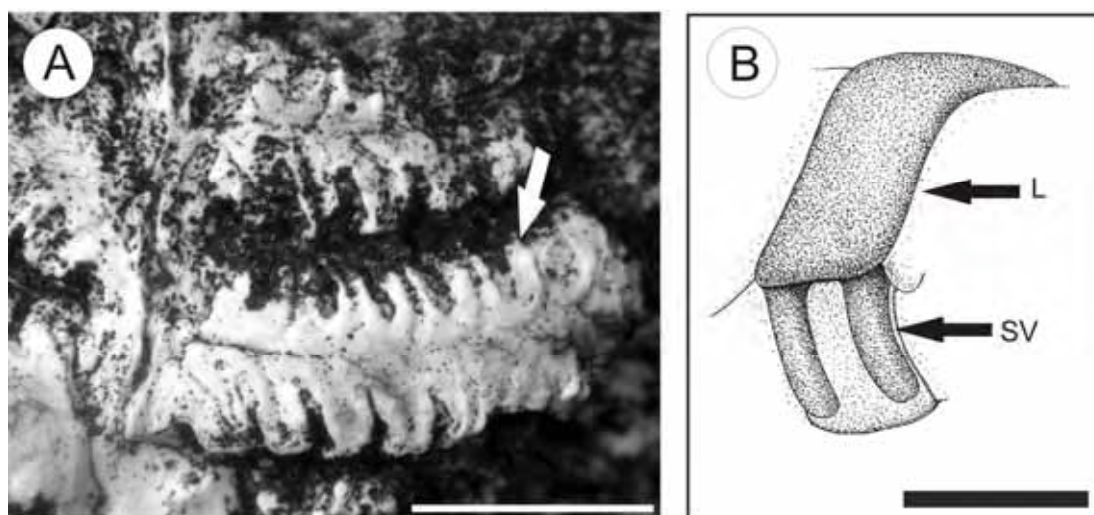


Figure 10A- Veias secundárias expostas (seta) por abrasão de *Fernia costata* sp. nov. TOF 349B. Escala = 3 mm. **B-** Esquema de um lobo (L) parcialmente removido, mostrando as veias secundárias (SV) abaxiais. Escala = 1 mm.

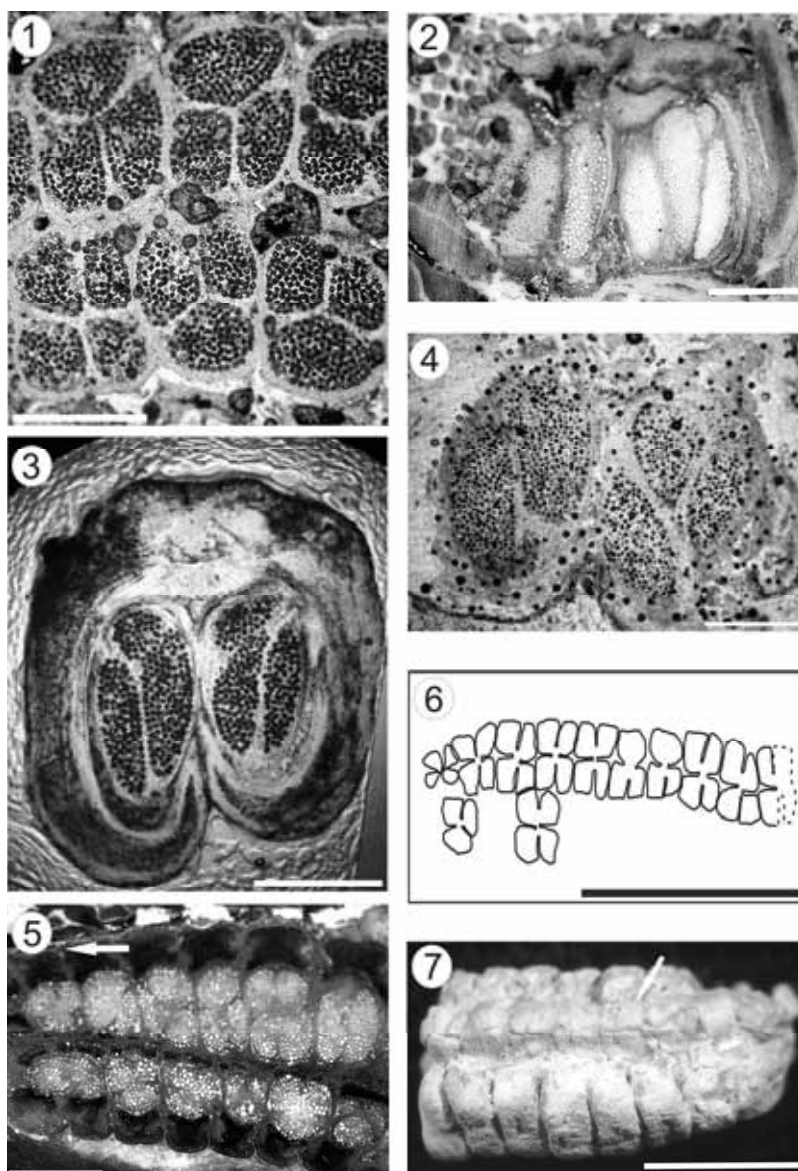
Cada lobo recobre totalmente um sinângio, de maneira que sua extremidade se une à extremidade do lobo do outro lado na superfície abaxial, proporcionando à pínula uma largura aparentemente menor (Estampa I, 4). Os sinângios localizam-se abaixo e entre as veias laterais de cada lobo. Estas venações devem desempenhar o papel de suporte das estruturas reprodutivas.

Os sinângios radiais têm comprimento de 0,5 mm a 2,0 mm e largura de 0,08 mm a 1,33 mm. Eles estão dispostos em uma fileira em cada lado da veia mediana e perpendiculares à lâmina (Estampa I, 4; Fig. 8; Estampa II, 2-3). O número de sinângios em cada lado da veia mediana é de 3 a 12. Os sinângios são compostos de 3 a 4 esporângios, sendo mais comum 3 (Estampa II, 1, 5-7). Em cortes transversais da pínula, a morfologia dos esporângios varia de gota às formas de elipse e clave (Estampa I, 4; Fig. 8; Estampa II, 2-4). Nota-se que as duas últimas formas estão normalmente subordinadas aos esporângios maiores. A seção tangencial à superfície abaxial da pínula revela gradação no tamanho dos sinângios, que são maiores na porção proximal e menores na porção distal (Estampa II, 5). Na mesma seção nota-se esporadicamente o contorno retangular dos esporângios (Estampa II, 6). O comprimento dos esporângios é de 0,07 mm a 2,0 e a largura de 0,18 mm a 0,8 mm.

Conforme pode ser observado em algumas seções transversais das pínulas, os esporângios que não mantêm contato com a margem pinular estão com a base parcialmente sobreposta ao esporângio vizinho (Estampa II, 3). Tal condição é diferente nas pínulas com esporângios levemente maiores (Estampa II, 2; Fig. 8). Durante o crescimento das pínulas ocorria provavelmente reorganização destas estruturas.

As células que constituem a parede interna e externa dos esporângios não estão preservadas, de modo que, em muitos casos, é visível só seu contorno externo, normalmente de coloração branco-amarelada e de largura entre 0,03 mm a 0,1 mm (Estampa II, 2; Fig. 8). Desse contorno, verifica-se que os esporângios permanecem muito próximos um do outro ao longo do comprimento da pínula, pelo menos antes da total maturação esporangial. O modo exato de conexão do sinângio à pínula é de difícil determinação, porém, todas as seções observadas sugerem que a condição seja séssil. Devido à limitação imposta pela falta de preservação celular, a deiscência esporangial permanece desconhecida.

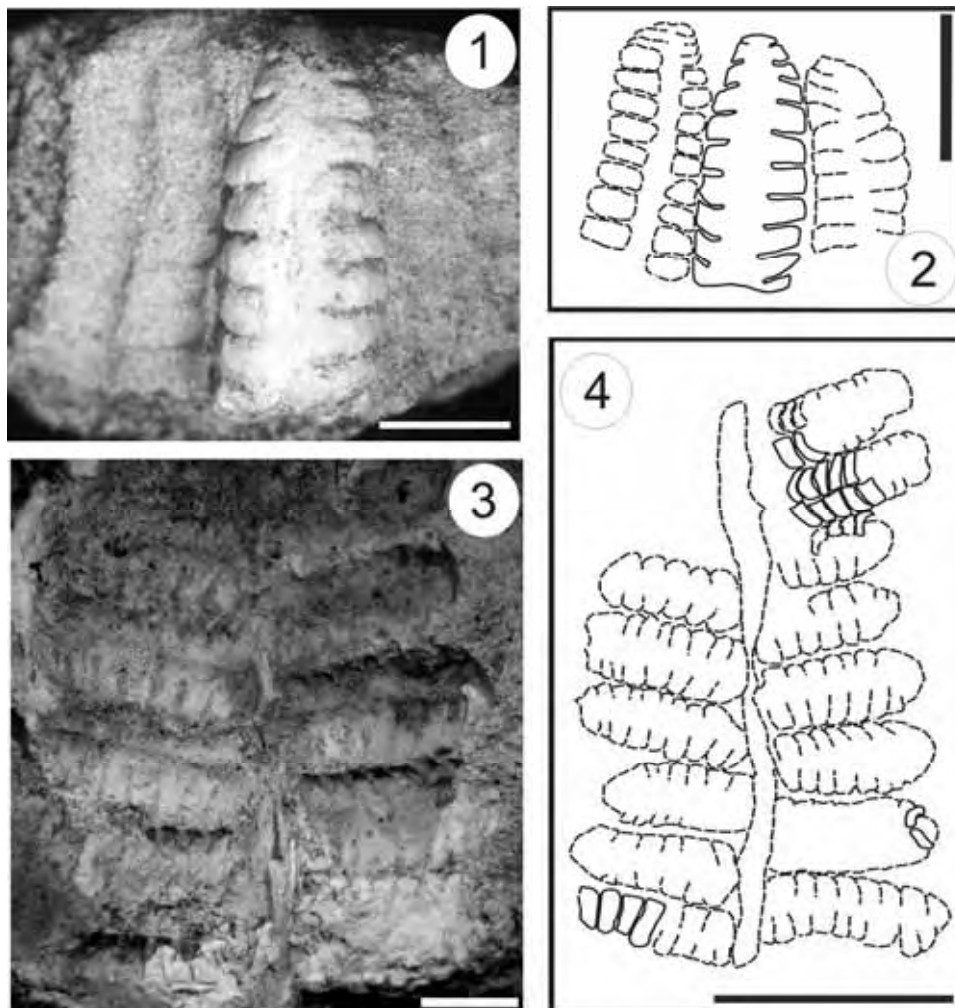
Os esporos *in situ* são triletes, provavelmente circulares e com a ornamentação papilosa (Estampa I, 3). Porém, estas características necessitam de melhor avaliação, tendo em vista que mais esporos precisam ser analisados.



Estampa II- *Fernia costata* sp. nov. **1-** Seção paradermal. Sinângios com três e quatro esporângios e esporos. Lâmina TOF 374c. Escala = 1. mm. **2-** Esporângios em seção longitudinal com forma claviforme. F 13792. Escala = 1 mm. **3-** Esporângios em seção longitudinal com formas elípticas e claviformes e esporos. Lâmina TOF 375b. Escala = 1 mm. **4-** Esporângios em seção longitudinal e esporos. Notar que os esporângios do lado direito têm forma de gota. Lâmina TOF 376. Escala = 1 mm. **5-** Seção paradermal. Variação gradual das dimensões dos sinângios. A seta indica a porção distal da pínula. F13995. Escala = 1 mm. **6-** Esquema mostrando esporângios quadrados em seção paradermal. TOF 353. Escala = 5 mm. **7-** Superfície abaxial. Sinângios parcialmente expostos e compostos por três e quatro esporângios lateralmente fundidos ao longo de todo o comprimento (seta). A outra porção está totalmente coberta pela lâmina foliar. TOF 354. Escala = 3 mm.

É oportuno destacar também que alguns exemplares exibem, lado-a-lado, pínulas permineralizadas (embora bastante alteradas por intemperismo recente) e pínulas fossilizadas como moldes (Estampa III). Nos espécimes TOF 321 e TOF 325, os moldes em arenitos finos

mostram apenas a superfície da lâmina foliar (com os lobos e as incisões), sem aparecerem as veias medianas, laterais e os sinângios.



Estampa III- *Fernia costata* sp. nov. **1-** Exemplar mostrando do lado direito pínula permineralizada e do lado esquerda um contra-molde (superfície abaxial) no arenito fino. TOF 345A-B. Escala= 3 mm. **2-** Esquema detalhado de 1. TOF 345A-B. Escala = 5 mm. **3-** Exemplar mostrando pínulas permineralizadas e outras preservadas como contra-moldes (superfície abaxial). TOF 349A. Escala = 3 mm. **4-** Esquema detalhado de 3. TOF 349A. Escala = 10 mm.

Tabela 1- Dados morfométricos dos órgãos vegetativos de *Fernia costata* sp. nov. Medidas em mm. As seguintes abreviações são usadas: Cp- comprimento da pina; Lp- largura da pina; Lrp- largura raque pina, N°pl- n° de pínulas em cada lado da pina, Dpl- densidade de pínulas, A°pl- ângulo de inserção da pínula, Lpl- largura pínula, Cpl- comprimento pínula, Cpl/Lpl- razão comprimento-largura pínula, A°vs- ângulo veia secundária, N°vs- n° de veias secundárias em cada lado da veia mediana, Dvs- densidade de veias secundárias por mm, Cvm- comprimento veia mediana, Lvm- largura veia mediana, Cvs-comprimento veia secundária, Lvs- largura veia secundária, Em- espessura mesofilo.

Partes da folha	Variáveis	Min-Max	Média	Número total de medidas
Pina	Cp	10,0-25,0	17,0	30
	Lp	7,0-56,0	18	62
	Lrp	1,0-3,0	2,0	58
	N°pl	1-16	4	102
	Cpl	0,08-0,42	0,23	95
	A°pl	50°-90°	90°	330
Pínula	Lpl	2,0-5,0	3,0	263
	Cpl	2,0-12,0	8,0	245
	Cpl/Lpl			
Veias	A°vs	50°-90°	75°	38
	N°vs	4-30	18	232
	Dvs			
	Cvm	1,6-11,7	6,75	236
	Lvm	0,3-0,7	0,47	6
	Lvs	0,5-6,0	3,0	144
	Cvs	0,07-0,31	0,2	25
	Em	0,35-0,85	0,6	31

Tabela 2- Dados morfométricos das estruturas reprodutivas de *Fernia costata* sp. nov. Medidas em mm.

Variáveis		Min-Max	Média	Número total de medidas
Nº de esporângios por sinângio		3-4	3	21
Espessura da parede do esporângio		0,03-0,1	0,07	23
Nº de sinângio em cada lado da veia média		3-12	8	25
Sinângio	Comprimento	0,5-2,0	1,66	42
	Largura	0,08-1,33	0,082	115
Esporângio	Comprimento	0,07-2,0	1,57	67
	Largura	0,18-0,8	0,45	109

Discussão: Apesar da permineralização por sílica, as pinas e pínulas analisadas forneceram poucas informações de âmbito anatômico, comprometendo parcialmente comparações com os gêneros permineralizados e férteis de Marattiales descritos para o Paleozoico.

A morfologia das pinas e pínulas férteis de Tocantins, numa análise preliminar, parecia totalmente distinta daquela das Marattiales fósseis descritas na literatura, tendo em vista a lâmina foliar dividida em extensos lobos que envelopam completamente os sinângios. Contudo, ao analisar os sinângios, foi possível reconhecer certa semelhança às formas descritas em *Acithea* Schimper, 1879, emend. Zodrow *et al.*, 2006 e *Scolecopteris* Zenker, 1837, emend. Stubblefield, 1984.

Algum recobrimento de sinângios pelas margens das pínulas, porém bem menos conspicuo, já foi observado em *Scolecopteris latifolia* Graham, 1934 emend. Millay, 1979 e *Scolecopteris parkerensis* Lesnikowska & Willard, 1997, do Grupo Latifolia de Millay (*sensu* 1979, 1997), e em *Scolecopteris lepidorhachis* (Zeiller) Barthel & Götzelt, 1976 (*in* BARTHEL, 1976) e *Scolecopteris elegans* (BARTHEL *et al.*, 1995; BARTHEL & WEISS, 1997; BARTHEL, 2002). Portanto, a classificação dos exemplares estudados em

Scolecoperis não se tornaria inviável se levássemos em consideração apenas as fortes incisões nas lâminas foliares e respectivos longos lobos encurvados para a porção abaxial.

Porém, os trabalhos sobre *Scolecoperis* têm enfatizado aspectos relacionados diretamente aos sinângios (simetria, conexão na pínula e constituição da parede dos esporângios) como diagnósticos para a sua classificação. Apesar de *Scolecoperis* ser normalmente considerado uma forma na qual os sinângios são pedicelados, a condição aparentemente sésil dos sinângios é verificada em novos exemplares de *S. elegans* (BARTHEL *et al.*, 1995; BARTHEL, 2002). É provável que a ausência de pedicelo em exemplares de *S. elegans* tenha causas apenas tafonômicas. Se, porém, realmente existirem exemplares sem pedicelos, estes seriam raros e haveria necessidade de adequar a diagnose genérica a esta situação. Deve-se mencionar também que Millay (1979), ao estabelecer o Grupo Latifolia, manifestou a ausência de pedicelo para exemplares da espécie *Scolecoperis latifolia*.

Ressalta-se que várias diagnoses foram propostas para *Scolecoperis* Zenker (1837) (STUR, 1883; BARTHEL, 1975 *apud* MILLAY, 1979; BARTHEL & GÖTZELT, 1976 *in* BARTHEL, 1976; MILLAY, 1979; STUBBLEFIELD, 1984) conforme as interpretações pessoais dos autores mencionados e dos exemplares disponíveis para cada autor. De acordo com a literatura sobre *Scolecoperis*, algumas características identificadas na espécie-tipo *Scolecoperis elegans* por Barthel *et al.* (1995) e Weiss (2002) estão distantes daquelas expressas por Stubblefield (1984).

Na revisão taxonômica de *Acitheca* Shimper, 1879 emend. Zodrow *et al.*, 2006, os sinângios são descritos como sendo sésseis ou portadores de um curto pedicelo. Esta emenda à diagnose de *Acitheca* contraria a ideia convencional (MILLAY, 1979, 1982, 1997; MAPES & SCHABILION, 1979) de que os sinângios seriam sempre sésseis neste gênero.

As diagnoses obviamente precisam ser fieis às feições verdadeiramente reconhecíveis nos fósseis, mesmo que haja alguma sobreposição de atributos entre os distintos gêneros. Em se tratando de fósseis, a exata delimitação entre os táxons próximos é árdua e pode ser artificial, em função do número reduzido de exemplares, das variações naturais da morfologia e/ou mascaramento tafonômico que oblitera as informações, e da disponibilidade de poucos caracteres diagnósticos. No caso dos próprios exemplares férteis aqui descritos, como seriam classificados se fossem encontrados apenas como impressões, moldes ou compressões? Sem a visualização dos sinângios em três dimensões, eles poderiam ser incluídos, no máximo, em *Asterotheca* Presl (*in* CORDA, 1845). Do mesmo modo, na ausência das estruturas reprodutivas, as pínulas provavelmente poderiam ser consideradas apenas como uma

Pecopteris Brongniart, 1822. Cabe ser salientado que a classificação das impressões ou moldes de pínulas férteis também é bastante contraditória em termos da forma dos sinângios, número de esporângios e simetria sinangial.

A presença ou ausência de pedicelo é uma característica útil na circunscrição dos gêneros modernos da Ordem Marattiales, ou seja, todos os representantes de um determinado gênero são iguais quanto à presença ou à ausência de pedicelo (MURDOCK, 2008b). Por outro lado, um gênero (*e.g.* *Eupodium* HOOKER, 1841 *apud* MURDOCK, 2008b) pode variar entre as espécies quanto à simetria radial ou bilateral dos sinângios (MURDOCK, 2008).

Nos exemplares aqui descritos, não foi possível determinar se a morfologia das pínulas se modificava com a aquisição e o amadurecimento das estruturas reprodutivas, nem se os lobos se abriam para a dispersão dos esporos maduros ou se isso era efetuado por um sutil distanciamento dos enseios.

Não houve descrição histológica das paredes sinangiais. Estas não foram preservadas na permineralização.

No caso dos exemplares da Estampa III, 1-4, as pinas têm pínulas preservadas, em parte, como permineralizações, em parte como moldes. Esta situação não é muito comum no registro fossilífero. Na Bacia do Paraná, todos os registros de pínulas férteis são compressões, impressões ou moldes (VIEIRA & IANNUZZI, 2000a,b; VIEIRA *et al.* 2007). No Permiano Médio a Superior desta bacia (Formação Rio do Rasto) há registros de impressões foliares de pínulas férteis e estéreis que também sugerem a presença de longos lobos e de sinângios com três a quatro esporângios (ROHN & RÖSLER, 1986; OLIVEIRA, 1994). Originalmente, quando tais fósseis foram descritos, as estranhas feições achatadas das supostas lâminas foliares representavam um grande enigma. Os fósseis de Tocantins devem auxiliar na reconstituição morfológica destas impressões, possivelmente com desdobramentos em termos de interpretações paleofitogeográficas.

Por ora, optou-se pela atribuição das pínulas férteis de Tocantins ao gênero *Fernia*, fundamentando-se no conjunto de caracteres observado nos espécimes: a) na proximidade lateral dos esporângios por todo o seu comprimento, anterior à deiscência, b) pelo ápice do esporângio agudo a levemente obtuso, c) pelo número de veias laterais relativamente reduzido na área pinular, d) pelo recobrimento total dos sinângios por lobos do limbo foliar, e e) pelo caráter sésstil dos sinângios.

Os exemplares aqui analisados diferenciam-se de *Acitheca* Schimper, 1879, emend. Zodrow *et al.*, 2006 pelos seguintes motivos: a) menor número de veias secundárias na lâmina foliar, b) veias secundárias simples, c) esporângios menos compridos e sem ápice afilado.

Fernia costata lembra *Scolecoperis calicifolia* Millay, 1979 pela presença de incisões na lâmina foliar, três a quatro esporângios por sinângio protegidos pelos lobos, porém difere pela profundidade bem maior das incisões na lâmina, pela ausência de pedicelo e de pelos multicelulares nos lobos. Somente nos exemplares de Tocantins foram observados esporos triletes enquanto que em *S. calicifolia* há esporos monoletes.

Fernia costata tem alguns aspectos em comum com *Scolecoperis latifolia* Graham, 1934 emend. Millay, 1979, entre eles, as margens ou lobos curvados bem próximos às estruturas reprodutivas, esporos triletes, veias laterais simples, exemplares com sinângios sésseis, número similar de esporângios, e a proximidade entre estes ao longo do comprimento. Por outro lado, diferem pelo fato das margens “enveloparem” muito mais acentuadamente os sinângios, e pela ausência ou não preservação de pelos. Os dados morfométricos das pínulas (comprimento, largura e espessura do mesofilo) indicam dimensões maiores para os exemplares de Tocantins.

Praticamente as mesmas diferenças podem ser apontadas em relação a *Scolecoperis elegans* Zenker, 1837, emend. Strasburger, 1874, destacando-se que *Fernia costata* possui número menor de esporângios (3-4). Ressalta-se que Barthel (2002) e Weiss (2002), destacaram a possibilidade de uma organização sinangial bilateral-simétrica, com sinângios compostos por até sete esporângios, embora essa seja uma situação rara.

Os exemplares do MNAFTO lembram *Scolecoperis lepidorhachis* (Zeiller) Barthel & Götzelt, 1976 (*in* BARTHEL, 1976) pelas lâminas espessas, margens revolutas, morfologia dos maiores esporângios (helicoidal a claviforme), mas diferem por possuírem as lâminas pinulares com incisões, veias laterais simples, isto é, sem bifurcação, número menor de esporângios por sinângio, sua condição sésil e esporos triletes.

Outra espécie norte-americana comparável é *Scolecoperis parkerensis* Lesnikowska & Willard, 1997 inclusa no Grupo Latifolia de Millay (1979). No entanto, os exemplares de Tocantins exibem mesofilo mais espesso (até 0,85 mm), ausência de pelos na veia mediana e nos lobos marginais, incisões maiores na lâmina foliar, sinângios mais compridos e largos, ausência de um pedicelo e esporos triletes.

É fato que a não preservação das estruturas celulares na lâmina foliar e na parede do esporângio nas pínulas férteis de Tocantins prejudica comparações detalhadas com os excelentes exemplares permineralizados em *coal balls* norte-americanos relatados nos

trabalhos de Mamay (1950), Millay (1979, 1997), Lesnikowska & Millay (1985) e Lesnikowska & Willard (1997). Ainda assim, a forma analisada distingue-se dos gêneros férteis com preservação tridimensional, pela extraordinária lâmina foliar com enormes incisões que originam estreitos e longos lobos, estendidos desde a veia mediana da porção adaxial até a porção abaxial, recobrando totalmente os sinângios sésseis. Tais importantes diferenças justificam a proposta do gênero e espécie novos.

Incertae Sedis

Pteridophylla Nathorst (*in* BOUREAU & DOUBINGER, 1975)

Morfo-gênero *Pecopteris* Brongniart, 1822

Espécie-tipo: *Pecopteris pennaeformis* Brongniart, 1882

***Pecopteris* sp. I**

(Estampa IV, Tabela. 3)

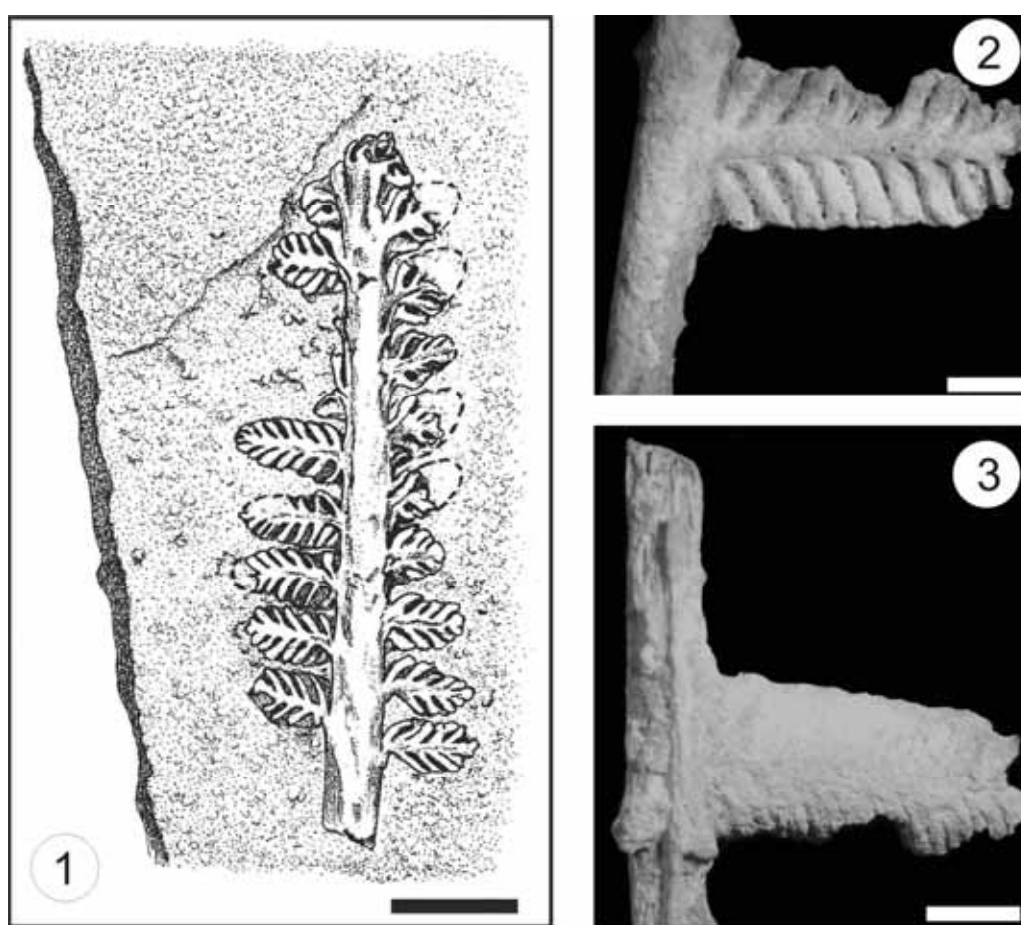
Material estudado: TOF 156B; TOF 200; TOF 365-367; F13995a-3, RN-1.

Horizonte estratigráfico: Afloramento da Formação Motuca, porção arenosa. Eopermiano-Mesopermiano?

Localidade: Fazenda Buritirana (coordenada UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N), na porção Leste do MNAFTO, Estado do Tocantins (TO), Município de Filadélfia, Brasil.

Descrição: As pinas silicificadas estéreis estão relativamente fragmentadas, o que compromete substancialmente as informações morfométricas e reduz o conjunto de atributos úteis na identificação específica. O exemplar F13995a-3, o qual foi exposto através de abrasão em politriz e polimento da rocha, não apresenta estruturas celulares preservadas. Com exceção do espécime TOF 366, os demais estão com a superfície abaxial exposta. As pinas são, no mínimo, de segunda ordem; comprimento variando de 10,5 mm a 29,7 mm, e largura de 10,8 mm. Ápice obtuso (70°) (exemplar F13995a-3), imparipinado. Raque com 0,5 mm a 1,7 mm de largura. Na raque do exemplar TOF 367, em seção transversal, é visível um feixe vascular na forma de “C” com as extremidades curvadas, cuja largura é 0,9 mm. Pínulas oblongas, contíguas, de margens inteiras e lisas, ápice arredondado a agudo arredondado, densidade pinular de 0,2 a 0,38 por mm, com 2,36 mm a 7,9 mm de comprimento e 1,21 mm a 3,57 mm de largura, inseridas à raque por toda a base e dispostas alternadamente em ângulos de 60° a 90°. Na superfície abaxial, as veias laterais e medianas são robustas e salientes. As veias medianas são retas e não decorrentes, bifurcam-se próximo ao ápice. Elas têm comprimentos que variam de 0,94 mm a 7,14 mm e largura de 0,22 mm a 0,79 mm. As

veias laterais são simples, mas às vezes, tem-se a impressão de uma sutil bifurcação na extremidade da veia. Elas são alternas a levemente opostas e emergem obliquamente da veia mediana em ângulos de 20° a 70° , sendo comum 50° . O comprimento varia de 0,34 mm a 1,48 mm e a largura entre 0,22 mm a 0,63 mm. O exemplar TOF 349 é o único que tem as veias laterais emergindo levemente arqueadas em direção à margem. As veias laterais estão distribuídas em número de 4 a 10 em cada lado da veia mediana, e a densidade de veias laterais varia entre 1,26 a 1,75. O espaço existente entre as veias laterais é relativamente estreito (Estampa IV, 1-2, Tabela. 3).



Estampa IV- *Pecopteris* sp. I. **1-** Esquema de pina estéril mostrando a superfície abaxial. Note as veias secundárias simples. TOF 156B. Escala = 5 mm. **2-** Superfície abaxial com as veias média e secundárias espessas. TOF 366. Escala = 1 mm. **3-** Superfície adaxial de 2. TOF 366. Escala = 1 mm.

Tabela 3- Dados morfométricos de *Pecopteris* sp. I. Medidas em mm. As seguintes abreviações são usadas: Cp- comprimento da pina; Lp- largura da pina; Lrp- largura raque pina, N°pl- n° de pínulas em cada lado da pina, Dpl- densidade de pínulas, A°pl- ângulo de inserção da pínula, Lpl- largura pínula, Cpl- comprimento pínula, Cpl/Lpl- razão comprimento-largura pínula, A°vs- ângulo veia secundária, N°vs- n° de veias secundárias em cada lado da veia mediana, Dvs- densidade de veias secundárias por mm, Cvm- comprimento veia mediana, Lvm- largura veia mediana, Cvs-comprimento veia secundária, Lvs- largura veia secundária.

	Variáveis	Min.-Max.	Média	Número total de medidas
Pina	Cp	10,8	-	1
	Lp	10,5-29,7	-	2
	Lrp	0,5-1,7	1,29	4
	N°pl	1-9	5	4
	Dpl	0,2-0,38	0,3	3
	A°pl	60°-90°	90°	18
Pinula	Cpl	2,36-7,9	3,51	6
	Lpl	1,21-3,57	2	9
	Cpl/Lpl	1,12-2,20	1,8	5
Veias	A°sv	20°-70°	50°	46
	N°vs	4-10	6	10
	Dvs	1,26-1,75	1,66	5
	Cvm	0,94-7,14	3,0	7
	Lvm	0,22-0,79	0,37	20
	Cvs	0,34-1,48	1,14	21
	Lvs	0,2-0,63	0,34	30

Discussão: As margens laminares desses exemplares são menos curvadas em direção à superfície abaxial quando comparadas aquelas de *Fernia costata* sp. nov. É provável que as variações no encurvamento das margens das pínulas sejam naturais conforme a sua posição na fronde, ou correspondam a desgastes naturais ocasionados por processos erosivos.

Pecopteris sp. I de Tocantins lembra algumas pecopterídeas estéreis da Bacia do Paraná, onde o padrão pinular normalmente corresponde a margens inteiras e lisas, sendo os demais atributos bem variáveis. *Pecopteris* sp. I assemelha-se a *Pecopteris dolianitii* Rohn &

Rösler, 1986, pelas veias medianas e laterais de calibres grossos, contudo difere por possuir veias laterais simples, isto é, sem dicotomias, número menor de veias laterais em cada lado da veia mediana, comprimento e largura das pínulas menores e ausência de sulco longitudinal na raque. Quanto à disposição das pínulas na raque, os espécimes de Tocantins mostram-se mais ortogonais, porém, esse aspecto é difícil de avaliar em fragmentos pequenos de pinas.

Pecopteris sp. I assemelha-se a *Pecopteris taguaiensis* Rohn & Rösler, 1986 emend. Tavares & Rohn, 2009 em relação à morfologia pinular, com as margens inteiras, lisas, ápice arredondado, pínulas conectadas com toda a base em ângulos normalmente de 90° e veias medianas retas que se bifurcam próximo ao ápice. Porém, difere por apresentar veias laterais indivisas, menor número de veias laterais em cada lado da veia mediana, ausência de cicatrizes de tricomas na raque.

Os exemplares de Tocantins apresentam algumas feições semelhantes a *Pecopteris cadeadensis* Rohn & Rösler, 1986, especialmente na disposição das pínulas na raque, morfologia das pínulas, sutil estreitamento da veia mediana em direção ao ápice da pínula. No entanto, distingue-se por não possuir cicatrizes de pelos na raque, número de veias laterais menores em cada lado da veia mediana e emitidas em ângulos ligeiramente menores, veias laterais indivisas.

Em função do número reduzido de exemplares e da ausência de caracteres marcantes, a classificação específica foi apresentada em aberto.

***Pecopteris* sp. II**

(Estampa V, Tabela. 4)

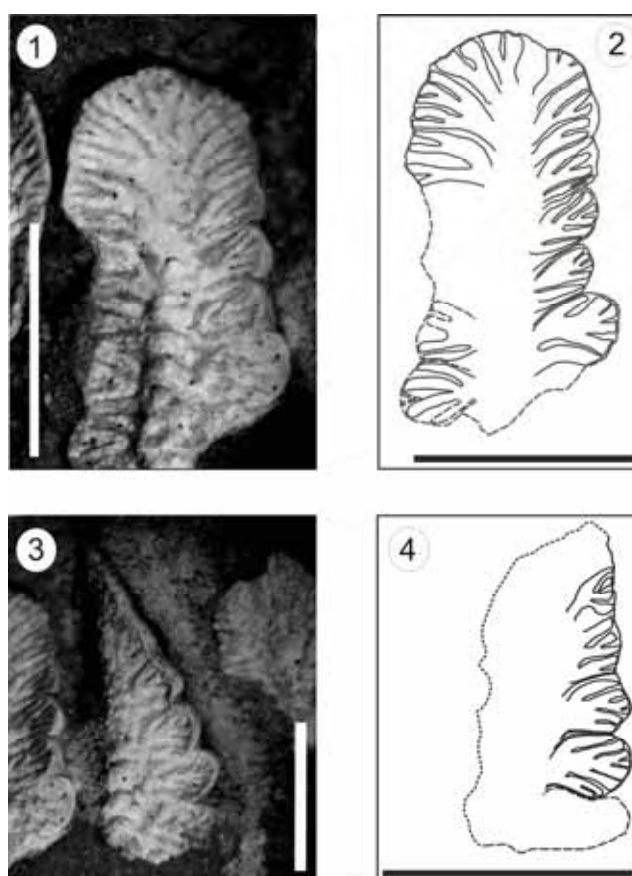
Material estudado: TOF 368-373.

Horizonte-estratigráfico: Afloramento da Formação Motuca, porção arenosa. Eopermiano-Mesopermiano?

Localidade: Fazenda Buritirana (coordenada UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N), na porção Leste do MNAFTO, Estado do Tocantins (TO), Município de Filadélfia, Brasil.

Descrição: Os seis exemplares de pínulas isolados e estéreis estão silicificados, mas apenas três permitiram uma descrição mais detalhada (TOF 368, 371-372) (Estampa V, 1-4). O espécime TOF 368 é o único que estava solto na rocha e que permitiu observar as feições morfológicas nas duas superfícies. As pínulas são oblongas, com ápice arredondado e comprimento variando de 7,5 mm a 9,3 mm e a largura de 4,3 mm a 5,0 mm. As margens

exibem lobos levemente arredondados até aproximadamente 3/5 do comprimento da pínula, em seguida tornam-se suavemente sinuosas. A razão comprimento-largura encontra-se entre 1,7 a 2,0. A veia mediana é robusta, reta e bifurca-se próximo ao ápice. O comprimento pode variar de 6,28 mm a 8,33 mm e a largura, de 0,55 mm a 1,3 mm. As veias laterais emergem em ângulos entre 30° a 70° alternadamente a sub-opostas e algumas parecem bifurcar-se assimetricamente até três vezes, principalmente nos lobos. A disposição destas ramificações bifurcadas assemelha-se a de um leque, já que elas ocupam quase que inteiramente a área do lobo. A exata origem da bifurcação é difícil de determinar, pois as veias são bem grossas e tendem a permanecer justapostas por certa distância após a bifurcação. Na porção mediana a apical, as veias emergem em ângulos de 30° a 50° e são ligeiramente arqueadas em direção à margem, especialmente aquelas com duas bifurcações (Estampa V, 1-2). O número de veias laterais em cada lado da veia mediana é de 5 a 8 e a densidade de veias por milímetro é 0,66 a 0,88. O comprimento das veias laterais varia de 0.87 mm a 2.0 mm e a largura de 1,0 mm a 2,0 mm, ou seja, seu calibre é relativamente grande (Tabela. 4).



Estampa V- *Pecopteris* sp. II. **1-** Superfície abaxial com algumas veias secundárias preservadas. TOF 372. Escala = 5 mm. **2-** Detalhe da foto 1. TOF 372. Escala = 5 mm. **3-** Superfície abaxial mostrando margens lobadas. TOF 371, Escala = 2 mm. **4-** Detalhe da foto 3. TOF 371. Escala = 5 mm.

Tabela 4- Dados morfométricos de *Pecopteris* sp. II. Medidas em mm. As seguintes abreviações são usadas: Lpl- largura pínula, Cpl- comprimento pínula, Cpl/Lpl- razão comprimento-largura pínula, A°vs- ângulo veia secundária, N°vs- n° de veias secundárias em cada lado da veia mediana, Dvs- densidade de veias secundárias por mm, Cvm- comprimento veia mediana, Lvm- largura veia mediana, Cvs-comprimento veia secundária, Lvs- largura veia secundária.

	Variáveis	Min.-Max.	Média	Número total de medidas
Pínula	Lpl	4,3-5,0	4,6	3
	Cpl	7,5-9,3	9,0	3
	Cpl/Lpl	1,7-2,0	1,8	3
Veias	A°vs	30°-70°	60°	31
	N°vs	5-8	7	4
	Dvs	0,66-0,88	0,86	3
	Cvm	6,28-8,33	7,8	3
	Lvm	0,55-1,3	0,89	4
	Cvs	0,87-2,0	1,4	38
	Lvs	1,0-2,0	0,72	32

Discussão: Os exemplares aqui descritos exibem a morfologia das pínulas e organização das veias laterais distintas dos espécimes atribuídos à *Pecopteris* sp. I e *Fernia costata* sp. nov. por possuírem margens lobadas não curvadas em direção a superfície abaxial e venações laterais bifurcadas.

Pecopteris sp. II mostra estreita semelhança morfológica às pinas lobadas de segunda ordem de *Pecopteris predasica* Read, 1941 emend. Vieira *et al.*, 2007 da Bacia do Paraná, especialmente na composição e distribuição das venações laterais, porém as venações dos exemplares de Tocantins são bem robustas, exibem ângulos de emergência da veia lateral maiores e densidade de venações por milímetro menor.

Especialmente a porção médio-apical das pínulas de *Pecopteris mentiens* Sterzel, 1880 que estão ilustradas na Estampa II, figs. 11a, b em Sterzel (1880) são muito parecidas com os nossos exemplares, pelas venações robustas, veia mediana bifurcando-se próximo ao ápice, arqueamento das veias laterais uma vez bifurcadas em direção à margem pinular. Entretanto, a porção proximal das pínulas de *Pecopteris* sp. II podem exibir até três bifurcações e os exemplares são maiores em termos de comprimento e largura da pínula. Achados futuros na

Bacia do Parnaíba em sedimentos permianos, talvez demonstrem maior afinidade entre os exemplares aqui analisados e *Pecopteris mentiens*.

Finalizando, as condições de preservação dos exemplares atualmente disponíveis fornecem subsídio para sua classificação apenas em nível genérico, no caso, em *Pecopteris*.

7. Considerações paleoclimáticas

Parece haver unanimidade entre os pesquisadores de que houve uma tendência à aridez na região Euramericana a partir do Neocarbonífero (DIMICHELE *et al.*, 2006; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006). A vegetação xerófila teria começado a se deslocar das terras altas para as áreas das bacias sedimentares, onde sobreviviam poucos elementos das floras anteriores das fases mais úmidas (DIMICHELE *et al.*, 2006; HMICH *et al.*, 2006). Os registros de floras permianas da Venezuela igualmente evidenciam o processo de gradual aridização nas baixas latitudes (RICARDI & RÖSLER, 1994). Nas proximidades do Mar de Tétis havia acentuada sazonalidade climática controlada por monções (DIMICHELE *et al.*, 2006; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006). Diversos processos conjugados teriam causado o gradual aumento de aridez, principalmente o deslocamento do supercontinente Pangea para o norte, o fechamento de alguns mares epicontinentais, variações glácio-eustáticas dos oceanos, assim como mudanças na circulação oceânica durante e após a glaciação no Gondwana (PARRISH, 1993; REES *et al.*, 1999; GIBBS *et al.*, 2002; TABOR & MONTAÑES, 2002; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; POULSEN *et al.*, 2007). Nas latitudes mais altas, como na região da Bacia do Paraná, durante o Neocarbonífero e no início do Eopermiano, as floras eram controladas por fases glaciais e interglaciais (IANNUZZI & RÖSLER, 2000). Seguiu-se uma fase de gradual aquecimento, quando se originaram diversas camadas de carvão no âmbito da Flora *Glossopteris* e imigraram vegetais procedentes de áreas mais quentes, como, por exemplo, as samambaias (*e.g.*, RÖSLER, 1976; VIEIRA & IANNUZZI, 2000a). Antes do final do Eopermiano já começaram a se instalar condições mais secas, conforme evidências sedimentares e também paleobotânicas, tais como a ocorrência de evaporitos, a diminuição geral das dimensões dos limbos foliares e dos portes dos vegetais, o aparecimento de feições xeromórficas e decréscimo geral da diversidade (MUSSA & COIMBRA, 1987; ROHN & RÖSLER, 1987, 1989; TAVARES & ROHN, 2009).

Em consonância com o panorama climático global, o paleoclima permiano da Bacia do Parnaíba tem sido interpretado como quente e seco, com variações na umidade ao longo da deposição sedimentar (LIMA & FARIA, 1978; FARIA JR. & TRUCKENBRODT, 1980;

COIMBRA, 1983; PINTO & SAD, 1986; GÓES & FEIJÓ, 1994). As condições secas são fortemente sugeridas por evaporitos das formações Pedra de Fogo e Motuca, e também nas bacias Solimões e Amazonas (FARIA JR. & TRUCKENBRODT, 1980; COIMBRA, 1983). Góes & Feijó (1994) chegaram a presumir que a Formação Motuca representaria um sistema desértico com lagos associados. Por outro lado, as fácies fluviais e o registro abundante de samambaias fósseis na porção inferior da formação não coadunam inteiramente com situações climáticas tão extremas. O próprio processo de permineralização dos vegetais, conforme discutido anteriormente, deve ter envolvido variações sazonais.

A morfologia do sistema vascular em “C” das pinas de *Fernia costata* sp. nov. é condizente com espécies classicamente associadas a *Psaronius* da Euramérica (MILLAY, 1979, BARTHEL *et al.*, 1995). Contudo, de acordo com a verificação estrutural e morfológica dos meristelos de *Tietea* (trabalho em preparação), as folhas também poderiam estar relacionadas a este gênero. Tal possibilidade é reforçada pela grande abundância de tais caules na Formação Motuca. O caráter aparentemente endêmico de *Fernia* gen nov. combinaria com a restrição de *Tietea* à América do Sul.

Na literatura, o ambiente de ocorrência normal das samambaias arborescentes modernas é o interior de florestas tropicais úmidas e de altitude (LARGE & BRAGGNIS, 2004). Poucos trabalhos mencionam a existência do grupo em regiões de domínio climático seco e quente (HIETZ, 2010; XAVIER, 2007; KORNÁS, 1977). No Brasil, existem alguns relatos sobre caatingas (vegetação xérica) no Estado de Pernambuco que versam sobre as estratégias de sobrevivência das espécies herbáceas em habitat terrícola, rupícula e dulciaquícola (XAVIER, 2007). Estas estratégias são: a) Poiquiloidria – desenvolve-se onde o padrão sazonal é irregular e depende diretamente das condições ambientais. O conteúdo de água dos vegetais varia conforme o ambiente que o rodeia, ficando suas frondes abertas quando há boa disponibilidade hídrica; e murchas ou enroladas quando a disponibilidade hídrica é baixa. b) Deciduidade – desenvolve-se onde o padrão sazonal é mais evidente e regular. As plantas crescem somente na estação chuvosa, perdem seus órgãos de assimilação e tornam-se dormentes na estação seca. Em certos casos, as frondes mortas restantes permanecem ligadas às plantas por diversos meses, formando uma capa protetora do rizoma. c) Terófito – refere-se à forma de vida de plantas anuais, que sobrevivem na estação seca na forma de esporos ou esporocarpos (KORNÁS, 1985; XAVIER, 2007).

As folhas talvez sejam os órgãos mais sensíveis às variáveis ambientais (WILF, 1997; WILF *et al.*, 1999; ROYER *et al.*, 2005). Desta forma, quando possuem feições de cunho xeromórfico, podem indicar condições climáticas locais. Hietz (2010) exemplifica várias

adaptações encontradas em samambaias de ambientes xéricos. Entre estas encontram-se: fotoproteção com a síntese de antioxidantes e uso de pigmentos, produção de indumentos (tricomias), curvamento da lâmina foliar e, em alguns casos, o uso da fotossíntese CAM.

Nas pecopterídeas das formações Corumbataí e Rio do Rasto, Eo-Neopermiano da Bacia do Paraná (ROHN & RÖSLER, 1986; TAVARES & ROHN, 2009), na Formação Chutani da Bolívia, também permiana (VIEIRA, 2002; VIEIRA *et al.*, 2004) e na Formação Bennowitz, Grupo Rotliegend, Bacia de Döhlen na Alemanha, Eopermiano (BARTHEL *et al.*, 1995; BARTHEL & WEISS, 1997; BARTHEL, 2002) foram identificados alguns dos seguintes aspectos xeromórficos: a) lâmina espessa; b) lâminas fortemente curvadas em direção à superfície abaxial; c) venações medianas e laterais espessas; d) presença de cicatrizes de pelos na raque. Todas as feições xeromórficas listadas são observadas em *Fernia costata* sp. nov., destacando-se que nesta espécie não ocorre um simples encurvamento das margens para a superfície abaxial, mas o total envelopamento dos sinângios por lobos da lâmina foliar e fechamento da porção abaxial. Esta condição e o calibre relativamente grosso das veias deixaram um espaço relativamente estreito para a acomodação dos esporângios/sinângios na cavidade sinangial. O fechamento da pínula é algo extraordinário e no mínimo exercia a função de proteção à perda d'água.

A redução da área foliar, condicionada pelo encurvamento das margens da lâmina para a porção abaxial, é típica de plantas encontradas em ambientes ensolarados, xéricos, deficientes em nutrientes, ou sob ação de outro agente estressante, como ventos intensos (SPICER, 1989; BJÖRKMAN & DAMMI-ADAMS, 1995; PUIJALON & BORNETTE, 2004). Este é um mecanismo preventivo contra a perda de água e superaquecimento. O encurvamento das margens das pínulas para baixo cria um microclima mais úmido na porção abaxial. Venações e raques com calibre grosso contribuem na diminuição da área foliar, e, portanto, da superfície exposta aos raios solares, reduzindo a taxa de evapo-transpiração e fotossíntese da lâmina (CUTTER, 1971; MEDRI & LLERAS, 1980; GIVNISH, 1995; ROTH-NEBELSIK *et al.*, 2001).

O mesofilo espesso em folhas de menor área foliar, não só promove menor perda de água através da respiração, como também deve auxiliar na maior fixação de CO₂ (GIVNISH, 1988).

Feições xeromórficas também aparecem em folhas submetidas à prolongada incidência solar, como em copas das árvores mais altas. Gratani *et al.* (2006) exemplificaram uma série de alterações de cunho morfológico, anatômico, bioquímico e fisiológico entre as folhas de sombra e sol de três espécies arbustivas no Mediterrâneo. Os autores sugeriram que

tais ajustes frente às condições ambientais vigentes na região, seriam responsáveis pela ampla distribuição das espécies na área mencionada.

Neste sentido, cabe ser mencionado que alguns caules de *Tietea* encontrados em Tocantins alcançam 12 metros de comprimento, o que permite estimar alturas dos vegetais superiores a 15 metros (CAPRETZ, 2010). Algumas gimnospermas estão representadas por caules de grande diâmetro, também permitindo inferir grandes portes para estas árvores, porém não necessariamente nas áreas ocupadas pelas samambaias. Embora não haja evidências de conexão orgânica entre as folhas estudadas e os caules de samambaias arborescentes, é bastante provável que muitas dessas frondes constituíram o dossel da vegetação local e ficavam sempre expostas aos raios solares. Por outro lado, elas proporcionavam sombra diariamente durante algum tempo para as samambaias mais jovens ou para as espécies com porte geralmente menor (herbáceo), como as *Botryopteris* (RÖBLER & GALTIER, 2003; TAVARES & ROHN, 2009; TAVARES *et al.*, 2010).

Fato interessante é que as *Scolecopteris* norte-americanas têm lâminas delgadas, embora algumas apresentem incisões laminares. A literatura pertinente a essas espécies não discute profundamente os aspectos ecológicos-ambientais, julgando apenas que a presença de pelos e o arqueamento das lâminas seriam feições que inibiam a desidratação e/ou a ação de insetos (MILLAY, 1979).

Concluindo, as samambaias estudadas do Tocantins provavelmente eram comumente submetidas à relativa escassez de água, porém encontravam as condições úmidas imprescindíveis para o ciclo de vida em matas-galeria ou ciliares, onde havia amplo suprimento de água pelo menos sazonalmente, conforme outros exemplos de biótipos de samambaias modernas e fósseis da literatura (PÁUSAS & SÁEZ, 2000; PAGE, 2002; XAVIER, 2007).

8. Conclusões

Exemplares foliares permineralizados da Formação Motuca, Permiano da Bacia do Parnaíba, foram classificados como: *Fernia costata* gen. et sp. nov., *Pecopteris* sp. I e *Pecopteris* sp. II. O novo táxon, proposto com base em inúmeros exemplares, é o mais significativo, pois diz respeito ao primeiro registro formal de folhas férteis de Marattiales preservadas tridimensionalmente no Gondwana Ocidental.

Fernia pode estar relacionado a caules de samambaias arborescentes dos gêneros *Psaronius* ou principalmente *Tietea*, ambos existentes na Bacia do Parnaíba e também na Bacia do Paraná. *Tietea* não ocorre na Flora Euramericana.

Fernia costata apresenta limbo foliar espesso caracterizado por enormes lobos que recobrem totalmente os sinângios. O desenvolvimento desta morfologia bastante distinta das outras espécies deve tratar-se de uma resposta xeromórfica à escassez de água e corrobora outras evidências de relativa aridez durante a deposição da Formação Motuca, ao menos sazonalmente. Estes vegetais provavelmente eram bem sucedidos nas matas-galeria de um extenso sistema fluvial e faziam parte de uma flora subtropical a tropical relativamente independente das outras situadas mais a sul ou mais a norte na Pangea.

Agradecimentos

Nossos sinceros agradecimentos ao Instituto Natureza do Tocantins (NATURATINS) pelo acesso à área de estudo, ao doutor Robson Louiz Capretz pelo auxílio em campo, durante a coleta de material, ao desenhista Jaime Somera do Instituto de Biociências da UNESP –Rio Claro, à Sr. Suzana Rohn pelas traduções dos artigos em alemão, ao Sr. Robert Noll por conceder os exemplares para estudo e ao Museum für Naturkunde em Chemnitz, na Alemanha pelas facilidades oferecidas para o estudo dos exemplares da coleção. Ao Sr. Leonardo Davine Dantas da Coordenadoria de Relações Institucionais e Internacionais (CORI), na Unicamp, por auxiliar na correta grafia dos termos latinos. Aos professores presentes na banca, que favoreceram a melhoria e o enriquecimento do presente texto. Esse trabalho foi conduzido com auxílio financeiro do CNPq (Processo-142210/2007-2- bolsa de doutorado).

Referências bibliográficas

AGUIAR, G. A. Revisão geológica da Bacia Paleozóica do Maranhão. In: 25th CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 1971, São Paulo, Brazil. **Anais...**, São Paulo, SBG, v. 3, p. 113-122. 1971.

ALEXANDER, J., FIELDING, C. R., JENKINS, G. Plant material deposition in the tropical Burdekin River, Australia: implications for ancient fluvial sediments. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 153, p. 105-125. 1999.

ANDERSON, J. M., ANDERSON, H. M. **Paleofloras of Southern Africa. Podromus of South African Megaflores. Devonian to Cretaceous**. Rotterdam, A. A. Balkema. 423pp. 1985.

ARCHANGELSKY, S., DE LA SOTA, E. Contribución al conocimiento de las filices permicas de Patagônia Extraandina. **Acta Geológica Lilloana**, v. 3, p. 85-126. 1960.

ARCHANGELSKY, S., ARRONDO, O. G. Paleophytologia Kurtziana. III. 10. La tafoflora permica de Sierra de Los Llanos Provincia La Rioja. **Ameghiniana**, v. 10 (3), p. 201-228. 1973.

ARRONDO, O. G. Estudio geológico y paleontológico em la zona de la Estância La Juanita y alrededores, Provincia Santa Cruz, Argentina. **Ver. Mis. La Plata** (V. Ser.) 7 (43): 1-194 p. 1972.

ARRONDO, O. G. *Dizeugotheca branisae* v.sp. nueva filice eusporangiada del Pérmico inferior, Bolivia. **Revista del Museo de La Plata** (nueva serie Paleontología) 5, p. 55-61. 1967.

AZCUY, C. L., CÉSARI, S. N. Primeiros estudos sobre plantas fósseis de la Formación Libertad, provincia de La Rioja, Argentina. **Boletim IG-USP**, v. 11, p. 49-55. 1980.

BARTHEL, M. Die Madensteine vom Windberg, Deutschland. In: Dernbach, U., Tidwell, W. D. (Eds.). **Geheimnisse Versteinerter Pflanzen Faszination aus Jahrmillionen**. D'oro Verlag, Deutschland. pp. 65-77. 2002.

BARTHEL, M., GÖTZELT, V., URBAN, G. Die Rotliegendflora Sachsens. **Abhandlungen Des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie Zu Dresden**, v. 24, p. 1-190. 1976.

BARTHEL, M.R., WEISS, H. Xeromorphe Baumfarne im Rotliegend Sachsens. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 20, p. 45-56. 1997.

BARTHEL, M., REICHEL, W., WEISS, H-J. "Madensteine" in Sachsen. Neue funde von *Scolecoperis elegans* Zenker in der Typus-Lokalität. **Abhandlungen des Staatlichen Museums für Mineralogie und Geologie zu Dresden**, v. 41, p. 117-135. 1995.

BJÖRKMAN, O., DEMMIG-ADAMS, B. 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**, vol. 100. Springer- Verlag, New York, p. 17-47. 1995.

BRONGNIART, A. T. Sur la classification et la distribution des végétaux fossils en general et sur ceux des terrains de sediment supérieur en particuliere. **Mémoire du Museum Nationale d'Histoire Naturelle, Paris**, v. 8, p. 203-240. 1822.

BRONGNIART, A. T. Notice sur Le *Psaronius brasiliensis*. **Bulletin de la Société Botanique de France**, v. 19, p. 3-10. 1872.

BROUSMICHE, C., COQUEL, R., WAGNER, R. H. Les Scolecoperis du Stéphanien Supérieur du Bassin de Puertollano (Espagne). **Geobios**, v. 25 (3), p. 323-339. 1992.

BOUREAU, E., DOUBINGER, J. Pteridophylla. In: **Traité de Paléobotanique**. Tome 4, Fascicule 2. Masson, Paris. pp. 25-178. 1975.

CALDAS, E., MUSSA, D., LIMA FILHO, F., RÖSLER, O. Nota sobre a ocorrência de uma floresta petrificada de idade permiana em Teresina, Piauí. **Boletim IG-USP**, v. 7, p. 69-87. 1989.

CAPRETZ, R. L. **Paleoecologia e tafonomia da Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional (Bacia do Parnaíba, Permiano)**. Tese de Doutorado. 138p. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro. Brazil. 2010.

CAPRETZ, R. L., ROHN, R., TAVARES, T. M. V., RÖBLER, R., NOLL, R.; DIAS-BRITO, D. Stem orientation and paleoenvironments in Permian fluvial deposits of the Parnaíba Basin, Central North Brazil. In: 12th INTERNATIONAL PALYNOLOGICAL CONGRESS (IPC-XII), 8th INTERNATIONAL ORGANISATION OF PALAEOBOTANY CONFERENCE (IOPC-VII), Bonn, 2008. Germany. **Abstract...**, p. 44. 2008.

COIMBRA, A. M. **Estudo sedimentológico e geoquímico do Permo-Triássico da Bacia do Maranhão**. Tese de Doutorado. 2v. Universidade de São Paulo. São Paulo. Brazil. 1983.

COIMBRA, A. M.; MUSSA, D. Associação lignitaflorestística na Formação Pedra de Fogo, (arenito Cacunda), Bacia do Maranhão – Piauí, Brasil. In: **32º Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, Rio de Janeiro. Brasil. p. 591-605. 1984.

CORDA, A. J. **Beiträge zur Flora der Vorwelt**. 128 p. Prag. (Calve'sche Buchhandlung). 1845.

COTTA, B. **Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau**. Leipzig und Dresden (Arnoldische Buchhandlung) 89p. 1832.

CÚNEO, N. R., ARCHANGELSKY, S., CÉSARI, S. *Asterotheca frenguelli* (Archangelsky y de La Sota) nov. comb., helecho permico de Patagonia, Argentina. **Ameghiniana**, v. 37 (3), p. 363-367. 2000.

CUTTER, E. G. **Plant anatomy: Experiment and Interpretation**. Part 2. Addison-Wesley, London. 343 p. 1971.

DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R.R., RÖBLER, R. Floresta petrificada do Tocantins Setentrional - O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, edited by Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; Campos, D.A.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S. Ed. 2007. 1. Vol. 1, 1-15. Brasília: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio104/sitio104.pdf>

DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R.R., RÖBLER, R. Floresta petrificada do Tocantins Setentrional - O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, edited by Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; Campos, D.A.. e ed 2. Vol. 2, 337-354p. Brasília: CPRM/SIGE. 2009.

DIMICHELE, W. A., TABOR, N. J., CHANEY, D. S., NELSON, W. J. From wetlands to wet spots: Environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras. **Geological Society of America**, Special Paper, v. 399, p. 223-248. 2006.

DELEVORYAS, T., TAYLOR, T. N., TAYLOR, E. L. A marattialean fern from the Triassic of Antarctica. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 74, p. 101-107. 1992.

DOLIANITI, E. Relações entre as Floras Paleozóicas do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 44, p. 113-117. 1972.

FARIA JR., L. E. C. Estudo sedimentológico da Formação Pedra de Fogo- Permiano, Bacia do Maranhão. Mestrado. 57 p. Universidade Federal do Pará. Brasil. 1979.

FARIA JR., L. E. C., TRUCKENBRODT, W. Estratigrafia e Petrografia da Formação Pedra de Fogo. In: 31º **Anais do Congresso Brasileiro de Geologia**, v.2, p. 740-754. 1980.

FERGUSON, D. K. The origin of leaf-assemblages-new light on an old problem. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 46, p. 117-188. 1985.

FRENGUELLI, J. Las pecopterideas del Permico de Chubut. **Nat. Mus. La Plata**, n. 16 (Pal), v. 99, p. 287-296.

FREYTET, P.; GALTIER, J.; RONCHI, A.; SCHNEIDER, J. W.; TINTORI, A.; WERNEBURG, R. Early Permian continental biota from Southeastern Sardinia (Ogliastra and Gerrei). **Rend. Soc. Paleont. Ital.**, v. 1, p. 169-179. 2002.

GIBBS, M. T., REES, P. MCA., KUTZBACH, J. E., ZIEGLES, A. M., BEHLING, P. J., ROWLEY, D. B. Simulation of Permian climate and comparisons with climate-sensitive sediments. **The Journal of Geology**, v. 110: p. 33-55. 2002.

GIVNISH, T.J., Plant stems. Biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. In: Gartner, B.L. (Ed.). **Plant Stems: Physiology and Functional Morphology**. Academic Press, pp. 3–49. 1995.

GIVNISH, T.J., Adaptation to sun and shade: A whole – plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 63–92. 1988.

GÓES, A. M. O., FEIJÓ, F. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociência da Petrobrás**. Rio de Janeiro, v. 8 (1), p. 57-67. 1994.

GRATANI, L., COVONE, F., LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees**, v. 20, p. 549-558. 2006.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. IV. Two species of *Psaronius* from Araguaína, State of Tocantins, Brazil. **Facena**, v. 15, p. 9-17. 1999.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. III. *Tietea derbyi* n. sp., from the Permian of Brazil. **Cour. Forsch. –Inst. Senckenberg**, v. 147, p. 155-162. 1992.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. I. The family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solms-Laubach, from the Permian Brazil. In: CONGRESO ARGENTINO PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986, **Actas...**, 1986. p. 163-171. 1986.

HIETZ, P. Fern adaptations to xeric environments. In: Mehltratea, K., Walker, L. R., Sharpe, J. M. (Eds). **Fern ecology**. New York, Cambridge University Press. pp. 140-170. 2010.

HILTON, J., SHI-JUN, W., GALTIER, J., GLASSPOOL, I., STEVENS, L. An Upper Permian permineralized plant assemblage in volcanoclastic tuff from the Xuanwei Formation, Guizhou Province, southern China, and its palaeofloristic significance. **Geological Magazine**, v. 141 (6), p. 661-674. 2004.

HMICH, D., SCHNEIDER, J. W., SABER, H., VOIGT, S., EL WARTITI, M. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate. In: Lucas, S. G., Cassinis, G., Schneider, J. W. (eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 265, p. 297-324. 2006.

IANNUZZI, R., RÖSLER, O. Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications. **Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology**, v. 161, p. 71-94. 2000.

KNOLL, A. H. Exceptional preservation of photosynthetic organisms in silicified carbonates and silicified peats. **Royal Society, Philosophical Transactions, London, ser. B.**, v. 311, p. 111-122. 1985.

KORNÁS, J. Adaptive strategies of African pteridophytes to extreme environments. In: A. F. Dyer., C. N. Page (Eds.). **Biology of Pteridophytes**. Edinburgh, The Royal Society of Edinburgh. pp. 391-396. 1985.

KORNÁS, J. Life forms and seasonal patterns in the pteridophytes in Zambia. **Acta of the Society Botany of Poloniae**, v. 46 (4), p. 669-690. 1977.

LACEY, W. S., HUARD-MOINE, D. Karroo floras of Rhodesia and Malawi-Part 2. The Glossopteris Flora in the Wankie district of Southern Rhodesia. In: SYMPOSIUM ON FLORISTICS AND STRATIGRAPHY OF GONDWANALAND, número, ano. cidade Lucknow. Índia. **Proceedings ...**p. 13-25. 1966.

LARGE, M. F., BRAGGINS, J. E. **Tree Ferns**. Portland. Cambridge. 359 p. 2004.

LEO, R. F., BARGHOORN, E. S. Silicification of wood: **Havard University, Botanical Museum Leaflet**, v. 25, p. 1-47. 1976.

LE ROUX, S. F. On some "Northern" elements in the Lower Gondwana flora of Vereeniging, Transvaal. **Palaeont. Afr.**, v. 19, p. 59-65. 1976.

LESNIKOWSKA, A. D., WILLARD, D. A. Two new species of *Scolecoperis* (Marattiales), sources of *Torispora secures* Balme and *Thymospora thiessenii* (Kosanke) Wilson et Venkatachala. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 95, p. 211-225. 1997.

LESNIKOWSKA, A. D., GALTIER, J. A reconsideration of four genera of permineralized Marattiales from the Stephanian and Autunian of France. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 67, p. 141-152. 1991.

- LESNIKOWSKA, A. D., MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattiales: New species of *Scolecopteris* (Marattiales) from the Pennsylvanian of North America. **American Journal Botany**, v. 72 (5), p. 649-658. 1985.
- LIMA, E. A. M., LEITE, J. F. Projeto estudo global dos recursos minerais da Bacia Sedimentar do Parnaíba: Integração Geológica-Metalogenética. Recife, Convênio DNPM - **Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais**.v. I, p. 124-132. Relatório técnico. 1978.
- MAMAY, S. H. Some American Carboniferous fern fructifications. **Annals the Missouri Botanical Garden**, v. 37, p. 409-477. 1950.
- MAPES, G., SCHABILION, J. T. A new species of *Acitheca* (Marattiales) from the Middle Pennsylvanian of Oklahoma. **Journal of Paleontology**, v. 53 (3), p. 685-694. 1979.
- MATYSOVÁ, P; RÖSSLER, R.; GÖTZE, J.; LEICHMANN, J.; FORBES, G.; TAYLOR, E.L.; SAKALA, J.; GRYGAR, T. Alluvial and volcanic pathways to silicified plant stems (Upper Carboniferous–Triassic) and their taphonomic and palaeoenvironmental meaning. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 292, p. 127–143. 2010.
- MEDRI, M. E., LLERAS, E. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg. **Acta Amazônica**, v. 10, p. 463-493. 1980.
- MILLAY, M. A. A review of permineralized Euramerican Carboniferous tree ferns. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 95, p. 191-209. 1997.
- MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattiales: an Early Pennsylvanian species of the fertile fern *Scolecopteris*. **American Journal of Botany**, v. 69 (5), p. 728-733. 1982.
- MILLAY, M. A. Studies of Paleozoic Marattiales: A monograph of the American species of *Scolecopteris*. **Palaeontographica Abt. B.**, v. 169, p. 1-69. 1979.
- MILLAY, M. A., GALTIER, J. Studies of Paleozoic Marattiale ferns: *Scolecopteris globiforma* v. sp., from the Stephanian of France. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 63, p. 163-171. 1990.
- MURDOCK, A. G. A taxonomic revision of the eusporangiate fern family Marattiaceae, with description of a new genus *Ptisana*. **Taxon**, v. 57 (3), p. 737-755. 2008b.
- MUSSA, D.; COIMBRA, A. M. Novas perspectivas de comparação entre as taflooras permianas (de lenho) das bacias do Parnaíba e do Paraná. In: **10º Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia**, 19-25 de julho, Rio de Janeiro, Brasil. p. 901-923. vol. II. 1987.
- OLIVEIRA, D. **Filicíneas férteis da Formação Rio do Rasto (Permiano Superior, Santa Catarina e Paraná)**. Trabalho de conclusão de curso (TCC). 49 p. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro. Brasil. 1994.
- PAGE, C. N. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 119, p. 1-33. 2002.

PARRISH, J. T. Climate of the Supercontinent Pangea. **The Journal of Geology**, v. 101, p. 215-233. 1993.

PÁUSAS, J. G., SÁEZ, L. Pteridophyte richness in the NE Iberian Peninsula: biogeographic patterns. **Plant Ecology**, v. 148, p. 195-205. 2000.

PELOURDE, F. A propos des Psaroniées du Brésil. **Comp. Rend. Ass. Franc. Avov. Sci. (Congrès du Havre)**, p. 443-445. 1914.

PINTO, C. P., SAD, J. H. G. Revisão estratigráfica da Formação Pedra de Fogo, borda sudoeste da Bacia do Paranaíba. In: 34° CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, Goiânia. Brasil. **Anais...**, SBG. v. 1, p. 346-358. 1986.

POULSEN, C. J., POLLARD, D., MONTAÑEZ, I. P., Rowley. D. Late Paleozoic tropical climate response to Gondwanan deglaciation. **Geology**, v. 35(9), p. 771-774. 2007.

PŠENIČKA, J., BEK, J., CLEAL, C. J., WITTRY, J., ZODROW, E. L. Description of synangia and spores of the holotype of the Carboniferous fern *Lobatopteris miltoni*, with taxonomic comments. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 155, p. 133-144. 2009.

PUJALON, S., BORNETTE, G. Morphological variation of two taxonomically distant plant species along a natural flow velocity gradient. **New Phytologist**, v. 163, p. 651-660. 2004.

REES, P. MCA., GIBBS, M. T., ZIEGLER, A. M., KUTZBACH, J. E., BEHLING, P. J. Permian climates: Evaluating model predictions using global paleobotanical data. **Geology**, v. 27 (10), p. 891-894. 1999.

RICARDI, F., RÖSLER, O. Proposta de um Gondwana tropical no Neopaleozoico. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 17 (39/2), p. 747-753. 1994.

ROHN, R., CAPRETZ, R.L., TAVARES, T.M.V. Taphonomic analysis of Permian stems in Parnaíba Basin (Tocantins, North Brazil). In: 18th International Sedimentological Congress, Mendoza 2010, **Abstracts...**, Argentina, International Association of Sedimentologists, pp. 764. 2010.

ROHN, R., CAPRETZ, R. L., TAVARES, T. M. V., RÖBLER, R., NOLL, R. Stem orientation analysis in Permian fluvial deposits of the Parnaíba Basin (Tocantins, central-north Brazil). In: SIMPOSIO ARGENTINO DE PALEOBOTÁNICA Y PALINOLOGÍA, 14, Mar del Plata. **Resúmenes...** Mar del Plata, Universidad Nacional de Mar del Plata, v.1, pp.7. 2009.

ROHN, R., RÖSLER, O. Folhas denteadas da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático. **Boletim IG-USP, Publ. Esp.**, v. 7, p. 127-137. 1989.

ROHN, R., RÖSLER, O. Relações entre a flora Permiana do Gondwana e as floras das províncias setentrionais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 10, Rio de Janeiro. SBP, **Anais ...**, v. 2, p. 885-888. 1987.

ROHN, R., RÖSLER, O. Pteridófilas Pecopteróides da Formação Rio do Rasto no Estado do Paraná e da Formação Estada Nova no Estado de São Paulo (Bacia do Paraná, Permiano Superior). **Boletim IG-USP**, v. 17, p. 57-76. 1986.

RÖßLER, R. Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. **Geological Society**, London, Special Publication, v. 265, p. 39-63. 2006.

RÖßLER, R., GALTIER, J. The first evidence of the fern *Botryopteris* from the Permian of the Southern Hemisphere reflecting growth form diversity. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 127, p. 99-124. 2003.

RÖßLER, R., GALTIER, J. First *Grammatopteris* tree ferns from the Southern Hemisphere - new insights in the evolution of the Osmundaceae from the Permian of Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 121, p. 205-230. 2002a.

RÖßLER, R., GALTIER, J. *Dernbachia brasiliensis* gen. nov. et sp. nov. – a new small tree fern from the Permian of NE Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 122, p. 239-263. 2002b.

RÖßLER, R., NOLL, R. Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien: Geologie, Taphonomie und Fossilführung. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 5-44. 2002.

ROSCHE, M., SCHNEIDER, J. W. Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 256, p. 95-136. 2006.

RÖSLER, O. Novas idéias sobre a evolução paleoflorística e paleoclimática no Eogondwana brasileiro. In: Actas 1º CONGRESO GEOLOGICO CHILENO, Santiago, 3: pp.83-94. 1976.

ROTH-NEBELSICK, A., UHL, D., MOSBRUGGER, V., KERPA, A. Evolution and function of leaf venation architecture: A review. **Annals of Botany**, v. 87, p. 553–566. 2001.

ROYER, D. L., WILF, P., JASENKO, D. A., KOWALSKI, E. A., DILCHER, D. L. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies the fossil record. **American Journal of Botany**, v. 92(7), p. 1141-1151. 2005.

SCHNEIDER, J. W., KÖRNER, F., ROSCHER, M., KRONER, U. Permian climate development in the northern peri-Tethys area- The Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 240, p. 161-183. 2006.

SHARPER, J. M., MEHLTRETER, K. Ecological insights from fern population dynamics. In: Mehltreter, K., Walker, L. R., Sharpe, J. M. (Eds). **Fern ecology**. New York, Cambridge University Press. pp. 61-102. 2010.

SIEVER, R., SCOTT, R. A. Organic geochemistry of silica. In: I. A. Breger (Ed.). **Organic Geochemistry. International Series of Monographs on Earth Sciences**, Pergamon, New York, Ch. 14, pp. 579-595. 1963.

SOLMS-LAUBACH, H.. Zur Geschichte der *Scolecopteris* Zenk. **Nachr. kgl. Ges. Wiss. u. d. Georg-August –Univ. zu Göttingen**, v. 2. p. 26-38. 1883

SPICER, R. A. Physiological characteristics of land plants in relation to environment through time. **Transactions on Royal Society Edinburgh (Earth Science)**, v. 80, p. 321–329. 1989.

STERZEL, J. T. Über *Scolecopteris elegans* Zenker und andere fossile Reste aus dem Hornstein von Altendorf bei Chemnitz. **Z. Dt. Geol. Ges.**, v. 32, p. 1-18. 1880.

STEWART, W. N., ROTHWELL, G. W. **Paleobotany and the evolution of plants**. Cambridge University Press, 521 p. 1993.

STRASBURGUER, E. Über *Scolecopteris elegans* Zenker, einen fossilen Farn aus der Gruppe der Marattiaceen. **Jenaische Z. Nat.**, N. F., 1, 8, p. 81-95. 1874.

STUBBLEFIELD, S. P. Taxonomic delimitation among Pennsylvanian Marattialian frutifications. **Journal of Paleontology**, v. 58, p. 793-803. 1984.

STUR, D. Morphologie und Systematik der Culm-und Carbonfarne. **Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Wien**, v. 88, p. 633-846. 1833.

TABOR, N. J., MONTAÑEZ, I. P. Shifts in late Paleozoic atmospheric circulation over western equatorial Pangea: Insights from pedogenic mineral $\delta^{18}\text{O}$ compositions. **Geological Society of America**, v. 30 (12), p. 1127-1130. 2002.

TAVARES, T. M. V., ROHN, R. First Record of petrified Permian pecopterids from the Paraná Basin, Brazil (Corumbataí Formation, Passa Dois Group, northeastern State of São Paulo): Morphology, anatomy and paleoecological implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, p. 60-73. 2009.

TAVARES, T. V. T., NEREGATO, R., ROHN, R. Nova evidência da epífita *Botryopteris* em manto radicular de Marattiales na Formação Motuca (Permiano, Bacia do Parnaíba). In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA-NÚCLEO SÃO PAULO. **Boletim de resumos...**, Rio Claro, SP, Brasil. p. 42. 2010.

TAVARES, T. M. V.; ROHN, R. Comentários sobre a preservação e ecologia das folhas férteis e estéreis do Gondwana Setentrional no Tocantins (Bacia do Parnaíba, Formação Motuca, Permiano). In: 3º ENCONTRO DOS PROGRAMAS DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS. **Resumos...**, Rio Claro, SP, Brasil, p. 124. 2009.

TAVARES, T. M. V., ROHN, R., RÖBLER, R., NOLL, R., CAPRETZ, R. L. Permian petrified fern leaves from the Central North Brazil (Parnaíba Basin, Araguaína region, Marattiales). In: 12th INTERNATIONAL PALYNOLOGICAL CONGRESS (IPC-XII), 8th INTERNATIONAL ORGANISATION OF PALAEOBOTANY CONFERENCE (IOPC-VII), Bonn.Germany. **Abstract...** p. 277 – 278. 2008.

TAYLOR, T. V., TAYLOR, E. L. **The biology and evolution of fossil plants**. New York: Prattice Hall. New Jersey. 982p. 1993.

TAYLOR, T. V., TAYLOR, E. L., KINGS, M. **Paleobaotany: The biology and evolution of fossil plants**. 2º Edição. Academic Press. 1230 p. 2009.

VIEIRA, C. E. L. **Fronde Pecopterídeas da Formação Chutani (Grupo Titicaca, Altiplano Boliviano): Taxonomia, Correlação Bioestratigráfica e Paleoecologia**. Dissertação de Mestrado. 143p. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Rio Grande do Sul, Brasil. 2000.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R., GUERRA-SOMER, M. Revisão de pecopterídeas polimórficas do Neopaleozoico da América do Sul. **Revista brasileira de paleontologia**, v. 10 (2), p. 107-116. 2007.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R., GUERRA-SOMMER, M., DÍAZ-MARTÍNEZ, E, GRADER, G. W. Permian plants from the Chutani Formation (Titicaca Group, northern Altiplano of Bolívia): I. Genera *Pecopteris* e *Asterotheca*. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 76 (1), p. 117-128. 2004.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R., GUERRA-SOMMER, M. Primeiro registro de frondes férteis na Formação Pedra de Fogo, Neopermiano da Bacia do Parnaíba. In: 18º CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2003. **Resumos ...**, Brasília, Brasil, p. 313. 2003.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R. Presença de *Pecopteris* e *Asterotheca* no afloramento Morro do Papaléo, Município de Mariana Pimentel, Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito, Eopermiano da Bacia do Paraná). **Pesquisa em Geociências**, v. 27 (2), p. 49-64. 2000a.

VIEIRA, C. E. L., IANNUZZI, R. Presença de *Asterotheca* sp. no Permiano Superior da Bacia do Paraná (Membro Serrinha, Formação Rio do Rasto). **Revista Universidade Guarulhos –Geociências**, v. 5 (edição especial), p. 33-36. 2000b.

XAVIER, S. R. S. Samambaias da Caatinga: Lista anotada, análise da composição florística e padrões de distribuição geográfica. Tese de Doutorado. 129 p. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Pernambuco, Brasil. 2007.

XIAO-YUAN HE, WANG, S-J., HILTON, J., ZHOU, Y-L. A new specie of the marattialean fern *Scolecopteris* (Zenker) Millay from the uppermost Permian of Guizhou Province, south-wertern China. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 151, p. 279-288. 2006.

WAGNER, R. H., HILL, C. R., EL-KHAYAL, A. A. *Gemmelitheca* gen nov. a fertile pecopterid fern from the upper Permian of the Middle East. **Scripta Geologica**, v. 79, p. 51-74. 1985.

WAN, Z., BASINGER, J. F. On the *Pectinangium* Li et al., emend. (Marattiales), with spores *in situ* from the Permian of southern China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 75, p. 219-238. 1992.

WEISS, H-J, R. Beobachtungen zur Variabilität der Synangien des "Madenfarns". **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 57-62. 2002.

WILF, P. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. **Paleobiology**, v. 23, p. 373-390. 1997.

WILF, P., WING, S. L., GREENWOOD, D. R. & GREENWOOD, C. L. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example: reply. **Geology**, v. 27, p. 92. 1999.

ZENKER, F. C. *Scolecoperis elegans*, ein neues fossiles Farngewächs mit Fruktifikation. – **Linnaea, Halle**, v. 11, p. 509-512. 1837.

ZIEGLER, A., M. Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian period. In: Mckerrrow, W. S., Scootese, C. R. (Eds.). **Palaeozoic, palaeogeography and biogeography**: Geological Society (London) Memoir 12, p. 363-379. 1990.

ZODROW, E. L.; SIMUNEK, Z.; CLEAL, C. J.; BEK, J.; PŠENIČKA, J. Taxonomic revision of the Paleozoic marattialean fern *Acithea* Schimper. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 138, p. 239-280. 2006.

Capítulo: 2

***TOCANTINORACHIS BURITIRANAENSIS* GEN. ET SP. NOV., DE SAMAMBAIAS ARBORESCENTES PERMIANAS (MARATTIALES) NO HEMISFÉRIO SUL (FORMAÇÃO MOTUCA, BACIA DO PARNAÍBA, NORTE DO BRASIL)**

Tatiane Marinho Vieira Tavares^{*a}, Rosemarie Rohn^a, Ronny Rößler^b

^a Departamento de Geologia Aplicada, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP-Rio Claro, C. Postal 178, CEP: 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil

^b Museum für Naturkunde, Theaterplatz 1, 09111, Chemnitz, Germany

*E-mail: tatipaleo@yahoo.com.br (Tavares, T.M.V)

Resumo

Dois fragmentos de raques foram analisados. Eles procedem das camadas síltico-arenosas da Formação Motuca, na Bacia do Parnaíba, do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins, Município de Filadélfia, norte de Tocantins. De acordo com suas feições morfo-anatômicas, um novo gênero e uma nova espécie são propostos: *Tocantinorachis buritiranaensis*. A principal característica do novo gênero é a sucessiva divisão dos feixes vasculares, que culmina numa configuração vascular dissecada, totalmente diferente daquela dos morfo-gêneros *Stipitopteris* e *Stewartiopteris* conhecidos na Flora Euramericana. Este novo padrão dos feixes vasculares coaduna com os traços foliares encontrados nos caules de *Tietea singularis*, uma samambaia arborescente comum na Bacia do Parnaíba e não registrada em terrenos euramericanos.

Palavras-chave: Raques, pecíolos, *Stipitopteris*, *Stewartiopteris*, Marattiales, Permiano, Bacia do Parnaíba

1. Introdução

São relativamente escassos os registros de pecíolos e raques que exibem relação orgânica a caules de Marattiales arborescentes. São conhecidos apenas dois exemplos de frondes ainda conectadas a caules de *Psaronius* Cotta, 1832 apresentados por Renault & Zeiller (1888 *apud* STIDD, 1971) e Stidd & Phillips (1968). Todos os outros pecíolos e raques fósseis documentados já perderam a conexão orgânica à planta-mãe. A literatura pertinente faz referência a duas configurações de feixes vasculares encontradas nos pecíolos e raques das frondes de samambaias, que são inclusos nos seguintes morfo-gêneros:

Stipitopteris Grand'Eury, 1877 e *Stewartiopteris* Morgan & Delevoryas, 1952b. O primeiro (pecíolo) exibe dois estágios: i) um sistema vascular, que em seção transversal, tem um feixe vascular oval externo, e no seu interior, um feixe menor com a forma de W; ii) um feixe vascular na forma de U, com as extremidades curvadas. O segundo (raque) apresenta apenas a forma de uma ferradura, com a extremidade aberta e sem feixe vascular interno. Contudo, deve ser ressaltado que embora os dois gêneros exibam configurações distintas, ambos possuem os feixes contínuos. Ainda neste contexto, Stidd (1971) constatou que *Stipitopteris* e *Stewartiopteris* podem representar porções distintas de um mesmo pecíolo ou raque de uma fronde. Tal consideração é resultante das variações morfológicas que ocorrem no desenvolvimento dos feixes vasculares. Quando da preservação das cicatrizes foliares nos caules de *Psaronius* Cotta, 1832, aqueles gêneros podem ser identificados.

A distribuição geográfica dos dois gêneros é restrita, embora a distribuição das espécies de *Psaronius* seja bem ampla. Eles são encontrados nos *coal balls* norte-americanos e em algumas regiões das floras neocarboníferas da Europa, como pequenos fragmentos (GRAND'EURY, 1877; LENZ, 1942; MORGAN & DELEVORYAS 1952a,b; STIDD, 1971). Röbber & Noll (2002) mencionaram a presença de pecíolos na Formação Motuca, cuja morfologia corresponde ao tipo *Stipitopteris*.

Adicionalmente, Pelourde (1908 *apud* STIDD, 1971) manifestou semelhanças na configuração vascular dos gêneros fósseis e atuais de Marattiales. Conforme Stidd (1971) a principal diferença dos representantes fósseis é possuir os feixes vasculares contínuos, contrapondo-se aos feixes dissecados (individuais) dos representantes modernos. Stidd (1974) exibe as variações ocorrentes nos feixes vasculares do pecíolo e raque de *Angiopteris*, *Marattia* e *Danaea*. De fato, todos possuem feixes vasculares individualizados. *Angiopteris* exibe maior complexidade estrutural em relação aos demais gêneros, por possuir quatro ou mais ciclos concêntricos de feixes vasculares nos pecíolos, porém, de modo geral, os gêneros tendem a exibir redução no número de ciclos no sentido distal (STIDD, 1974).

Este artigo é uma contribuição ao estudo da paleoflora petrificada permiana do norte de Tocantins, na região do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins-MNAFTO. A partir de dois exemplares de raques encontrados na Fazenda Buritirana, foi possível identificar e descrever gênero e espécie novos. A morfologia e a histologia muito se assemelham àqueles traços foliares encontrados nos estelos de *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 emend. Herbst, 1986 e, portanto, distinguem-se dos gêneros de pecíolos e raques de Marattiales anteriormente conhecidos.

2. Materiais e métodos

Dois fragmentos de raques, os exemplares TOF 277A e TOF 278, foram encontrados na Fazenda Buritirana. O afloramento está localizado no centro-leste do Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins-MNAFTO, no Município de Filadélfia, cerca de 17 km a leste do Distrito de Bielândia, norte do Estado do Tocantins (coordenadas UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N, fig. 1).

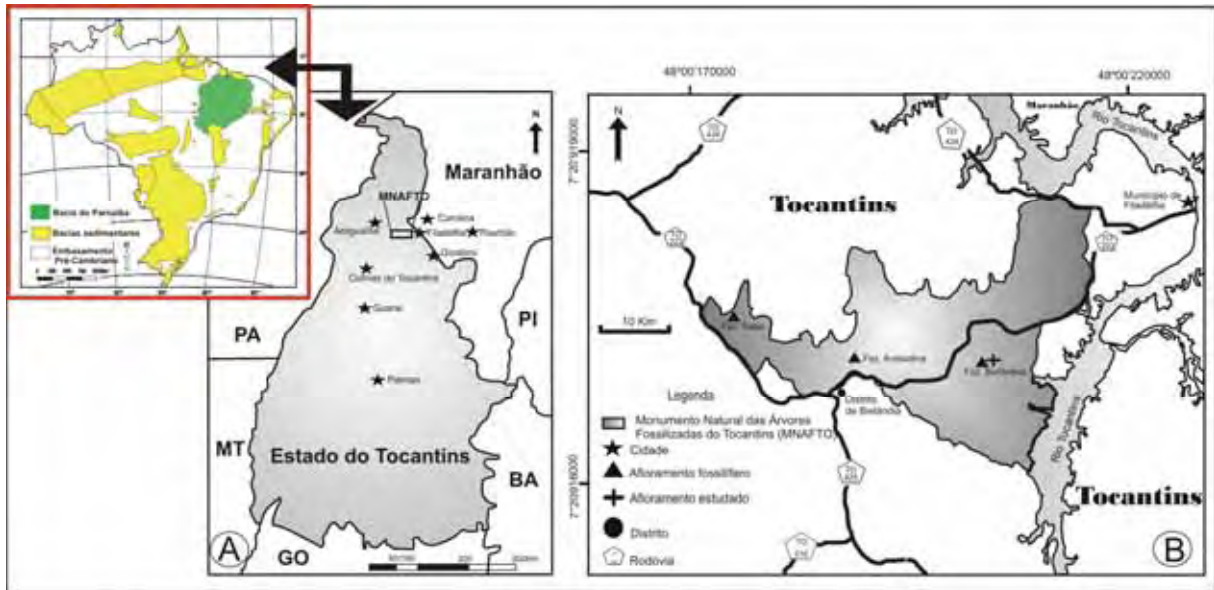


Figura 1A- Mapa de localização da Bacia do Parnaíba. **B-** Mapa de localização dos afloramentos estudados (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

Os dois exemplares estão silicificados, com boa preservação histológica. Eles estavam dispersos sobre o solo arenoso, na mesma área onde foram encontrados fragmentos de caules de *Tietea singularis* Solms-Laubach, emend. Herbst, 1986, e as pinas e pínulas férteis do gênero *Fernia* (vide capítulo 1).

As análises morfo-anatômicas foram realizadas em diversas seções transversais e longitudinais dos exemplares através de cortes com serra diamantada. O exemplar TOF 277A foi fatiado em nove porções (TOF 277A 1-9) e o TOF 278, em dez (TOF 278 1-10). As amostras foram polidas a seco com lixas de carborundum nas granulometrias de 180 a 1200. O polimento foi útil na identificação dos tecidos, na obtenção dos dados morfométricos e histológicos, e na confecção de esquemas das raques. Estas foram obtidas com auxílio da câmara clara do estereomicroscópio Leica (x 100). As imagens digitais foram adquiridas com o uso da câmera Canon acoplada ao estereomicroscópio.

3. Geologia e estratigrafia

Informações geológicas sobre a área de procedência das raques encontram-se principalmente em Dias-Brito *et al.* (2007, 2009) e Capretz (2010). A Figura 2 mostra um perfil colunar representativo da Fazenda Buritirana conforme Dias-Brito *et al.* (2007, 2009).

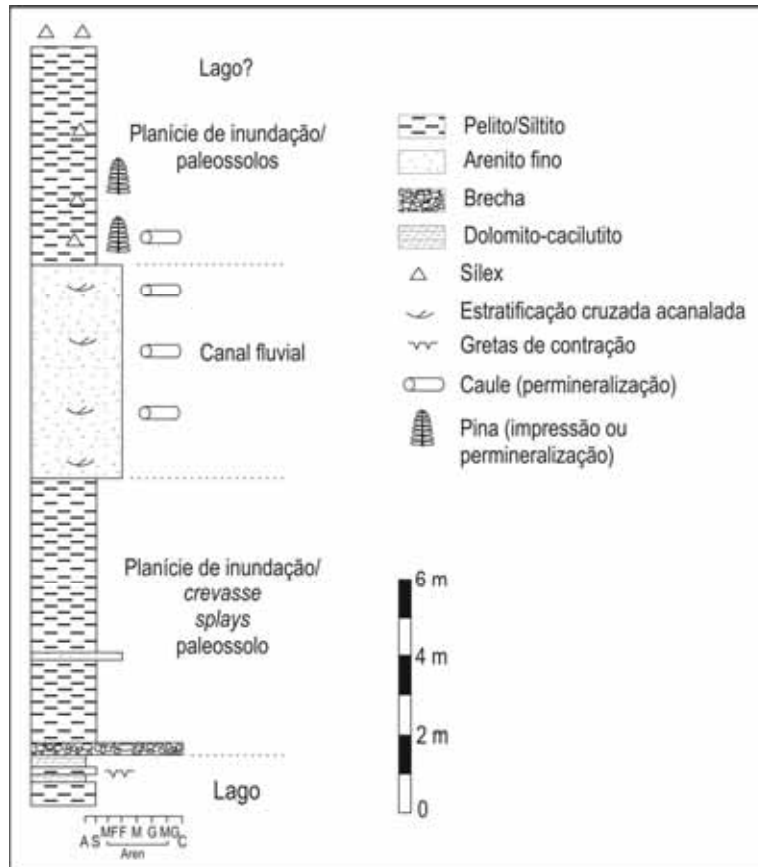


Figura 2- Perfil colunar da Fazenda Buritirana.

Há discussões na literatura quanto à posição litoestratigráfica dos depósitos fitofossilíferos permianos na Bacia do Parnaíba. Aqui é adotada a classificação de Dias-Brito *et al.* (2007, 2009), na qual os fósseis se encontrariam na Formação Motuca (Grupo Balsas). A posição cronoestratigráfica dos vegetais também é discutível, sendo provável o Permiano Inferior, de acordo com a ocorrência de *Grammatopteris* em Tocantins, um gênero de Filicales restrito à porção basal do Permiano (Asseliano) da Alemanha e da França (RÖBLER & GALTIER, 2002a).

As interpretações sedimentológicas sugerem que a origem dos arenitos fossilíferos da Formação Motuca, às vezes com estratificação cruzada de pequeno porte, provavelmente está relacionada a canais fluviais (RÖBLER & NOLL, 2002; RÖBLER, 2006; DIAS BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ *et al.*, 2008; ROHN *et al.*, 2009; CAPRETZ, 2010; ROHN *et al.*, 2010). Caules orientados paralelamente também sugerem que o ambiente deposicional

apresentou fluxos unidirecionais de alta energia, possivelmente episódicos, gerados durante o escoamento da água de chuvas torrenciais (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ *et al.*, 2008; ROHN *et al.*, 2009; CAPRETZ, 2010; ROHN *et al.*, 2010). Pelitos intercalados entre os arenitos devem representar planícies de inundação ou corpos d'água um pouco menos efêmeros, como lagos (RÖßLER & NOLL, 2002; RÖßLER, 2006; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

4. Sistemática

Filo Tracheophyta (*sensu* STEWART & ROTHWELL, 1993)

Ordem Marattiales

Gênero *Tocantinorachis* Tavares, Rohn & Rößler, gen. nov.

Espécie-tipo: *Tocantinorachis buritiranaensis* Tavares, Rohn & Rößler sp. nov.

Etimologia: Gênero erigido em homenagem ao Estado de Tocantins, onde os fósseis foram encontrados.

Diagnose genérica: *Raque caracterizada principalmente pela ocorrência de numerosos feixes vasculares endarcos, dissecados, que em seção transversal exibem morfologia circular, em “v”, “c”, “u” ou tabular no tecido parenquimático do córtex interno; com aparente organização cíclica na porção proximal; no limite entre o córtex interno e o externo, presença de feixes vasculares organizados como segmentos longos de um anel ou semi-anel, também tendendo à individualização no sentido distal; córtex externo contendo pelo menos células parenquimáticas.*

Discussão: vide a discussão referente à espécie-tipo.

Tocantinorachis buritiranaensis Tavares, Rohn & Rößler sp. nov.

(Figs. 3-6.)

Holótipo: TOF 277A

Parátipo: TOF 278

Epíteto específico: Alusão à fazenda Buritirana, onde os fósseis foram coletados.

Localidade tipo: Fazenda Buritirana (coordenada UTM 23M 0201992 m E /9173788 m N), na porção leste do MNAFTO, Estado do Tocantins (TO), Município de Filadélfia, Brasil.

Horizonte estratigráfico: Formação Motuca, provavelmente Eopermiano.

Diagnose: *Raque caracterizada externamente pela presença de pequenas cicatrizes proeminentes e por um a oito sulcos longitudinais irregulares, profundos e estreitos na superfície abaxial e na porção proximal, tornando-se um pouco mais rasos, largos e suaves no sentido distal. Córtex interno preenchido por tecido parenquimático de paredes delgadas, feixes vasculares com seções transversais levemente tabulares com até 19 mm de comprimento, tendendo à dissecação, feixes vasculares menores, que em seções transversais exibem morfologias circulares ou em “v”, “c”, “u”, endarcos, com até três grupos de protoxilema, com aparente organização cíclica na porção proximal, circunscrito por camadas celulares parenquimáticas; no limite entre o córtex interno e o externo, presença de feixes vasculares organizados como segmentos longos de um anel ou semi-anel, também tendendo à dissecação no sentido distal; córtex externo contendo pelo menos células parenquimáticas.*

Descrição: A principal característica das raques é a sucessiva individualização (dissecação) dos feixes vasculares. O exemplar TOF 277A é levemente arqueado e elíptico, com 13,3 cm de comprimento, a seção proximal mede 3,5 x 2,7 cm e a seção distal 4,5 x 2,7 cm (Fig. 3A-B). Na porção proximal da superfície abaxial (TOF 277A-1-2) são registrados até sete sulcos delgados e profundos, que se tornam mais suaves em direção ao ápice. Os feixes no córtex interno possuem seções relativamente longas na porção proximal, mas também há feixes com seções menores (Fig. 3C). Aqueles com seções longas tornam-se dissecados em posições mais distais (Fig. 3C). Nestes feixes mais longos é possível identificar uma sutil ciclicidade, mas esta desaparece nos níveis mais distais (Fig. 3C). O córtex interno tem células parenquimáticas isodiamétricas a poligonais, com diâmetros de 25,48 μm a 125,0 μm . Nele estão dispersos os feixes vasculares, que em seção transversal, têm comprimentos de 1,64 mm a 5,0 mm e larguras de 0,93 mm a 1,4 mm, alguns com diâmetros de até 1,5 mm. A forma destas estruturas, na mesma seção, pode variar de tabular a circular, em “v”, “c” ou “u”. Nos casos das seções tabulares, seus comprimentos alcançam 19,0 mm e largura de 1,0 mm. Os feixes vasculares são circunscritos por células parenquimáticas isodiamétricas a poligonais, cujo diâmetro é de 29,85 μm a 133,58 μm (Fig. 4). Em alguns casos, junto às células parenquimáticas, parecem ocorrer agrupamentos de células esclerenquimáticas, cujo diâmetro é um pouco menor em relação às primeiras (19,40 μm a 37,48 μm). O protoxilema é endarco, mas raramente é identificado. Em seção transversal, estas células são circulares a poligonais, com diâmetro de 7,63 μm a 24,8 μm . O metaxilema, em seção transversal, também é circular a poligonal, com diâmetro de 41,79 μm a 89,5 μm (Fig. 4). Em seção longitudinal, os

traqueídes têm espessamento do tipo escalariforme, e larguras que podem variar de 30 μm a 70 μm , mas o comprimento não pode ser medido (Fig. 5). Os feixes vasculares maiores que separam o córtex interno (CO) do córtex externo (CE) têm a mesma composição histológica que aqueles localizados no córtex interno.

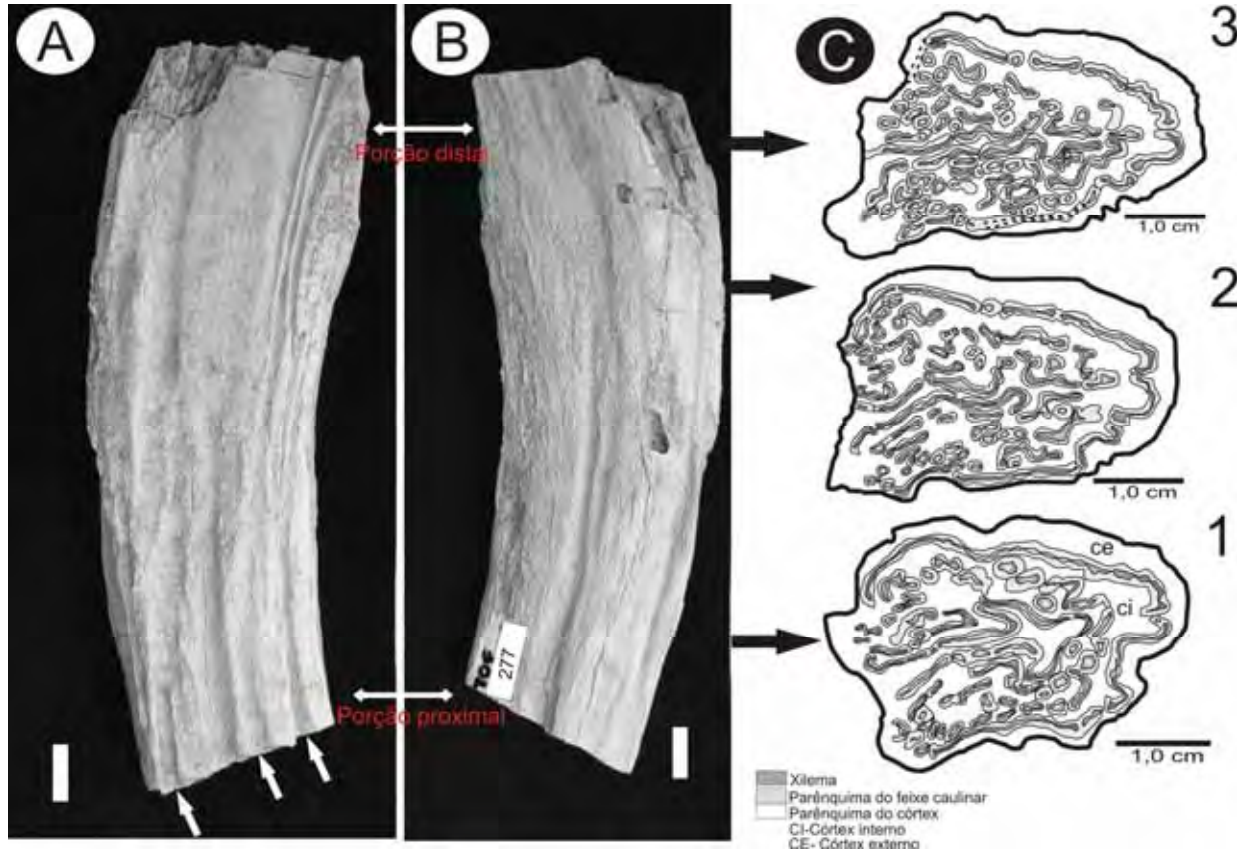


Figura 3A- Superfície abaxial do TOF 277A. As setas indicam os sulcos. **B-** Superfície adaxial do TOF 277A. Escalas de 1,0 cm. **C-** Na sequência (1-3) os feixes vasculares tornam-se dissecados (individualizados) em direção a porção distal (TOF 277A-7).

Não foi possível identificar se no córtex externo existem células esclerenquimáticas, pois a região exibe uma cor muito branca, com poucas células parenquimáticas visíveis. O exemplar TOF 278 é retilíneo, com apenas um sulco. A porção proximal (TOF 278 1-3) é também envolvida por uma camada celular granular (Fig. 6A). Tal camada sugere que estas raques foram total ou parcialmente recobertas por cicatrizes, de natureza pilosa ou escamosa, semelhantes às que ocorrem nas frondes de samambaias modernas. No exemplar TOF 278, os feixes estão totalmente dissecados, incluindo aqueles localizados mais periféricamente e que separam o córtex interno do externo (Fig. 6). A morfologia é a mesma, porém os feixes tabulares são menos representativos. O comprimento dos feixes, em seção transversal, é de 2,47 mm a 7,13 mm, e a largura de 1,0 mm a 2,71 mm, ou diâmetro de 1,75 mm a 2,7 mm. O

córtex interno é preenchido por células parenquimáticas de paredes delgadas, isodiamétricas com diâmetro de 76,14 μm a 209,58 μm (Fig. 6B).

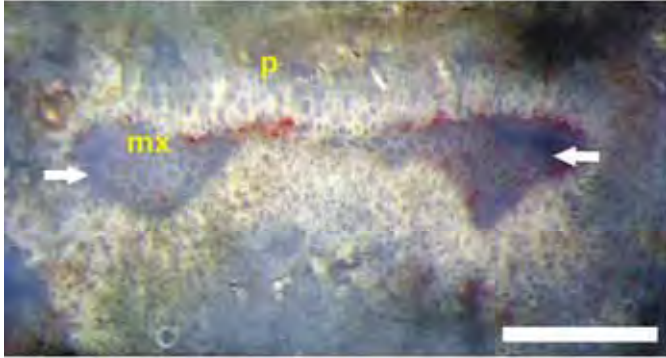


Figura 4- Feixe vascular em processo de separação do TOF 277A. Notar a divisão dos grupos de xilema (setas). Parênquima (p), metaxilema (mx). Escala de 1,0 mm.

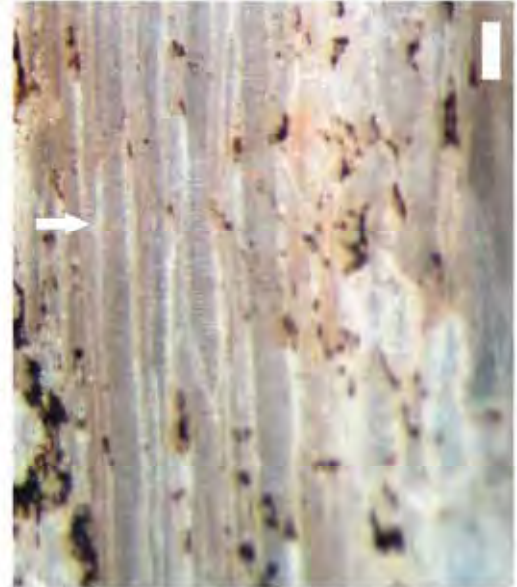


Figura 5- Seção longitudinal do TOF 277A. Traqueide escalariforme do metaxilema (seta). Escala de 0,1 μm .

Em certos casos, células esclerenquimáticas com diâmetro de 29,41 μm a 58,82 μm estão distribuídas entre o parênquima que envolve o xilema. Vários pontos escuros estão presentes no espécime, mas não há definição de estruturas para informar a existência de canais de micilagem e/ou células de tanino. Em seção transversal, o protoxilema é poligonal a circular, com diâmetro de 20,2 μm a 58,82 μm . Na mesma seção, as células do metaxilema, também poligonais a isodimétricas, têm diâmetro de 58,82 μm a 161,76 μm . Em seção longitudinal, foram identificadas apenas traqueídes com espessamento escalariforme, mas o comprimento não pode ser medido.

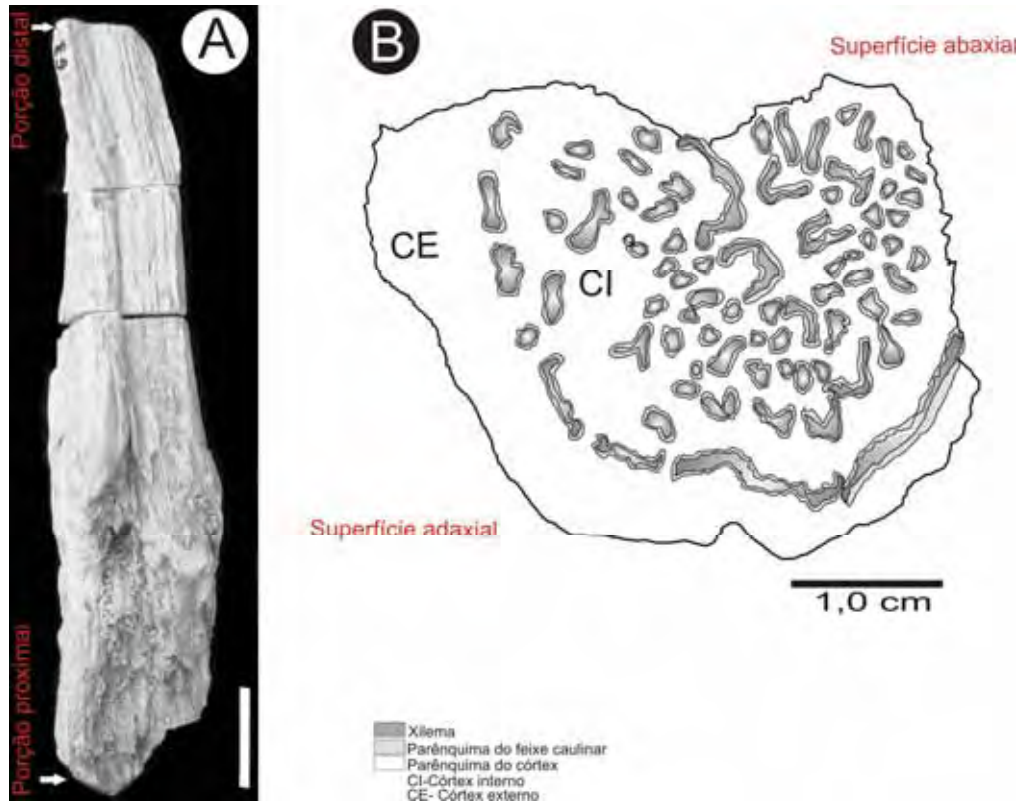


Figura 6A- TOF 278, superfície abaxial. Escala 2, 0 cm. **B-** Seção transversal do exemplar TOF 278, exibindo a distribuição e morfologia dos feixes vasculares.

Discussão: A estrita semelhança morfológica e histológica entre os feixes vasculares das raques e os feixes caulinares e foliares de *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 emend. Herbst, 1986 é incontestável. Adicionalmente, o processo de fragmentação e individualização dos feixes é igualmente parecido com a proposta de Herbst (1986), ou seja, grupos de traqueídes iniciam o processo de divergência, que em seção transversal, formam pequenos grupos isolados de xilema dentro do feixe caulinar; em seguida, ocorre a ruptura dos grupos e das extremidades das camadas parenquimáticas que os envolve, originando feixes vasculares menores nas porções mais distais. Nas espécies de *Stipitopteris* e *Stewartiopteris* a configuração das seções dos feixes é diferente, elas são contínuas, levemente elípticas, com as extremidades livres e curvadas, ou unidas, formando uma elipse, e neste caso contendo um pequeno feixe interno (LENZ, 1942; MORGAN & DELEVORYAS 1952a, b; STIDD, 1971). Isto indica que mesmo havendo transição de morfologias da porção proximal para a distal, conforme exposto por Stidd (1971), os feixes vasculares de pecíolos e raques anteriormente descritos são distintos do gênero proposto. Stidd (1974) realizou comparações dos diversos órgãos vegetativos e reprodutivos entre os exemplares fósseis e os viventes da ordem Marattiales. Ele constatou que os gêneros modernos exibem os feixes vasculares dos pecíolos e raques dissecados (individualizados) e organizados em ciclos concêntricos, podendo

adquirir a morfologia de ferradura ou elipse, neste último caso, exibindo um pequeno feixe interno. Nos espécimes aqui estudados, há indícios de sutil organização cíclica nos feixes vasculares maiores localizados no córtex interno (Fig. 3C1) da porção proximal, mas a medida que se aproxima da porção distal, tal ciclicidade se torna menos evidente. Por outro lado, os feixes vasculares de segmento longo com aparência de anel, mesmo tornando-se individualizados, mantêm certa ciclicidade nas porções distais. Tal afirmação é identificada nos dois exemplares analisados (Figs. 3C, 6B). São escassos os grupos celulares esclerenquimáticos nos exemplares aqui apresentados, diferindo dos gêneros fósseis encontrados. Nestes, as células esclerenquimáticas podem circundar os feixes vasculares e contornar, em seção transversal, todo o córtex, abaixo da epiderme. Nos gêneros atuais, as células esclerenquimáticas são encontradas apenas nas raques, costas e cóstulas de *Angiopteris* Hoffm., pecíolos de *Danaea* e costas e cóstulas de *Marattia* (ROLLERI, 2002; ROLLERI *et al.*, 2003). Algumas estruturas anatômicas (canais de mucilagem e ou células com tanino) das raques podem permanecer obliteradas por influência tafonômica, mas o gênero e espécie novos aqui propostos como *Tocantinorachis buritiranaensis* devem representar uma fase de transição na organização dos feixes vasculares das raques da Ordem Marattiales, evidenciando uma sutil organização cíclica dos feixes individualizados e redução do tecido esclerenquimático.

5.- Considerações finais

Registram-se aqui, pela primeira vez, raques de samambaias arborescentes, da Ordem Marattiales, não relacionados a caules de *Psaronius*, embora este gênero também ocorra na Floresta Petrificada de Tocantins, na Formação Motuca, Bacia do Parnaíba. A morfologia e a organização dos feixes vasculares das raques estudadas, especialmente sua configuração dissecada, asseguram sua afinidade aos caules do gênero *Tietea*. Desta forma, *Tocantinorachis buritiranaensis*, além do próprio caule, é o primeiro órgão vegetal que pode auxiliar na reconstituição destas samambaias arborescentes, muito abundantes no Permiano da Bacia do Parnaíba, também encontradas na Bacia do Paraná (TAVARES *et al.* no prelo). As dimensões das raques permitem supor que os vegetais “*Tietea*” possuíram enormes frondes, a despeito das prováveis condições sazonais relativamente secas que ocorriam na Bacia do Parnaíba. Para avançar na reconstituição dos vegetais, ainda faltam dados sobre as folhas. Até o momento, foram encontrados apenas fragmentos de pinas ou pínulas isoladas, cujas características preservadas são insuficientes para poder relacioná-las a *Tietea* ou a *Psaronius*

(vide capítulo 1). Eventual candidata de folha fértil na reconstituição seria um gênero e espécie novos de *Fernia costata* que possui sinângios totalmente protegidos por enormes lobos do limbo foliar como provável resposta xeromórfica ao clima sazonalmente seco (vide capítulo 1). Ainda que não se tenha o conhecimento completo do desenvolvimento ontogenético dos feixes vasculares ao longo da fronde, é explícito que o gênero e a espécie novos aqui propostos se distanciam daqueles encontrados na literatura fóssil, e concomitantemente, se aproximam dos gêneros atuais de Marattiales.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Instituto Natureza do Tocantins (NATURATINS) pelo acesso à área de estudo, ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo apoio através da bolsa de doutorado concedida à primeira autora (Processo-142210/2007-2- bolsa de doutorado). Nossos sinceros agradecimentos ao Dr. Robson Louiz Capretz e ao Sr. Robrt Noll pelo auxílio em campo durante a coleta de material e ao Ms. Adolfo da Silva Melo pela confecção dos esquemas, aos professores presentes na banca, que auxiliaram a melhoria e o enriquecimento do presente texto.

Referências bibliográficas

- CAPRETZ, R. L. **Paleoecologia e tafonomia da Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional (Bacia do Parnaíba, Permiano)**. Tese. 138p. Universidade Estadual Paulista. Rio Claro. Brasil. 2010.
- CAPRETZ, R. L., ROHN, R., TAVARES, T. M. V., RÖBLER, R., NOLL, R.; DIAS-BRITO, D. Stem orientation and paleoenvironments in Permian fluvial deposits of the Parnaíba Basin, Central North Brazil. In: 12th INTERNATIONAL PALYNOLOGICAL CONGRESS (IPC-XII), 8th INTERNATIONAL ORGANISATION OF PALAEOBOTANY CONFERENCE (IOPC-VII), Bonn, 2008. Germany. **Abstract...**, p. 44. 2008.
- COTTA, B. **Die Dendrolithen in Beziehung auf ihren inneren Bau**. Arnoldische Buchhandlung. Dresden. 89p. 1832.
- DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R. R., RÖBLER, R. Floresta petrificada do Tocantins Setentrional - O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, edited by Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; Campos, D.A.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.. ed. 1. Vol. 1, 1-15. 2007. Brasília: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio104/sitio104.pdf>
- DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R.R., RÖBLER, R. Floresta petrificada do Tocantins Setentrional - O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, edited by Winge, M.; Schobbenhaus, C.; Souza, C.R.G.; Fernandes, A.C.S.; Berbert-Born, M.; Queiroz, E.T.; Campos, D.A.. e ed 2. Vol. 2, 337-354. Brasília: CPRM/SIGEP. 2009.

GRAND'EURY, C. F. **Flore Carbonifère du Département de la Loire et du Centre de la France. Première Partie-Botanique.** Imprimerie Nationale, Paris, 624 p. 1877.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. I. The family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solms-Laubach, from the Permian Brazil. In: CONGRESO ARGENTINO PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986, **Actas...**1986. p. 163-171. 1986.

LENZ, W. Contributions to our knowledge of American carboniferous floras III- *Stipitopteris*. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 29 (2), p. 59-69. 1942.

MORGAN, J., DELEVORYAS, T. An anatomical study of *Stipitopteris*. **American Journal of Botany**, v. 39, p. 474-478. 1952a.

MORGAN, J., DELEVORYAS, T. *Stewartiopteris singularis*: a new psaroniaceous fern rachis. **American Journal of Botany**, v. 39, p. 479-484. 1952b.

ROHN, R., CAPRETZ, R.L., TAVARES, T.M.V. Taphonomic analysis of Permian stems in Parnaíba Basin (Tocantins, North Brazil). In: 18th International Sedimentological Congress, Mendoza 2010, **Abstracts...**, International Association of Sedimentologists, p. 764. 2010.

ROHN, R., CAPRETZ, R. L., TAVARES, T. M. V., RÖBLER, R., NOLL, R. Stem orientation analysis in Permian fluvial deposits of the Parnaíba Basin (Tocantins, central-north Brazil). In: SIMPOSIO ARGENTINO DE PALEOBOTÁNICA Y PALINOLOGÍA, 14, Mar del Plata. **Resúmenes...** Mar del Plata, Universidad Nacional de Mar del Plata, v.1, pp.7. 2009.

ROLLERI, C. H. Caracteres diagnósticos y taxonomía en el género *Angiopteris* Hoffm. (Marattiaceae Bercht. & J. S. Presl): I, los caracteres. **Revista del Museo de La Plata**, v. 15 (115), p. 23-49. 2002.

ROLLERI, C. H., LAVALLE, M. C., MENGASCINI, A., RODRÍGUEZ, M. Sistemática de los helechos maratiáceos (Marattiales-Marattiaceae). **Revista del Museo de La Plata**, v. 16 (117), p. 1-21. 2003.

RÖBLER, R. Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. **Geological Society**, London, Special Publication, v. 265, p. 39-63. 2006.

RÖBLER, R., NOLL, R. Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien: Geologie, Taphonomie und Fossilführung. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 5-44. 2002.

RÖBLER, R., GALTIER, J. First *Grammatopteris* tree ferns from the Southern Hemisphere - new insights in the evolution of the Osmundaceae from the Permian of Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 121, p. 205-230. 2002a.

STEWART, W. N., ROTHWELL, G. W. **Paleobotany and the evolution of plants.** Cambridge University Press, 521 p. 1993.

STIDD, B. M. Evolutionary trends in the Marattiales. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, p. 388-407. 1974.

STIDD, B. M. Morphology and anatomy of the frond of *Psaronius*. **Palaeontographica Abt. B.**, v. 134, p. 87-123. 1971

STIDD, B. M., PHILLIPS, T. L. Basal stem anatomy of *Psaronius*. **American Journal of Botany**, v. 55, p. 834-840. 1968.

Capítulo: 3

CAULES DE MARATTIALES PERMIANOS NO GONDWANA NORTE-OCIDENTAL (BACIA DO PARNAÍBA, BRASIL)

Tatiane Marinho Vieira Tavares^{*a}, Rosemarie Rohn^a, Ronny Rößler^b

^a Departamento de Geologia Aplicada, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, UNESP-Rio Claro, C. Postal 178, CEP: 13506-900, Rio Claro, São Paulo, Brasil

^b Museum für Naturkunde, Theaterplatz 1, 09111, Chemnitz, Germany

*E-mail: tatipaleo@yahoo.com.br (Tavares, T.M.V)

Resumo

Entre amplo acervo de caules de Marattiales permineralizados por sílica da Formação Motuca, Permiano da Bacia do Parnaíba, foram selecionadas quatro amostras significativas que permitiram propor emendas às diagnoses específicas de *Psaronius arrojadoi* Pelourde, 1914 e *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913. Em ambos os casos, obtiveram-se informações para intervalos mais longos dos caules, ampliando-se os conhecimentos sobre o seu desenvolvimento ontogenético. Uma das feições mais peculiares observadas é a passagem da forma cilíndrica de *Tietea singularis* para quadrangular no sentido distal. As descrições morfo-anatômicas basearam-se nas observações de numerosas seções polidas transversais (e.g., 100 seções num exemplar de *Tietea singularis* num intervalo de 4,5 m de altura). Novos exemplares de *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999 foram identificados, mas não descritos, devido ao estado de alteração. *Tietea derbyi* Herbst, 1992 pode ser uma espécie inválida, pois foi erigida através de caule muito comprimido. São apresentadas comparações entre *Psaronius brasiliensis* e *Tietea singularis*, sugerindo-se a possibilidade de que possam representar partes distintas de um único tipo de caule. Assim, *Psaronius brasiliensis* poderia corresponder a uma fase mais inicial do desenvolvimento do caule. *Tietea singularis* atingia portes significativos (estimados em 15 m) e parece ter sido o elemento dominante de uma vegetação de mata-galeria de amplas planícies fluviais. Pode ter sido um elemento oportunista numa comunidade aparentemente em desequilíbrio, provavelmente sujeita a eventuais períodos relativamente secos. Por esta razão, parece ter sido uma espécie bem sucedida também na Bacia do Paraná. A importância de *Psaronius* nas floras brasileiras parece ter sido secundária, ao contrário do seu registro na Flora Euramericana. As Marattiales estudadas não

evocam uma relação florística particularmente estreita entre a Bacia do Parnaíba e a Euramérica, ao contrário de alguns outros fósseis vegetais.

Palavras-chave: Permiano, Bacia do Parnaíba, *Tietea*, *Psaronius*

1. Introdução

Psaronius brasiliensis Brongniart, 1872, do Permiano da Bacia do Parnaíba, é um caule de Marattiales de valor histórico, por se tratar da primeira espécie fóssil formalmente descrita do Brasil. No início do século XX, esta espécie voltou a ser discutida e alguns táxons adicionais foram propostos, inclusive da Bacia do Paraná, situada mais ao sul do país (SOLMS-LAUBACH, 1913; DERBY, 1913; PELOURDE, 1912, 1914). Após um longo período de quietude científica, o estudo de Marattiales da Bacia do Parnaíba foi retomado a partir da década de 80 (HERBST, 1985, 1986, 1992, 1999).

As seguintes espécies de caules de Marattiales são referidas a esta bacia: *Psaronius arrojadoi* Pelourde emend. Herbst, 1985; *Tietea singularis* Solms-Laubach emend. Herbst, 1986; *Tietea derbyi* Herbst, 1992 e *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999. Na Bacia do Paraná, as espécies formalmente descritas são *Tietea singularis* e *Psaronius arrojadoi* (SOLMS-LAUBACH, 1913; HERBST, 1986; TAVARES *et al.* no prelo). Entretanto, todas as descrições de caules de samambaias do Brasil tiveram como base pequenos fragmentos.

As Marattiales também são registradas no Uruguai, Paraguai e Argentina, em áreas da Bacia do Paraná. De importância significativa é *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987, encontrada em sedimentos permianos no Uruguai e Paraguai. Outros achados, de menor relevância são tratados nos trabalhos de Herbst (1975, 1979). Cicatrizes foliares de *Caulopteris* e *Artisophyton* são indícios indiretos da presença de *Psaronius* na Formação Rio Genoa, Subzona *Nothorhacopteris chubutiana*, na Argentina (CÚNEO & ARCHANGELSKY, 1987). Deste modo, os relatos da ordem são esparsos na América do Sul, concentrando-se principalmente no Brasil, na Bacia do Parnaíba.

Em contrapartida, os representantes de *Psaronius* Cotta, 1832 euramericanos distribuídos em sedimentos permo-carboníferos estão bem caracterizados e as diferenças ontogenéticas bem estabelecidas (MORGAN, 1959; DIMICHELE & PHILLIPS, 1977; EHRET & PHILLIPS, 1977; ROTHWELL & BLICKLE, 1982a,b; MICKLE, 1984; SMOOT, 1984). Relatos do gênero na Cataísia são importantes, de idade um pouco mais jovem que os achados euramericanos (ZHAO-QI *et al.*, 1994; HE *et al.*, 2008; D'ROZÁRIO *et al.*, 2011).

De igual importância são os aspectos ecológicos vinculados àquele gênero. Diferentes espécies cresceram em ambientes higrófilos (DIMICHELE & PHILLIPS, 1994) a mesófilos,

em solos drenados (BARTHEL & WEISS, 1997). Estratégias de vida, e associações entre vegetais e animais estão documentados em Rößler (2001a,b), DiMichele & Phillips (2002) e DiMichele *et al.* (2006).

Além das Marattiales, outras filicíneas arborescentes são encontradas na Bacia do Parnaíba, mas em menor proporção: *Grammatopteris freitasii* Rößler & Galtier, 2002a e *Dernbachia brasiliensis* Rößler & Galtier, 2002b.

Os caules permianos da Bacia do Parnaíba frequentemente aparecem rolados sobre o solo e têm sido tradicionalmente atribuídos à Formação Pedra de Fogo. Porém, aqueles caules preservados na matriz sedimentar nunca aparecem diretamente associados ou abaixo de rochas carbonáticas, as quais seriam fácies típicas desta formação. Ao contrário, os fósseis vegetais ocorrem em arenitos finos ou siltitos, em sucessões que podem apresentar arenitos com estratificações cruzadas, isto é, em fácies típicas da Formação Motuca, acima da Formação Pedra de Fogo (FARIA JR., 1979; PINTO & SAD, 1986; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009). As formações Pedra de Fogo e Motuca correspondem à porção média do Grupo Balsas e sua idade deve ser permiana, mas constitui assunto de discussão.

No presente trabalho, são apresentados estudos morfo-anatômicos de alguns caules selecionados entre centenas de recentes achados no Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins (MNAFTO), no norte do Estado do Tocantins. Tais fósseis, conforme suas dimensões relativamente grandes e seu excelente estado de preservação, facultaram a observação de feições complementares àquelas já descritas na literatura. Portanto, são propostas emendas à diagnose de *Psaronius arrojadoi* e de *Tietea singularis*. Caules de *Psaronius sinuosus* também foram observados, mas estes não mereceram nova descrição, pois seu estado de preservação é pior do que o material-tipo descrito por Herbst (1999). Na discussão sobre *Tietea* é abordada a espécie *Tietea derbyi*, concluindo-se que não deve se tratar de uma espécie válida. Finalmente, são discutidas as afinidades estruturais do estelo entre as espécies *Psaronius brasiliensis* e *Tietea singularis*. Porém, por não haver amostras das porções basais de *T. singularis*, considerou-se prudente manter provisoriamente os dois táxons separados.

2. Materiais e métodos

Os trabalhos de campo foram realizados no Monumento Natural das Árvores Fossilizadas do Tocantins –MNAFTO, Município de Filadélfia, norte do Estado do Tocantins, em áreas pertencentes a três fazendas: Buritirana (UTM 23M 0201992/9173788), Peba (UTM 23M 0173756/9178658) e Andradina (UTM 23M 0186108/9173864), mas as amostras aqui

selecionadas para descrição procedem apenas das duas primeiras fazendas (Fig. 1). Além da coleta e análise preliminar dos fósseis, foram realizadas medições de 178 caules nas três fazendas acima mencionadas. Os caules, que incluem representantes de Marattiales, Filicales e gimnospermas, foram úteis nas análises tafonômicas apresentadas por Capretz (2010) e resumidas no capítulo 3, adiante.

Os exemplares estão na Coleção do Instituto de Geociências e Ciências Exatas (IGCE) da Universidade Estadual Paulista (UNESP) de Rio Claro, Museu de Paleontologia e Estratigrafia Professor Paulo Milton Barbosa Landim, sob a sigla TOF.

Dois espécimes de *Psaronius arrojadoi* (TOF 65 e TOF 95) foram selecionados para as descrições morfológicas e histológicas. O TOF 65 foi cortado em nove fatias de aproximadamente 1,5 cm de altura, em seção transversal. As fatias receberam numeração de um a nove (TOF 65 1- 9) com a indicação da base (TOF 65-1) e do topo (TOF 65-9). O exemplar TOF 95 foi usado apenas nas seções longitudinais. O espécime K 5257, representado por uma fatia, foi útil na descrição da organização da porção proximal do estelo de *Psaronius arrojadoi*. Este material está localizado no Museum für Naturkunde, na Alemanha.

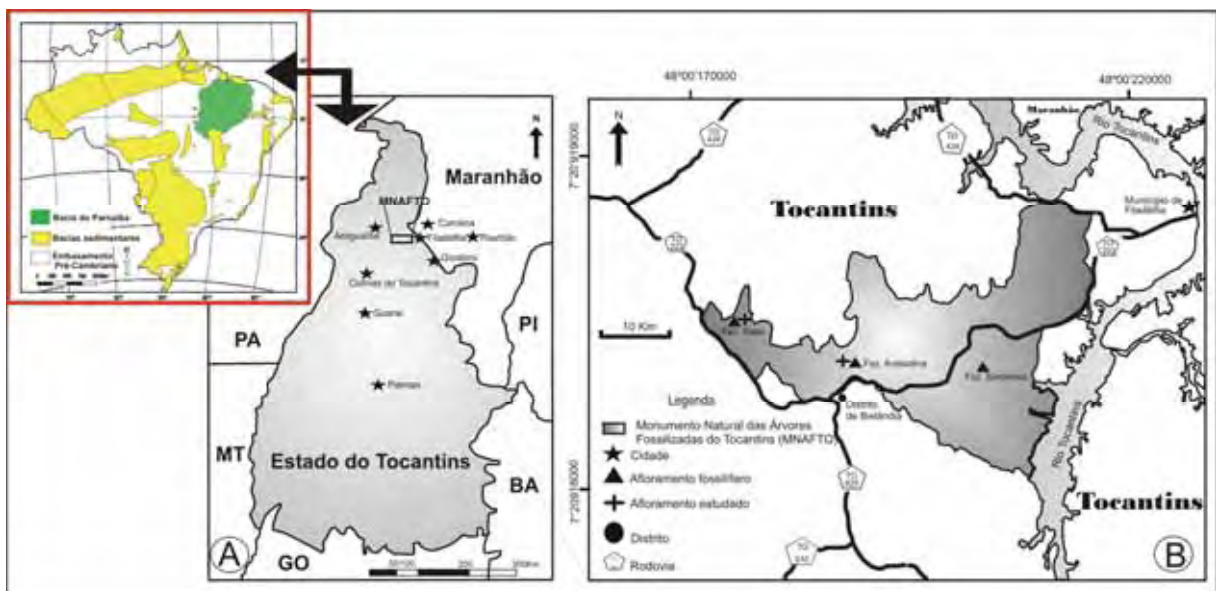


Figura 1A- Mapa de localização da Bacia do Parnaíba. **B-** Mapa de localização dos afloramentos estudados (DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009).

Em relação a *Tietea singularis*, foram coletados vários fragmentos de um único caule (TOF 159) que correspondem a um intervalo de 4,5 m de altura do vegetal. Este fóssil foi fatiado transversalmente em 100 porções numeradas sequencialmente (TOF 159 1-100). A complementação histológica da seção longitudinal foi obtida do exemplar TOF 135.

Todos os exemplares estão silicificados, com boa preservação histológica. Os cortes nas seções transversais e longitudinais foram feitos na serra diamantada. As amostras foram polidas a seco com lixas de carborundum nas granulometrias de 180 a 1200. O polimento foi útil na identificação dos tecidos, na obtenção dos dados morfométricos e histológicos, nos esquemas caulinares e de emissão de traços foliares. Estes foram obtidos com auxílio da câmera clara do estereomicroscópio Leica (x 100). A documentação fotográfica foi adquirida com o uso da câmera Canon acoplada ao estereomicroscópio Leica (x 100).

A classificação supra genérica segue aquela de D’Rozário *et al.* (2011) e He *et al.* (2008).

3- Considerações tafonômicas

Os caules aqui descritos estavam dispersos sobre o solo, ou contidos em arenito fino, em perfeita condição tridimensional devido à permineralização por sílica (Figs. 2-3). Também existem caules preservados em siltitos, com apreciável grau de achatamento. Os caules de *Marattiales* geralmente são retos, quase cilíndricos (ou quadrangulares nas porções distais de *Tietea singularis*, conforme as descrições no presente trabalho), com forte espessamento do manto radicular basal. Na Fazenda Buritirana foi observada maior abundância de porções basais de caules (Fig. 2B), porém dificuldades logísticas impediram a coleta de grandes amostras.

Os caules que se encontram nas camadas originais podem alcançar vários metros de comprimento e são inteiriços (Fig. 2A). Os caules que já afloraram à superfície pela erosão da matriz sedimentar sofreram fraturamentos (principalmente por variações diárias de temperatura e por outros fatores intempéricos). Portanto, atualmente, vários fragmentos de caules jazem soltos sobre o substrato, com 20 a 60 cm de comprimento (Fig. 3). Eles ainda podem estar justapostos e alinhados, de modo que foi possível estimar seus comprimentos e orientações originais. Foram também obtidos dados sobre os diâmetros, espessuras dos mantos radiculares e outros dados tratados estatisticamente por Capretz (2010).



Figura 2- Situações de ocorrências de caules de Marattiales. **A-** Caule *Tietea* ainda parcialmente mantido na camada de arenito original, na Fazenda Andradina. **B-** Porção basal de caule com espesso manto de raízes adventícias, na Fazenda Buritirana. **C-** Caule rolado sobre o solo e recoberto por camada de arenito silicificado, na Fazenda Buritirana.



Figura 3- Caules de Marattiales dispostos sobre o solo, fraturados e fragmentados, porém mantendo aproximadamente a posição original. **A-** Caule na Fazenda Buritirana, com porção basal parcialmente preservada (nas proximidades do martelo). **B-** Caule na Fazenda Buritirana recoberto por capa de arenito silicificado.

As porções que mantiveram bom alinhamento dos fragmentos geralmente medem em torno de 3-5 m, atingindo até 12 m. As alturas dos vegetais completos seriam ainda maiores, levando-se em consideração que possuem diâmetros relativamente grandes e também porque os ápices não estão preservados. Sem considerar as porções basais dos caules, formadas principalmente por um “bulbo” de raízes adventícias, os maiores diâmetros atingem 30 cm, dos quais os estelos ocupam a metade do diâmetro.

A origem dos arenitos fossilíferos da Formação Motuca, às vezes, com estratificação cruzada de pequeno porte, sugere estreita relação com canais fluviais. Outros arenitos são maciços ou apresentam intercalações irregulares de pelitos, com cores mosqueadas, eventuais nódulos, devendo estar relacionados a planícies de inundação, às vezes, com início de formação de solos. Os pelitos mais espessos devem representar corpos d’água efêmeros ou mais permanentes, como lagos (RÖßLER & NOLL, 2002; RÖßLER, 2006, DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; CAPRETZ, 2010). Fragmentos de caules pequenos ocorrem associados aos arenitos de canal fluvial (RÖßLER, 2006). Os caules longos encontram-se principalmente nas fácies de planícies de inundação (RÖßLER, 2006). Os caules achatados, observados nos pelitos provavelmente foram depositados em pequenos lagos.

Os mecanismos mais importantes que arrancaram os caules de seu local de vida, assim como causaram o seu transporte e sepultamento, devem ter sido controlados por fortes enxurradas e amplas inundações durante tempestades. No caso das porções basais de caules com grandes espessamentos de raízes adventícias, as samambaias arborescentes podem ter simplesmente tombado, sem transporte ulterior (CAPRETZ, 2010). As orientações dos caules maiores que 2 m são relativamente consistentes no âmbito de cada sítio fossilífero, porém diferem de um para outro, o que sugere sinuosidade bastante aberta dos canais. Analisando-se as três fazendas em conjunto, pode-se afirmar que no sul da Bacia do Parnaíba predominou um sentido geral de transporte dos caules para leste (CAPRETZ, 2010).

Os caules encontrados soltos sobre o substrato podem ter um envoltório de arenito silicificado com alguns centímetros de espessura (Fig. 2C). Este arenito revela a composição da camada original que foi erodida. Sua silicificação deve-se ao mesmo processo que causou a permineralização dos caules. Em suma, a permineralização deve ter sido facultada por alternância de condições relativamente secas e condições mais úmidas, para a alteração de minerais silicáticos (eventualmente feldspatos contidos nos próprios arenitos), geração de soluções hiper-alcalinas, solubilização da sílica e sua impregnação nos tecidos vegetais, assim como cimentação dos sedimentos adjacentes (TAVARES *et al.*, no prelo; TAVARES & ROHN, 2009; MATYSOVÁ *et al.*, 2010, vide capítulo 1). O contexto climático mais regional

deve ter sido relativamente seco, tanto pela ocorrência de evaporitos abaixo e acima das camadas fossilíferas, quanto pelo contexto paleoclimático global de gradual aridização (ROCHER & SCHNEIDER, 2006; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009; MATYSOVÁ *et al.*, 2010).

Em alguns casos, na Fazenda Buritirana, há folhas aderidas num dos lados da superfície externa dos caules ou no manto de arenito que envolve os caules, contudo sem conexão orgânica. Estas folhas também estão permineralizadas por sílica e provavelmente foram preservadas pelo fato do caule ter tombado sobre elas, tendo impedido que fortes fluxos d'água das enchentes e outros fatores tivessem causado sua destruição (CAPRETZ, 2010).

4- Sistemática Paleontológica

Filo Tracheophyta (*sensu* STEWART & ROTHWELL, 1993)

Ordem Marattiales

Família Psaroniaceae Stenzel

Gênero *Psaronius* Cotta, 1832

Espécie-tipo: *Psaronius helmintholithus* Cotta, 1832

Psaronius arrojadoi Pelourde 1914, emend. Tavares, Rohn & Rößler

(Figs. 4-8)

Exemplares: TOF 65, TOF 95, K 5257

Diagnose emendada: “*Estípite policíclico de contorno ovalado, de 25 x 21 cm diâmetro, constituído por cinco cliclos de esteles concêntricas, y una zona central de heces dispersos. El ciclo externo (1.º) está compuesto por una alternância de: (a) haces caulifoliales, esto es, haces com uma porción foliar central y dos porciones caulinares em los extremos, y (b) haces peciolares (peciolos) com forma de V ou U de base cuadrangular. Los ciclos de 2.º a 5.º están constituídos por haces tabulares o estelas muy alargadas em sentido tangencial, hasta 5,5 cm de largo por regularmente 2-2,2 mm de ancho, em algunos de los cuales puede detectarse la porción foliar. Cada estela está constituída por xilema compacto de traqueidas alargadas radialmente, generalmente de contorno hexagonal, entre 275 x 160 µm y 150 x 90 µm las mas grandes y pequeñas respectivamente, a veces muy alargadas radialmente y entonces hasta 335 x 125 µm. Los grupos protoxilemáticos son dificilmente visibles, cuando lo son, existen generalmmmente em número de 3, ubicados espaciadamente em el borde interno*

de cada haz (condición endarca). Cada estela está rodeada completamente por una delgada banda de sílice, de espesor regular, posiblemente el emplazamiento original del floema. Los haces tabulares de ciclos sucesivos están generalmente separados por delgadas y discontinuas bandas de esclerénquima, a veces una sola, a veces hasta tres filas de células, y veces-y localmente-formando pequeños "nidos" de este tejido. Haces vasculares de la zona central, más pequeños, en general ovalados, a veces isodiamétricos, ocasionalmente tabulares, dispuestos sin orden aparente. Todos los haces inmersos en un parénquima fundamental, regular en todo el estípite, constituido por células que en corte transversal aparecen desde ligeramente poliédricas hasta circulares, en general ovalados, a veces isodiamétricos, ocasionalmente tabulares, dispuestos sin orden aparente. Todos los haces inmersos en un parénquima fundamental, regular en todo el estípite, constituido por células que en corte transversal aparecen desde ligeramente poliédricas hasta circulares, en general entre 100 y 130 μm diámetro, a veces más pequeñas, hasta 75 μm diámetro. El estípite está limitado externamente por una banda de esclerénquima casi continua, interrumpida solo parcialmente en los sitios de emisión de los pecíolos, entre 1 y 3,5 espesor radial. Las fibras son de paredes gruesas, con diámetros entre 35 y 90 μm , sin diferenciación alguna. Raíces de forma generalmente ovalada, con sus ejes mayores dispuestas radialmente, a veces de contorno circular, de 4,5 x 2,5 mm, y las circulares del orden de 3 mm diámetro. Son típicamente poliarcas, constituidas por una actinostela de 6 (ocasionalmente 5) puntas, el metaxilema se ubica en el centro, con células más grandes, y en los cortos brazos, mientras que el protoxilema se ubica en los extremos de las puntas de la estrella, formando pequeños grupos, rodeando la actinostela hay una masa de parénquima cortical, con las mismas características celulares que las del fundamental del estípite, que se extiende compactamente hasta la "vaina" esclerenquimática, de 0,5-0.6 mm de espesor radial, que envuelve cada raíz. Este esclerénquima también es idéntico al de la banda limitante del estípite. Las raíces forman un verdadero manto radicular que envuelve al estípite, y están inmersas en un parénquima radicular, constituido por células que aparecen alargadas radialmente, de paredes delgadas, de contorno rectangular, en general por lo menos dos veces más largas que anchas. Este tejido es compacto y regular en toda su distribución. Los pecíolos se originan en porciones del xilema foliar (haz foliar) que desde el interior del estípite, y medida que va ascendiendo, se van acoplando en forma sucesiva a distintas porciones caulinares (haz caulinar) en sucesivos ciclos estelares. En el ciclo externo (1.º) se desprende finalmente de las dos últimas porciones caulinares, que generalmente quedan con forma de una C abierta con su concavidad hacia el centro, el haz

*peciolar harqueandose hasta tomar la forma de una V ou U de base cuadrangular, com la concavidad también hacia adentro, sale a través de una interrupción de la banda esclerenquimática externa, que envolviendo el haz vascular que sale, se cierra luego por de trás (hacia adentro) de este. Las raíces se originan muy probablemente a partir de los haces caulinares del 1.º ciclo, el parênquima radicular (del manto radicular), originado probablemente a partir del parênquima fundamental, que sale acompañado los haces peciolares a través de las interrupciones de la banda esclerenquimática externa a estípites” (Herbst, 1985). **Base e ápice desconhecidos, porção proximal com pelo menos quatro ciclos, cinco ortósticas e filotaxia ($\frac{2}{5}$) helicoidal, porção médio-proximal com oito cilcos, oito ortósticas e filotaxia ($\frac{3}{8}$) helicoidal, porção médio-distal com 10 a 11 ciclos, dezesseis ortósticas e filotaxia ($\frac{5}{13}$) possivelmente helicoidal. Fitas delgadas e interruptas de esclerênquima entre o 1.º e 3.º ciclos na porção médio-proximal. Formação de uma alça esclerenquimática envolvendo o traço foliar após sua total transição para a base foliar.***

Descrição: Caule: O TOF 65 é um fragmento caulinar cilíndrico com 12,7 cm de altura (Fig. 4). É revestido externamente por um manto de raízes adventíceas, cuja largura em seção transversal é 1,0 cm a 2,3 cm. O espécime não exhibe cicatriz foliar e provavelmente deve representar a porção médio-proximal do caule; portanto, os termos base (TOF 65 -1) e ápice (TOF 65 -9) aqui aplicados, referem-se à sequência de estágios de desenvolvimento dos traços foliares dentro do estelo até a emissão. O diâmetro da base caulinar é 11,0 cm e o ápice 12,2 cm. O diâmetro do estelo na base é 8,5 cm e no ápice 9,1 cm. Separando o estelo do manto de raízes adventíceas, existe uma fita de tecido esclerenquimático contínua, exceto nas áreas de emissão do traço foliar. Ela não é muito nítida no exemplar TOF 65, por exibir uma cor branco-amarelada. A fita também é responsável por emitir duas projeções que englobam os traços foliares durante a emissão dos mesmos (vide traço foliar). O exemplar K 5257 é uma fatia elíptica em seção transversal, cuja medida caulinar é 33,83 cm x 20,33 cm (Fig. 5). A largura do manto de raízes pode variar de 4,66 cm a 19,83 cm. O estelo é também levemente elíptico (5,33 cm x 3,61 cm). Este exemplar representa a porção proximal da espécie.

Estelo: No exemplar TOF 65 é possível visualizar com facilidade a ciclicidade dos feixes vasculares ou meristelos do 1.º ao 4.º ciclo (por convenção, os ciclos são numerados de fora para dentro (MORGAN, 1959). Do 5.º ao 8.º ciclo, a ciclicidade se torna menos nítida, pois os feixes são menores e mais irregulares. Os feixes caulinares têm morfologia predominantemente tabular, uns poucos são circulares, e aqueles localizados na periferia do estelo, que mantêm contato com os traços foliares, após estes se desconectarem do 1º ciclo,

exibem a forma de “C” ou “V”, com as extremidades levemente curvadas em direção ao centro do estelo (Fig. 4). Os feixes caulinares do primeiro e segundo ciclos têm normalmente a forma de “S” (Figs. 4, 8). Tal morfologia é adquirida após a separação do traço foliar. Os feixes caulinares têm comprimento de 5,0 mm a 15,0 mm; a largura de 2,0 mm a 5,0 mm. Nos feixes circulares, o diâmetro pode ser de 2,0 mm a 4,0 mm. É provável que a maturação do xilema seja endarca. As células que envolvem externamente os feixes vasculares não estão preservadas, de modo que se observa apenas um contorno branco-amarelado (Fig. 6 A). O mesmo ocorre com o tecido do córtex. Em seção transversal, os traqueídes do protoxilema não foram identificados. Na mesma seção, os traqueídes do metaxilema têm morfologias circular a poligonal, cujo diâmetro é de 41,66 μm a 111,11 μm (Fig. 6 A). Em seção longitudinal, os traqueídes tem espessamento do tipo escalariforme, mas não foram mensurados. Existem fragmentos delgados de fita esclerenquimática dispersos pelo menos entre os três primeiros ciclos. As fitas mais compridas estão próximas aos feixes vasculares do primeiro ciclo (Fig. 4). Neste caso, as bandas, além de serem mais compridas, também contornam os feixes caulinares que ainda estão unidos aos traços foliares (vide traços foliares) (Fig. 6 B). O comprimento das fitas é de 3,0 cm a 3,5 cm e a largura de 1,0 cm a 2,0 cm. Em seção transversal, as células que as compõem são circulares e de parede bem espessa, com diâmetro 24,53 μm a 61,34 μm . A fita esclerenquimática que limita o estelo do manto de raízes é muito pouco perceptível, não sendo aqui mensurada. Os feixes caulinares periféricos emitem radículas. Seções longitudinais do TOF 95 exibiram preservação celular apenas dos traqueídes. Estes têm espessamento escalariforme, largura de 0,07 mm a 0,17 mm, e comprimento de 1,0 mm a 2,49 mm (Fig. 6E). No espécime K 5257 são identificados quatro ciclos (Figs. 5, 8E). Os feixes caulinares nos ciclos são tabulares, com rara morfologia em “C”. Os feixes caulinares periféricos exibem forma “C” e “V”. O comprimento é de 11,0 mm a 24,8 mm e a largura de 4,0 mm a 5,51 mm. Fitas esclerenquimáticas estão no primeiro ciclo. Elas têm comprimento de 9,16 mm a 10,0 mm e largura de 1,25 mm. A banda de esclerênquima que circunda o estelo tem de 1,25 mm a 2,5 mm de largura.

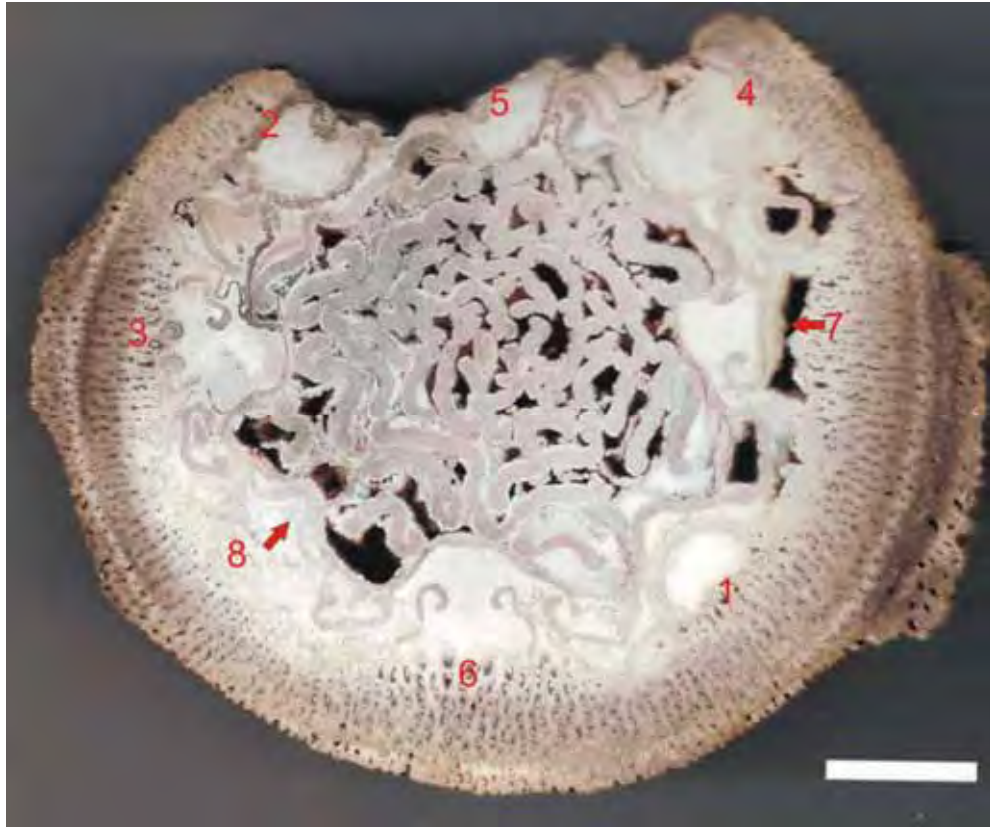


Figura 4- Seção transversal de *Psaronius arrojadoi*. TOF 65-1. Os números de 1 a 8 indicam a ordem de emissão dos traços foliares. Escala 2,0 cm.

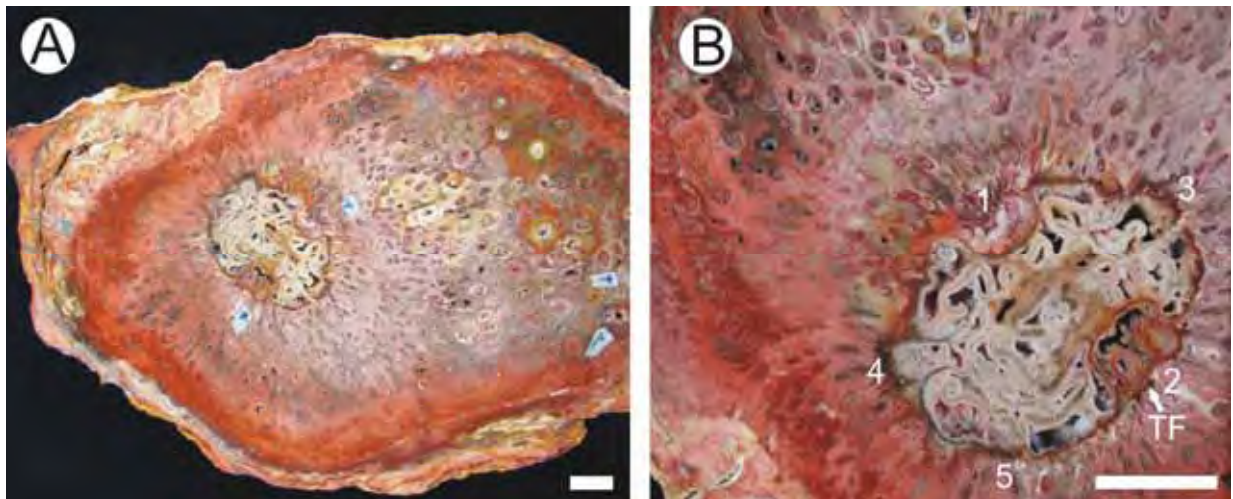


Figura 5A- Seção transversal de *Psaronius arrojadoi*. K 5257. Notar as duas zonas de raízes, as menores próximas ao estelo, as maiores, mais distantes. **B-** Detalhe do estelo de A. Os números de 1 a 5 indicam a ordem de emissão dos traços foliares (TF). Escalas= 2,0 cm.

Traços foliares: No TOF 65, o estelo tem 8 ortósticas que permanecem constantes da base ao ápice, a filotaxia ($\frac{3}{8}$) é do tipo helicoidal (Figs. 4, 8A-D). Os traços foliares têm comprimento de 18,0 a 22,0 mm e largura de 3,0 mm a 4,0 mm. Eles adquirem diferentes morfologias durante o processo de desenvolvimento até alcançarem as bases foliares, onde as

folhas são emitidas (Fig. 7). Os traços foliares são formados no interior do estelo e migram para a periferia (MORGAN, 1959). Neste exemplar, eles são perceptíveis no segundo e primeiro ciclos, locais onde se unem aos feixes caulinares adjacentes, formando feixes vasculares muito longos, com 30,0 mm a 38,0 mm de comprimento, mas esta extensão parece menor, por adquirirem uma forma levemente ondulada, normalmente com uma a duas cristas (Fig. 7A). Neste estágio, ou seja, quando os traços foliares estão unidos aos feixes caulinares do primeiro ciclo, duas fitas de esclerenquima, uma em cada lado, surgem de uma alça pré-existente, também esclerenquimática. As fitas se expandem lateralmente e enlaçam quase que completamente o grande feixe vascular (Fig. 7B). Em seguida, o traço foliar inicia o processo de separação dos feixes caulinares adjacentes do primeiro ciclo e adentram-se na região periférica onde serão emitidos. Para que ocorra esse deslocamento, os braços da fita esclerenquimática se desconectam da alça e se distanciam uma da outra, dando passagem ao traço foliar (Fig. 7C). No momento de transição do primeiro ciclo para a base foliar, as extremidades do traço foliar conectam-se cada uma, com o feixe caulinar periférico adjacente, aquele com morfologia “C” ou “V” (Fig. 7C-D). Após esta conexão, os dois braços de esclerenquima se aproximam e as extremidades internas unem-se, formando uma nova alça, ou arco (Figs. 6C, 7D). Neste estágio, a fita esclerenquimática que separa estelo e manto radicular emite duas projeções. Em seção transversal, estas projeções distam de 17,0 mm a 20,5 mm uma da outra, e se direcionam ao traço foliar periférico (Fig. 7D-E). Simultaneamente, as extremidades do traço foliar se desconectam do feixe caulinar adjacente. Durante esse despreendimento, pode ocorrer fragmentação em uma das extremidades do traço. Nesta fase, o traço adquire a forma de “C” bem sutil, com as extremidades curvadas na direção centrípeta (Fig. 7E). Então, as projeções esclerenquimáticas alcançam a extremidade externa da alça, e no ponto de união é visível uma pequena ondulação em cada lado. A partir deste ponto, o traço foliar permanece isolado do estelo até sua total emissão (Fig. 7 E-F). Nestas etapas finais, ele pode ainda obter a forma de “V” ou “U”; no caso do “U”, a base apresenta-se um tanto quanto quadrada e as extremidades curvadas na direção centrípeta (Fig. 7E-F). Nota-se que o traço foliar é formado por um único feixe vascular, e que, até sua total emissão, ele não sofre rupturas. Histologicamente, os traços foliares são compostos por traqueídes, que em seção transversal, são isodiamétricos e poligonais, cujo diâmetro pode ser de 30,6 μm a 142,85 μm . Em seção longitudinal os traqueídes não foram identificados. No exemplar K 5257 existem 5 ortósticas, com filotaxia ($\frac{2}{5}$) do tipo helicoidal (Fig. 8E). Os feixes vasculares maiores, isto é, aqueles com feixes caulinares e foliares unidos, são

facilmente identificados no 1.º e 2.º ciclos (Figs. 5, 8E). Eles estão levemente ondulados, com comprimento de 33,0 mm a 34,0 mm e largura de 4,0 mm a 5,5 mm. Os feixes foliares têm comprimento de 11,0 mm a 24,8 mm e largura de 4,13 mm a 5,5 mm. Eles exibem, em corte transversal, a mesma morfologia da figura 8. A única fatia deste exemplar exemplifica bem algumas das fases mencionadas acima, no processo de emissão do traço foliar (Fig. 8E). Apenas os traços foliares com numeração 3 e 4 aparecem bem retorcidos, talvez em função do estreito espaço; e as alças esclerenquimáticas que envolvem os feixes foliares são mais sutis (Figs. 5, 8E). Verifica-se que o traço foliar é formado por apenas um feixe vascular.

Raízes adventícias: No TOF 65 o manto radicular é delgado. As radículas são actinostélicas e triarcas com maturação exarca (Fig. 6D). Em seção transversal, estão dispostas em fileira radial em torno do estelo. Elas são ovais ou levemente elípticas, com o eixo maior de 1,1 mm a 2,0 mm e eixo menor de 0,59 mm a 1,45 mm. Várias radículas são formadas nos feixes caulinares periféricos. As raízes são contornadas externamente por um anel esclerenquimático, que é formado por seis a oito estratos de células esclerenquimáticas, que em seção transversal, são isodiamétricas a poligonais, de paredes bem espessas, cujo diâmetro é de 24,5 µm a 117,64 µm. Em seção longitudinal, as fibras não foram identificadas. As radículas estão imersas em tecido parenquimático (tecido interticial) (Fig. 6D). Estas células parenquimáticas em corte transversal, são levemente retangulares, com o comprimento de 52,63µm a 280,7µm e largura de 17,54µm a 70,17µm. Em muitos casos verifica-se a interrupção do anel esclerenquimático, a proliferação e a passagem de células parenquimáticas do córtex da radícula para o tecido interticial (Fig. 6D). Em seção transversal o protoxilema é circular, com diâmetro de 24,69µm a 37,0µm. O metaxilema, também circular ou poligonal, tem diâmetro de 49,38µm a 61,72µm. Em seção longitudinal o tipo de xilema não foi identificado. Nenhuma descrição histológica foi feita para o manto radicular do exemplar K 5257, mas é possível identificar duas zonas de raízes, as menores, que contornam o caule, e aquelas maiores, normalmente angulosas, mais distantes e que correspondem a zona de raízes livres, comuns nos caules de *Psaronius*.

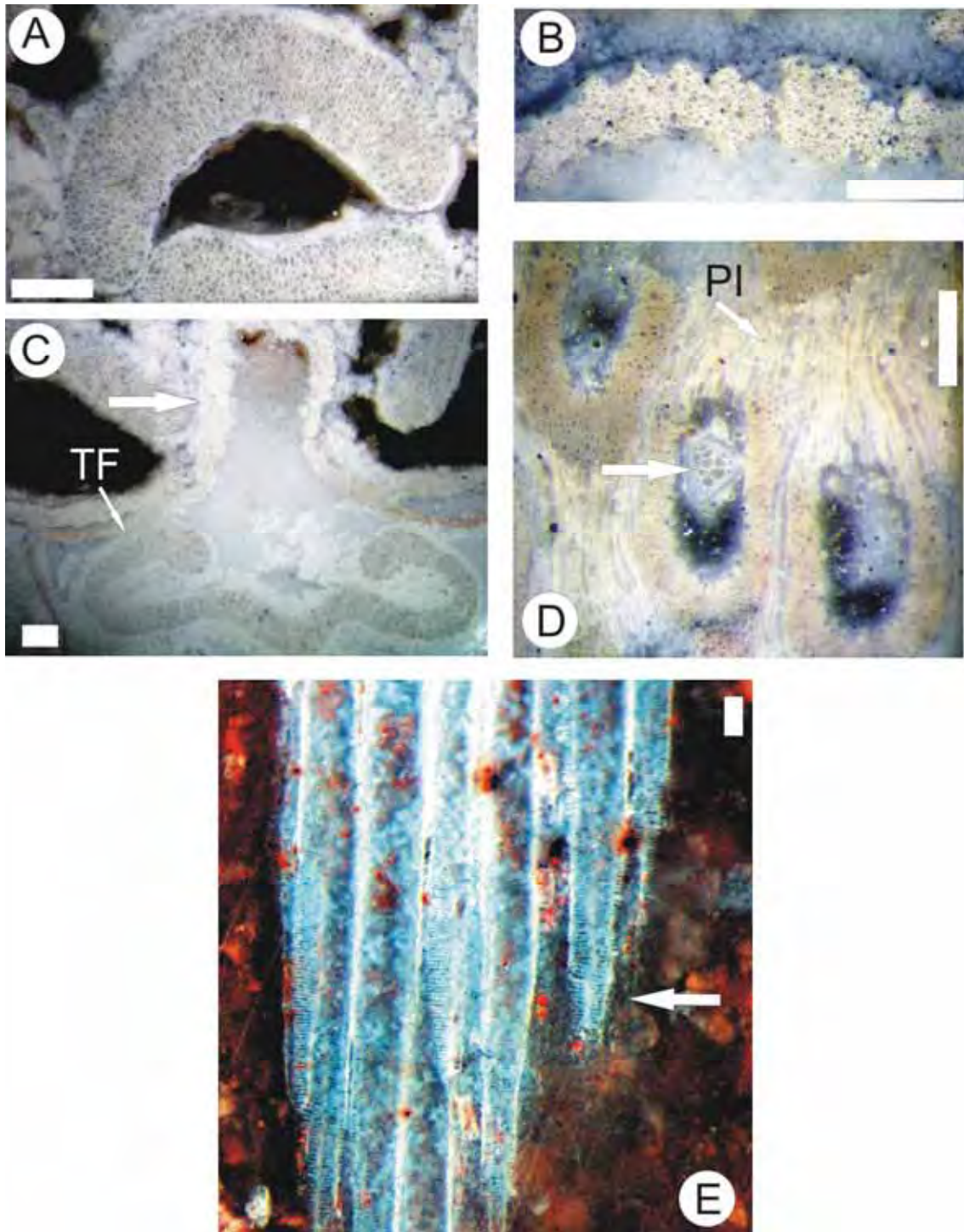


Figura 6A- Feixe caulinar localizado no centro do estelo de *Psaronius arrojadoi*. **B-** Fita de esclerênquima delgada que permanece dispersa entre os ciclos caulinares. **C-** Traço foliar (TF) na base foliar. Detalhe da alça esclerenquimática que o envolve (seta). **D-** Raiz com actinostelo exarco (seta) e parênquima interticial (PI). TOF 65. Escalas de 1,0 mm. **E-** Seção longitudinal de *Psaronius arrojadoi* exibindo traqueídes com espessamento escalariforme (seta). TOF 95. Escala de 0,1 mm.

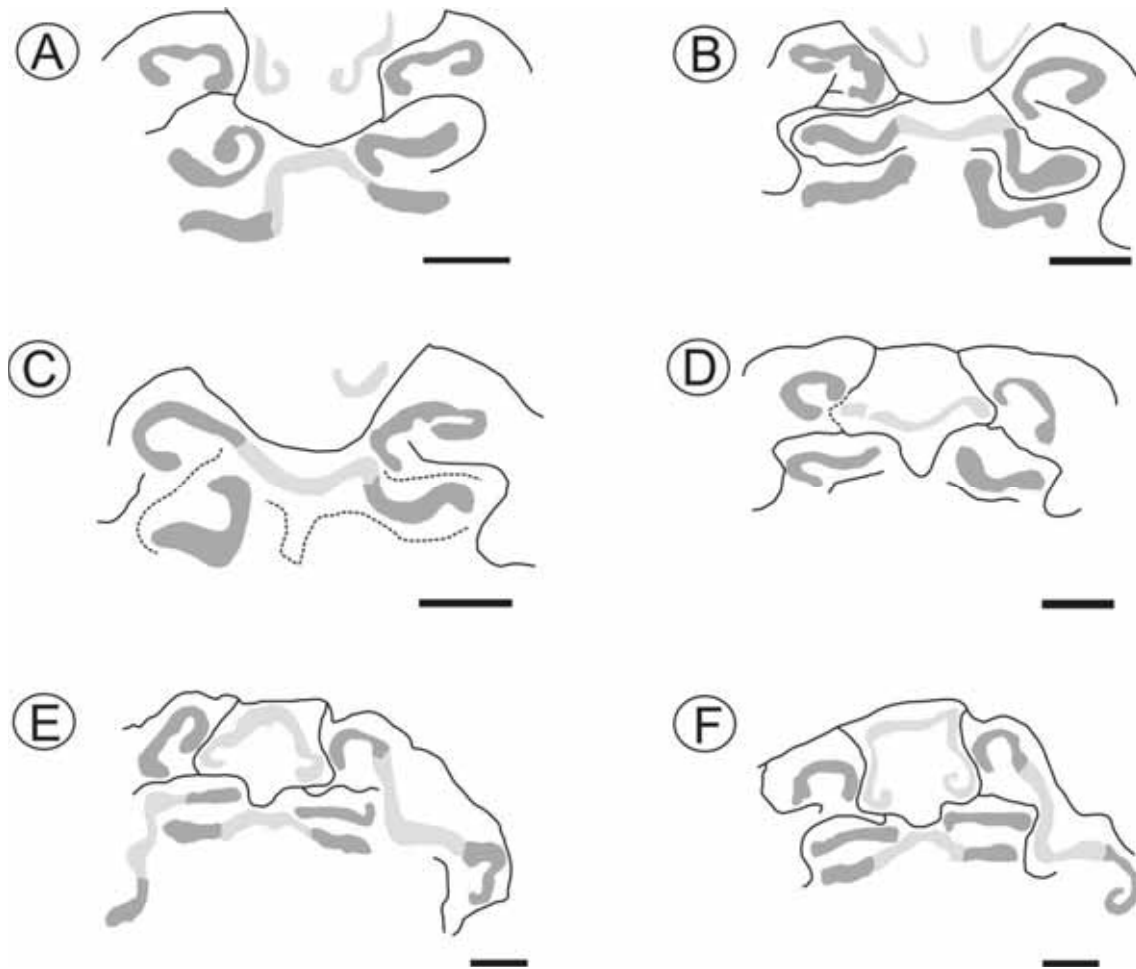


Figura 7- Sequência de desenvolvimento e emissão de traço foliar de *Psaronius arrojadoi*, com base no exemplar TOF 65. Escalas de 1,0 cm. Legenda - Cinza claro: traço foliar; Cinza escuro: feixe caulinar; Linha preta inteira e pontilhada: fita de esclerênquima.

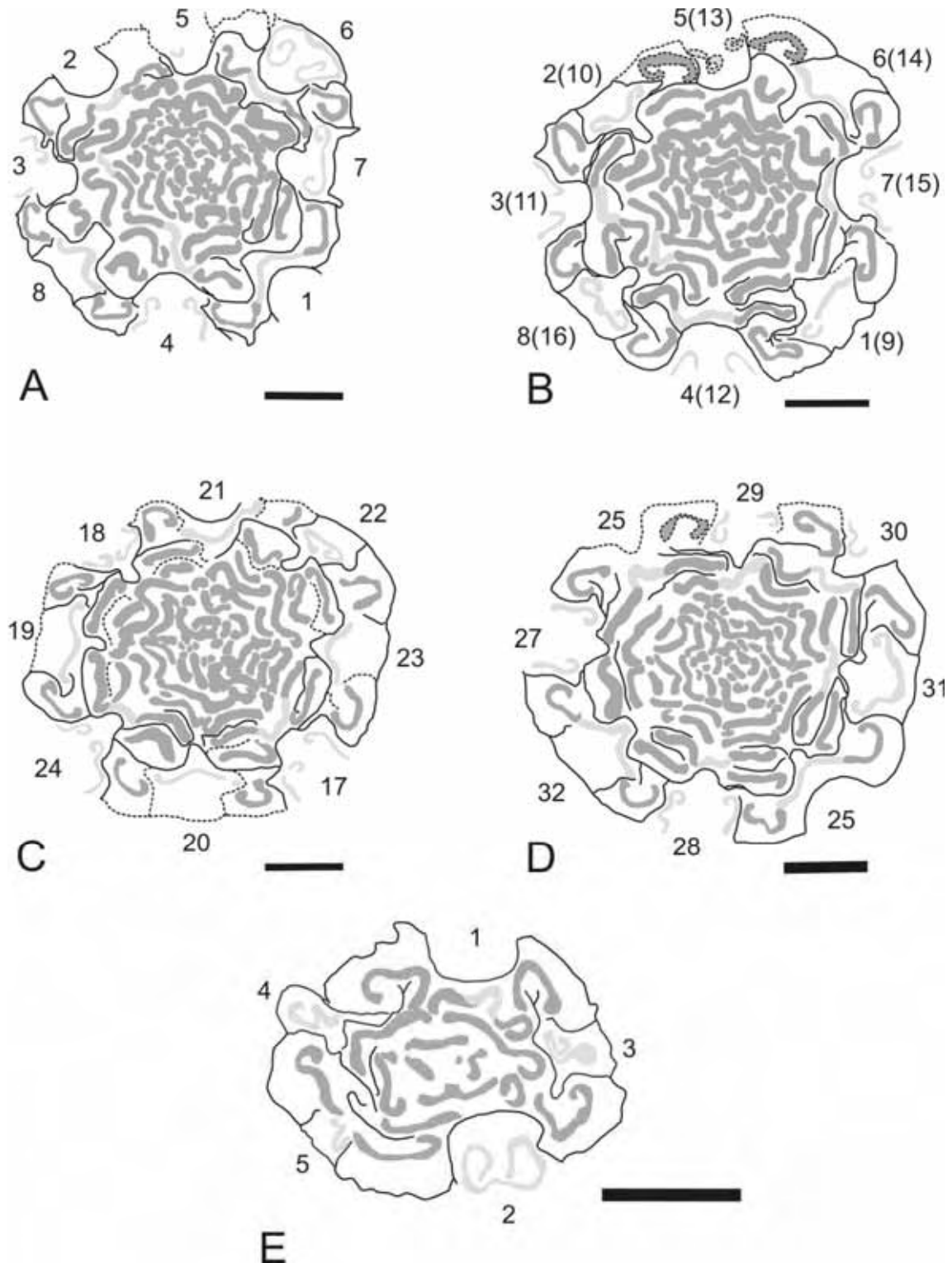


Figura 8 A-D- Sequência de emissão de traços foliares (números arábicos) de *Psaronius arrojadoi*, com base no exemplar TOF 65 1-4. Escalas de 2,0 cm. **E-** Sequência de emissão de traços foliares do exemplar K 5257. Escala de 2,0 cm. As cores distintas nos desenhos estão explicadas na legenda da figura 7.

Discussão: A descrição de Pelourde (1914) para esta espécie é sucinta, limitando-se a informar o tamanho do caule, a presença de um manto de raiz, o número de feixes foliares (16) e periféricos (16) e a condição polística, isto é, contendo várias ortósticas. Herbst (1985) descreveu um material (LP-PB 399) cujo estelo tem a seguinte dimensão: 25,0 cm x 21,0 cm. Neste caso, o autor conseguiu distinguir bem os cinco primeiros ciclos, alegando a dificuldade em determinar os demais, face ao pequeno tamanho e ausência de organização cíclica dos feixes caulinares mais internos, além de 16 ortósticas e filotaxia do tipo espiral (helicoidal). Recorrendo ao trabalho de Herbst (1985), conseguimos identificar entre 10 a 11 ciclos. Os únicos trabalhos referentes a *P. arrojadoi* são dos autores acima mencionados. Fragmentos caulinares que exemplifiquem o desenvolvimento das porções proximais e distais desta espécie são desconhecidos. Também não há disponibilidades de exemplares que mostrem as cicatrizes foliares expostas na superfície externa dos caules. O exemplar K 5257 é o primeiro a representar a porção parcialmente basal da espécie, possuindo um manto de raízes visivelmente distinto em duas zonas, em seção transversal: raízes circulares a elípticas, de pequeno diâmetro, e mais distalmente, raízes maiores, levemente angulares. Ambas, são típicas da composição radicular dos caules de Marattiales fósseis (EHRET & PHILLIPS, 1977). O estelo deste espécime é bem menor do que aquele de Herbst (1985), assim como também possui número menor de ciclos vasculares e ortósticas. Deste modo, o TOF 65 representa a porção intermediária entre o K 5257 e LP PB 399. Com os novos exemplares, foi possível, em síntese, traçar alguns estágios do desenvolvimento de *Psaronius arrojadoi*. O espécime K 5257 exhibe parcialmente uma das fases do desenvolvimento proximal, com um estelo policíclico (4 ciclos), fitas de esclerênquima entre o primeiro e segundo ciclos, cinco ortósticas, filotaxia ($\frac{2}{5}$) do tipo helicoidal, traço foliar único em cada emissão, ou seja, sem sofrer divisão, e feixe caulinar periférico também sem ramificação ou divisão. Em níveis superiores, novos ciclos são adicionados ao estelo, e ele passa a obter oito ciclos, fitas esclerenquimáticas delgadas identificadas pelo menos até o terceiro ciclo, oito ortósticas, filotaxia ($\frac{3}{8}$) do tipo helicoidal, traço foliar único, que em raros casos pode romper uma das extremidades durante a desconexão com o feixe caulinar periférico, sendo este também indivisível ou ramificado. Mais acima, o estelo passa a adquirir dez a onze ciclos, fitas delgadas de esclerênquima dispersas em quase todos os ciclos, 16 ortósticas e filotaxia ($\frac{5}{13}$) possivelmente helicoidal, traço foliar único por emissão e às vezes, ruptura em uma das extremidades (vide fig. 2 de Herbst, 1985), e feixe caulinar periférico sem divisão ou ramificação. Herbst (1985) informou a presença de fitas esclerenquimáticas entre todos os

ciclos, mas não fez menção da presença de uma alça esclerenquimática envolvendo o traço foliar após sua total separação do 1.º ciclo. Entretanto, as alças podem ser vistas na figura 2 do autor acima citado. Diante dos fatos, é possível compará-lo com outras espécies da literatura. *Psaronius chasei* Morgan, 1959 emend. Mickle, 1984 e a espécie aqui estudada contêm feixes caulinares internos bem fragmentados, menores e desorganizados na porção interna do caule, o que dificulta a identificação dos ciclos internos, além de fitas de esclerênquima delgadas especialmente entre os três primeiros ciclos. Entretanto, as diferenças são reconhecidas pelo modo de emissão dos traços foliares de *P. arrojadoi*. Nesta espécie, na saída do traço foliar, uma alça de esclerênquima é formada, separando-o do ciclo periférico, e o traço adquire a forma “u” com a base quadrada e extremidade curvada. Outra espécie que aparenta semelhança é *Psaronius magnificus* (Herzer) Rothwell & Blicke, 1982a,b especialmente na disposição dos feixes caulinares, sendo que aqueles dos ciclos externos exibem organização cíclica evidente; os feixes internos são menores e desorganizados; os traços foliares durante a emissão adquirem a forma de “u” com extremidades curvadas e presença de esclerênquima tangencialmente alongado disperso entre os ciclos. Entretanto, diferem pelo fato de *P. arrojadoi* não exibir glândulas de tanino e células aerenquimáticas no estelo, e formar uma alça esclerenquimática na total separação do feixe foliar do primeiro ciclo estelar.

Gênero *Tietea* Solms-Laubach, 1913 emend. Herbst, 1986

Espécie-tipo: *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 emend. Herbst, 1986

Tietea singularis Solms-Laubach, 1913 emend. Tavares, Rohn & Rößler

(Figs. 9-13)

Exemplares: TOF 159, TOF 135

Diagnose emendada da espécie: “*Stem arborescent, mostly roundes to oval in transverse outline, total size unknown: small especimens 5-6 cm in diameter, biggest up to 15 cm diameter, they bear four ortostichies of leaves, with decussate arrangement. Stem surrounded by a well defined and continuous sclerenchyma ring (sheath) which separates it from the root mantle. Meristeleles of stem aniphloic and endarch, no endodermis present; meristeleles of various shapes in transversal outline: rounded, ovoidal, C-shaped (short to very elongate, alomost tabular), irregularly arranged or showing feeble cyclic organization in the outermost meristeleles, they are embedded in an homogeneous parenchyma, sometimes with gum cannals*”

*or cells eith contents. Leaf trace are polymeristelic, with irregularly arranged rounded to elongate meristeles which originate by successive subdivisions of bigger ones from the outermost ill-dedined cycle, leaf trace emission occurs through the enveloping of a group of meristeles by sclerenchyma bands which sheath inroll and finally isolate them from the inner stem. Root mantle, not differentiated in inner and outer, with polyarc (4-7 actinostely) roots, embedded in root parenchyma”(Herbst, 1986). **Base desconhecida. O caule exhibe transição geométrica circular a quadrada na porção distal. Fitas esclerenquimáticas delgadas presentes no estelo apenas durante a emissão dos traços foliares, próximas à base foliar.***

Descrição: Caule: O exemplar TOF 159 tem 4,5 m de altura (Fig. 9). A fatia TOF 159-1 corresponde à porção mais basal disponível do caule, mas não figura o estágio de desenvolvimento inicial do indivíduo, o qual permanece desconhecido para a espécie (Fig. 9A). Já a fatia TOF 159-100 corresponde à porção mais apical da amostra (Fig. 9D). Os cortes propiciaram a visualização das diferentes geometrias que o caule adquire durante o crescimento. Na seção transversal são identificadas as geometrias circular, poligonal (quadrado) e retangular (Fig. 9). Porém, ao olhar o caule externamente a transição circular a quadrada surge aproximadamente a partir de 2,33 m, ou entre as fatias TOF 159 58-63. Nos cortes é possível identificar que os feixes caulinares em certas porções são ligeiramente menores, e tornam-se maiores nas fatias superiores. O caule por toda a sua extensão exhibe filotaxia decussada ou oposta cruzada, com quatro ortósticas. A partir do TOF 159-82 até o ápice, são visíveis algumas cicatrizes foliares, muito mal preservadas. Elas são fracamente delineadas por um contorno que lembra um parêntesis, e internamente preenchidas por feixes vasculares (traços foliares). No TOF 52 a cicatriz está em melhor estado de preservação (Fig. 10). A porção basal (TOF 159 -1) é cilíndrica, com diâmetros de 16, 2 cm x 15,0 cm, o estelo tem diâmetros de 10,5 cm x 9, 7 cm e a largura do manto radicular é de 2,3 cm a 3,6 cm (Fig. 9A). O ápice (TOF 159-100) é quadrado, formado pelo estelo, sem raízes adventíceas (Fig. 9D).

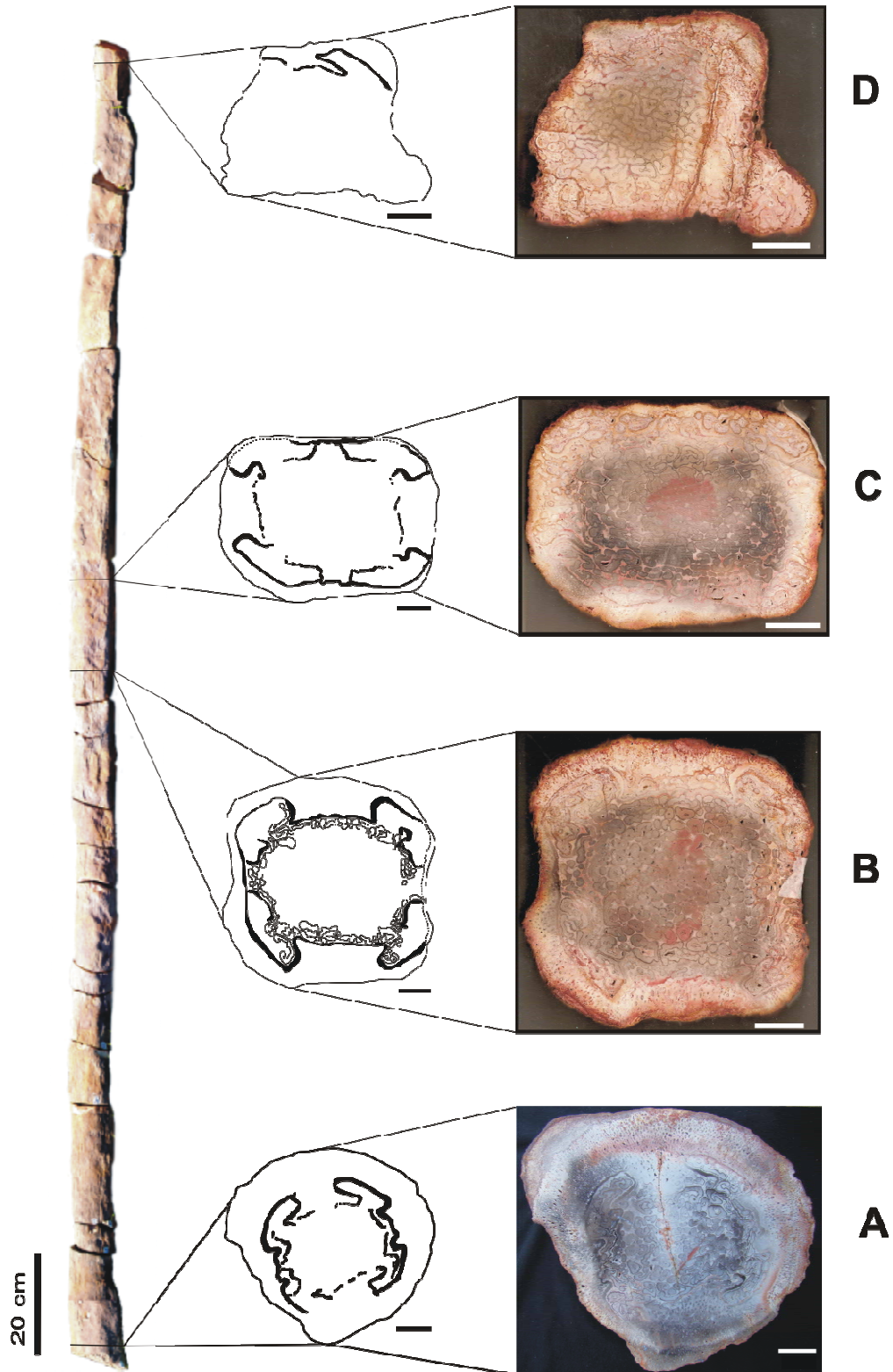


Figura 9- A sequência (A-D) indica em seção transversal, a transição da geometria caulinar da região proximal a distal de *Tietea singularis*. TOF 159. A- TOF 159-1, B- TOF 159-62, C- TOF 159-78, D- TOF 159-100. Escalas de 2,0 cm.



Figura 10- Fragmento caulinar de *Tietea singularis*. TOF 52. Seta vermelha indica a cicatriz foliar. Setas amarelas indicam traços foliares. Escala 3,0 cm.

Estelo: É separado do manto radicular por uma bainha esclerenquimática contínua e sinuosa, exceto nas regiões de emissão dos traços foliares (Figs. 11, 13B). A bainha tem largura de 1,5 mm a 4,0 mm. O diâmetros das células é de 17,85 μm a 71,42 μm . Fitas delgadas de esclerênquima são vistas apenas durante a emissão dos traços foliares (Fig. 11). Elas têm comprimento de 17,5 mm a 31 mm, e largura de 2,0 mm a 2,5 mm. Entre as células que compõem a fita parece haver cavidades secretoras. As células parenquimáticas que preenchem o estelo não foram identificadas nas seções polidas. Não há indícios de esclerênquima dispersos dentro do estelo. Os feixes caulinares ocupam toda a área estelar e exibem várias morfologias, desde circular, em “v”, “c”, e tabulares (Figs. 11, 13A). Em seção transversal, os feixes menores têm comprimento de 4,0 mm a 16,5 mm e largura de 2,0 mm a 7,0 mm, ou diâmetro de 3,0 mm a 6,0 mm. Eles concentram-se no centro do estelo. Na mesma seção, os feixes periféricos exibem a mesma morfologia, mas são visivelmente maiores, com comprimento de 9,0 mm a 22,0 mm, e largura de 2,0 mm a 14,0 mm. Em alguns casos há união de vários feixes vasculares, e eles podem exibir a configuração de um C irregular, com uma ou as duas extremidades levemente arqueadas em direção ao centro do estelo, ou mesmo formas tabulares e disformes, alcançando comprimento de 23,5 mm a 37,9 mm e largura de

4,5 mm a 8,4 mm. Nas seções superiores a estes feixes de grande extensão, nota-se que eles começam a sofrer sucessivas divisões (Fig. 13C). Nos espaços adjacentes às áreas de emissão foliar, os feixes caulinares apresentam também ramificações e divisões, e em muitos casos exibem grande comprimento. As dimensões são de 6,0 mm a 34,4 mm de comprimento, e 2,4 mm a 7,0 mm de largura. Os feixes caulinares têm maturação endarca. Eles são circunscritos por parênquima, de células delgadas, cujo diâmetro é de 57,74 μm a 154,0 μm . Foram identificados até três grupos de protoxilema em seção transversal, mas é possível que haja mais, especialmente nos feixes maiores. Em seção transversal, as células do protoxilema são circulares a poligonais, com diâmetro de 0,34 μm a 52,63 μm . Na mesma seção, o metaxilema tem a mesma morfologia e diâmetro de 35,21 μm a 209,79 μm . Nas seções longitudinais do exemplar TOF 135 são identificadas apenas traqueídes do tipo escalariforme (Fig. 13D). O comprimento não foi medido.

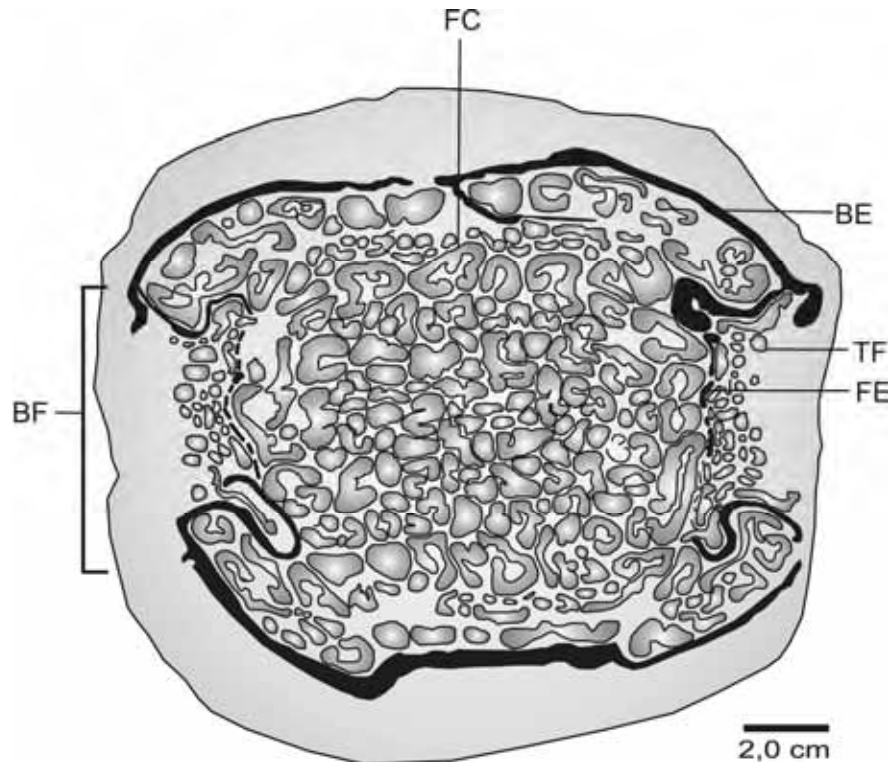


Figura 11- Esquema do caule de *Tietea singularis*. TOF 159. **FC-** feixe caulinar, **TF-** traço foliar, **BE-** bainha esclerenquimática, **FE-** fita esclerenquimática, **BF-** base foliar.

Traços foliares: Antes da emissão foliar, os vários feixes caulinares maiores localizados na periferia e aqueles entre as bases foliares sofrem sucessivas divisões; os feixes resultantes, que são menores, iniciam uma organização linear tangencial; simultaneamente, a bainha esclerenquimática emite duas projeções em direção ao estelo (Fig. 12). Estas projeções, a princípio, têm os braços alongados, que se deslocam cada um para o lado oposto e passam a envolver outros feixes foliares. A extremidade de cada braço curva-se uma em direção a

outra, e inicia a fase de fechamento da bainha e recolhimento dos traços foliares. Estes são menores que os feixes caulinares, predominantemente circulares, mas outras formas são encontradas (“v”, “c”, tabular). O comprimento é de 4,0 mm a 12,5 mm, a largura de 2,0 mm a 7,0 mm, ou diâmetro de 1,0 mm a 5,0 mm. Em cada parte lateral interna da bainha de esclerênquima, um traço foliar mais longo pode estar presente com a extremidade levemente curvada. Este feixe pode se alinhar com outros menores que estão próximos ao manto radicular e fornecer a falsa impressão de ser maior, com a configuração de “u” e base quadrada. Os traços foliares têm a mesma composição histológica dos feixes caulinares. O protoxilema é endarco. Em seção transversal, as células são circulares a poligonais, com diâmetro de 20,66 μm a 41,33 μm . Na mesma seção, o metaxilema também é circular a poligonal, com diâmetro de 43,10 μm a 162,28 μm . Em seção longitudinal, os traqueídes têm espessamento do tipo escalariforme. Células parenquimáticas circunscvem o xilema. Elas têm paredes delgadas e diâmetro de 36,23 μm a 108,69 μm .

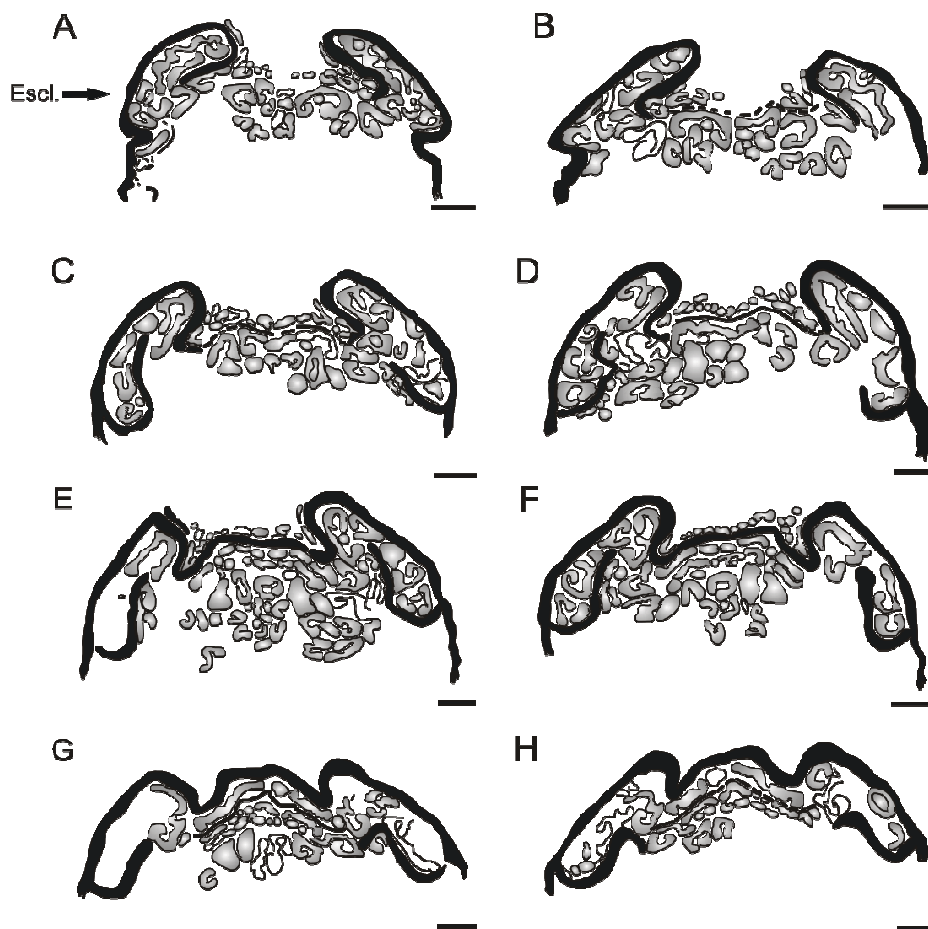


Figura 12- Sequência (A-H) de emissão dos traços foliares de *Tietea singularis*. Escalas de 1,0 cm. Escl.-Esclerênquima. TOF 159.

Manto radicular: É delgado, e quase imperceptível no ápice. Nas seções basais, as raízes estão alinhadas radialmente em torno do estelo. São circulares a elípticas, com o eixo maior de 1,05 μm a 3,0 μm , e eixo menor de 0,64 μm a 1,78 μm . O actinostelo não foi identificado em nenhuma das seções polidas. As raízes são circunscritas por sete a nove camadas de células esclerenquimáticas (Fig.13E). Em seção transversal, as células são circulares a poligonais, de paredes espessas, com diâmetro de 11,11 μm a 66,6 μm . As raízes estão imersas em tecido interticial pouco preservado. Em algumas raízes o anel esclerenquimático está interrompido e há passagem de células do córtex para a região interticial. As células são retangulares, com comprimento de 75,47 μm a 233,96 μm e largura de 36,36 μm a 72,72 μm .

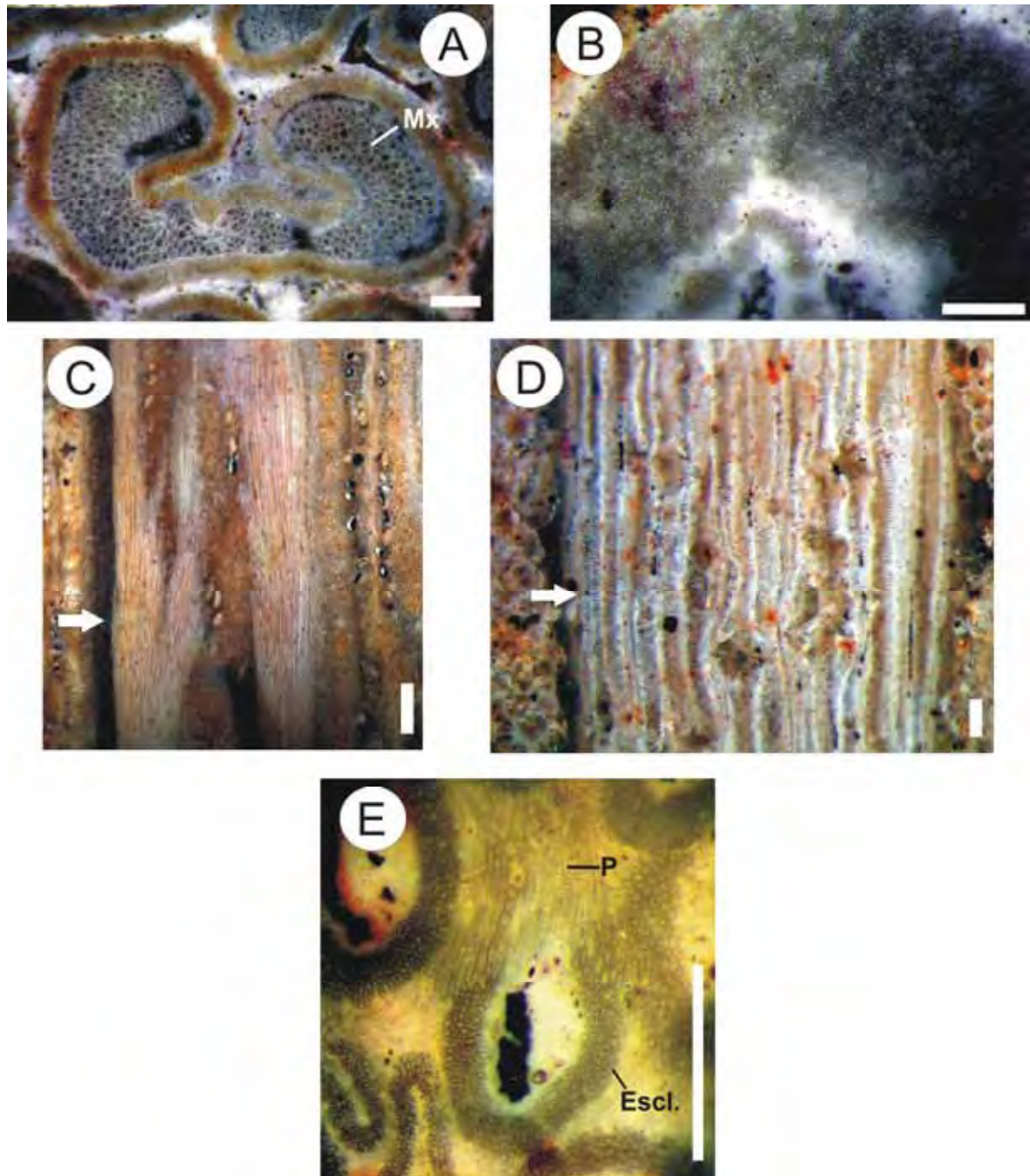


Figura 13A- Feixe caulinar de *Tietea singularis*, detalhe do metaxilema (Mx). **B-** Bainha esclerenquimática que contorna o estelo. **C-** Seção longitudinal do TOF 135 mostrando a divisão do feixe caulinar (seta). **D-** Traqueíde do tipo escalariforme do metaxilema do feixe caulinar (seta). Exemplar TOF 135. Escala de 0,1 mm. **E-** Detalhe de uma raiz, com o anel esclerenquimático (Escl.) e parênquima intersticial (P). Escalas de 1,0 mm. Demais fotos do TOF 159.

Discussão: O comprimento de 4,5 m do exemplar TOF 159 favoreceu o melhor conhecimento da espécie, com a identificação da variação geométrica de circular a quadrada, nas seções transversais. Não há registro na literatura, de Marattiales fóssil com tal estruturação caulinar.

A filotaxia decussada é permanente ao longo do caule e poderia ser um fator na determinação morfológica desta estrutura (CRONCK, 2009). Entretanto, mesmo as espécies de *Psaronius* (e.g. *P. schopfii* MICKLE, 1984 e *P. paucivasculosus* BICKLE ex MICKLE, 1984) que exibem aquele tipo de filotaxia na porção proximal, não portam tal configuração. Conforme Cronck (2009), a disposição foliar pode ser influenciada tanto por fatores intrínsecos (hormônios, pré-disposição genética) como extrínsecos (ecológicos) na melhoria da captação de luz e eficiência fotossintética. A morfologia do caule pode corresponder também a algum tipo de ajuste mecânico ignorado no presente trabalho. Portanto, permanecem desconhecidas as causas que conduziram à forma quadrada da seção mais apical dos caules *Tietea singularis*. A estrutura caulinar da espécie é semelhante àquela de *Psaronius*, isto é, possui um manto de raízes adventícias, que é mais expressivo nas porções médio-basais e diminui em direção ao ápice; o estelo contém feixes caulinares levemente organizados na porção periférica. Entretanto, uma diferença fundamental existe entre os dois gêneros: *Tietea* tem ramificações e sucessivas divisões dos feixes vasculares, tornando-os excessivamente grandes em certas porções, às vezes, sem forma definida ou muito pequenos e altamente dissecados. Outra situação que resulta em feixes vasculares menores é a formação de novos feixes na região com atividade meristemática intensa (CRONCK, 2009). Mais acima, tais feixes tornam-se maiores e depois novamente se subdividem, de modo que em todo o caule essas configurações se repetem. Estas etapas do desenvolvimento vascular estão bem representadas nas figuras 17, 18 e 19 de Herbst (1986).

Nas comparações de *Tietea singularis* com *Tietea derbyi* Herbst, 1992, emergiu um questionamento sobre a validade da segunda espécie. Através dos esquemas e imagens exibidos pelo autor, o estelo está um tanto comprimido lateralmente, conferindo às seções transversais um aspecto oval. Herbst (1992) menciona que os feixes caulinares são predominantemente tabulares, distribuídos no estelo de maneira desorganizada, mas que em certas regiões existiria um grau de alinhamento. Por outro lado, há dúvidas quanto ao número exato de emissões foliares, pois a bainha de esclerênquima exibe rupturas em vários pontos. A proposta de Herbst (1992) sobre a ocorrência de pecíolos com grupos de feixes foliares é um tanto equivocada, já que durante a ruptura da bainha de esclerênquima e compressão do estelo, os feixes vasculares podem extravasar o estelo e alcançar o manto radicular. Diante dos fatos, parece-nos sensato provisoriamente classificar o holótipo de *Tietea derbyi* apenas como ?*Tietea* sp.

Tuvichapteris solmsi Herbst, 1987 assemelha-se a *T. singularis* por: a) possuir feixes vasculares dissecados e distribuídos, principalmente no interior do estelo, sem grau de

organização; b) apresentar a emissão de traços foliares contendo vários feixes vasculares, estes normalmente de dimensões menores; c) possuir fitas de esclerênquima localizadas apenas nas regiões de emissão foliar. Contudo, *T. singularis* diferencia-se de *T. solmsi*, *a priori*, por conter quatro ortósticas, filotaxia decussada, feixes caulinares mais periféricos com sutil ciclicidade e ausência de parênquima na emissão do traço foliar. Em relação à composição histológica, as duas espécies são muito parecidas e, na ausência dos atributos mencionados acima, é difícil distinguí-las. Existe a possibilidade de que o gênero *Tuvichapteris* venha a ser colocado em sinonímia a favor de *Tietea*.

Quanto à *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872, trata-se de uma espécie que primeiramente mereceu apenas uma breve descrição, sem diagnose, de acordo com um fragmento caulinar muito curto (exemplar 1445) cedido ao Museu de História Natural de Paris. Na descrição é mencionada a condição tetrástica da espécie, até então uma característica muito rara nas espécies de *Psaronius* conhecidas na época da publicação, observada apenas em *P. asterolithus* Cotta, 1832 *apud* Mickle (1984) e em *P. arenaceous* Corda, 1845 *apud* Mickle (1984). Pelourde (1912) resgatou o histórico das amostras que estavam distribuídas nos Museus de Paris, Londres, Alemanha e Rio de Janeiro. Este autor também acrescentou informações sobre o manto radicular do exemplar 1445 da coleção de Paris. Derby (1913) conseguiu reunir seis fragmentos da referida espécie e fez uma apreciação dos exemplares. Herbst (1985) sugeriu que *P. arrojadoi* poderia representar o estágio mais desenvolvido de *P. brasiliensis* Brongniart, 1872, de acordo com as conclusões alcançadas por Morgan (1959) a respeito das modificações ontogenéticas em várias espécies de *Psaronius*. No sentido apical, os caules apresentariam aumento no número de feixes vasculares cíclicos e transição de filotaxia decussada para helicoidal, com acréscimo de ortósticas no estelo. Contudo, após uma revisão minuciosa da literatura e o estudo de um caule de *T. singularis* bastante longo (TOF 159), chegou-se à conclusão de que *P. brasiliensis* exibe tanto características de *Psaronius*, quanto de *Tietea singularis*. Os trabalhos de Derby (1913) e Herbst (1985) contribuíram fundamentalmente nesta discussão, uma vez que apresentam descrições coerentes. Conforme os esquemas dos seis fragmentos de *P. brasiliensis* depositados nos quatro museus, Derby (1913) fez algumas observações sobre as modificações que ocorrem ao longo dos fragmentos caulinares. De especial importância são as modificações reconhecidas nos fragmentos de caules do Rio de Janeiro e de Londres (1-2): a) ocorreriam ramificações e divisões dos feixes caulinares na periferia do estelo, isto é, nos espaços adjacentes às áreas de emissão dos traços foliares; b) haveria contribuição destes feixes caulinares na formação dos traços foliares. Estes dois aspectos são típicos dos caules de *Tietea singularis*, principalmente o primeiro, como

pode ser visto nas descrições na presente tese e em Herbst (1986). Por outro lado, os exemplares de Strasbourg, Paris e Londres (3) não exibem estas características, pois os feixes caulinares periféricos são inteiros, e aqueles localizados no centro apresentam ciclicidade, o que coaduna melhor com *Psaronius*. Voltando aos fragmentos do Rio de Janeiro e de Londres (2), tal ciclicidade é menos evidente, e os feixes caulinares sofrem divisões, o que novamente é característico de *Tietea*. Fitas de esclerênquima dispersas entre os ciclos caulinares são típicas de *Psaronius*, embora algumas espécies (e.g. *P. chasei* MORGAN, 1959, emend. MICKLE, 1984; *P. paucivasculosus* BICKLE ex MICKLE, 1984) não apresentem esclerênquima disperso no estelo nas porções basal e mediana, com exceção das áreas de emissão foliar. Outro fato que chama atenção nos esquemas de Derby (1913) é a emissão dos traços foliares. Estes são constituídos por feixes maiores, aparentemente inteiros, e outros bem menores, circulares. Em *Tietea singularis*, conforme o exemplar TOF 159, também parece ocorrer esta composição. Diante dos fatos mencionados, *P. brasiliensis* parece guardar, pelo menos na fase inicial de desenvolvimento, alguns aspectos de *Psaronius*, mas também possui atributos de *Tietea singularis*. Concluindo, a classificação taxonômica de *Psaronius brasiliensis* demanda alguma prudência, porém faltam amostras adequadas de porções mais distais desta espécie ou de porções mais proximais de *Tietea singularis* para realizar melhores comparações.

5- Paleocologia

O final do Paleozoico, aproximadamente a partir da glaciação no Gondwana, foi caracterizado por paleoclimas gradualmente mais secos, especialmente nas baixas latitudes da porção oeste do Gondwana (RICARDI-BRANCO & RÖSLER, 1994; DIMICHELE *et al.*, 2006; SCHNEIDER *et al.*, 2006; ROSCHER & SCHNEIDER, 2006; HMICH *et al.*, 2006).

Conforme comentado anteriormente, na Bacia do Parnaíba também há evidências de relativa aridez durante o Permiano, principalmente os evaporitos encontrados na Formação Pedra de Fogo e na parte superior da Formação Motuca. Os depósitos fluviais com os vegetais fósseis, no sul da Bacia do Parnaíba, parecem localizar-se num intervalo entre os evaporitos, embora ainda não se saiba se são correlacionáveis aos evaporitos de outras regiões da Formação Motuca (PINTO & SAD, 1986; LIMA FILHO, 1998; DIAS-BRITO *et al.*, 2007, 2009). De qualquer modo, os próprios depósitos fluviais sugerem que a sedimentação foi episódica, por influência de chuvas torrenciais, o que é comum nas regiões semi-áridas. Os processos de permineralização por sílica dos vegetais também constituem evidência de que houve relativa alternância de intervalos menos ou mais secos (MATYSOVÁ *et al.*, 2010).

No âmbito dos estudos paleobotânicos em andamento na Bacia do Parnaíba, incluindo a presente contribuição, foram encontradas pinas e pínulas de Marattiales (*Fernia*) que apresentam sinângios totalmente envolvidos por grossos lobos de limbos foliares. Esta feição provavelmente reflete proteção contra ressecamento e corrobora as evidências sedimentares e as tendências paleoclimáticas globais.

Quanto aos caules de Marattiales do Tocantins, nenhuma feição xeromórfica foi identificada. Ao contrário, as samambaias arborescentes chegaram a apresentar portes grandes (possivelmente maiores do que 15 m), foram abundantes e, portanto, tiveram êxito como elementos de matas-galeria em amplas planícies fluviais (CAPRETZ, 2010).

Ainda assim, na análise das assembléias fossilíferas, nota-se a excepcional preponderância de *Tietea brasiliensis*, seguida por outras samambaias como *Psaronius arrojadoi*, *Psaronius sinuosus*, *Grammatopteris freitasii*, *Dernbachia brasiliensis* e *Botryopteris nollii*. Proporcionalmente, há baixa representação de gimnospermas. Ainda que os vegetais higrófilos – neste caso, as samambaias - normalmente tenham potencial mais alto de preservação, salta aos olhos o fato de que uma espécie é muito mais abundante do que as outras e que a diversidade geral de vegetais registrados é relativamente baixa. Esta composição florística, descontando-se prováveis tendenciosidades tafonômicas, sugere fortemente de que a comunidade vegetal estava sujeita a relativo estresse, provavelmente relacionado ao clima. Uma possibilidade adicional é que as condições edáficas, às margens dos canais fluviais, tenham sido pobres em nutrientes e instáveis –sujeitas à erosão durante as cheias.

Sob esta ótica, merecem ser consideradas as observações de DiMichele *et al.* (2006) e Hmich *et al.* (2006) sobre as mudanças na Flora Euramericana induzidas pela gradual aridização. Após o desaparecimento de muitas espécies “sempre úmidas”, os últimos elementos remanescentes das antigas floras passaram a compartilhar as terras baixas com elementos xeromórficos que chegaram das terras altas. Tais remanescentes, sobrevivendo em microclimas úmidos, incluíam particularmente *Psaronius* e *Calamites*. DiMichele & Phillips (2002) e DiMichele *et al.* (2006) consideram estes vegetais oportunistas por exibirem um crescimento bastante rápido, gasto energético relativamente baixo e alta produção de esporos, que podem ter sido facilmente dispersos e alcançado regiões longínquas. Estas características podem ser estendidas aos vegetais *Psaronius* e *Tietea* encontrados no Estado de Tocantins. *Tietea singularis*, abundante não só na Bacia do Parnaíba, como igualmente bem representada em alguns depósitos da Bacia do Paraná, pode ter sido um dos vegetais mais oportunistas do Gondwana Ocidental.

6- Considerações finais

Na Formação Motuca, Bacia do Parnaíba, foram encontrados fragmentos de caules permineralizados, que pela boa preservação, permitiram a identificação de *Tietea singularis* e *Psaronius arrojadoi* e a observação de novas características, as quais lhe renderam emendas às diagnoses específicas. Nos dois táxons foi possível ampliar os conhecimentos para extensões maiores dos caules. Assim, resgataram-se mais fases do desenvolvimento ontogenético de *Psaronius arrojadoi*, e verificou-se a notável transição geométrica em seções transversais de *Tietea singularis*, de circular para quadrangular. Fragmentos de caules de *Psaronius sinuous* foram identificados, porém não descritos devido ao baixo grau de preservação.

Ao contrário de alguns fósseis vegetais da Bacia do Parnaíba, *Psaronius arrojadoi* não demonstra afinidade particularmente forte a espécies de *Psaronius* da Flora Euramericana. Por outro lado, *Tietea*, não conhecido na Europa, mas na Bacia do Paraná, mostra que ocorria alguma relação florística entre as menores e maiores latitudes do Gondwana Ocidental.

A sobrepujança de *Tietea singularis* sobre todas as outras espécies registradas na Bacia do Parnaíba pode constituir uma evidência de que esta espécie era oportunista e que a comunidade vegetal estava em desequilíbrio, possivelmente sob efeito de condições climáticas relativamente secas. Os caules propriamente ditos – *Tietea singularis* e *Psaronius arrojadoi* – aparentemente não mostram feições xeromórficas e podem ter alcançado portes significativos da ordem de 15 m. Por outro lado, alguma das Marattiales de Tocantins deve ter provido folhas do tipo *Fernia* com sinângios muito protegidos pelo limbo foliar, as quais certamente representam uma resposta contra a perda de água. O sucesso de *Tietea* em condições possivelmente estressantes provavelmente permitiu sua dispersão para latitudes mais altas, como na Bacia do Paraná.

Agradecimentos

Nossos sinceros agradecimentos ao Instituto Natureza do Tocantins (NATURATINS) pelo acesso à área de estudo, ao Dr. Robson Louiz Capretz pelo auxílio em campo, durante a coleta de material, ao Sr. Robert Noll pela colaboração na coleta especialmente do longo exemplar de *Tietea* estudado, ao Ms. Adolfo da Silva Melo pela confecção dos esquemas. Ao Laboratório de Paleohidrogeologia do Instituto Geológico da UNICAMP, durante a confecção de algumas fotos. Esse trabalho foi conduzido com auxílio financeiro do CNPq (Processo-142210/2007-2- bolsa de doutorado).

Referências bibliográficas

- BRONGNIART, A. Notice sur le *Psaronius brasiliensis*. **Bulletin de la Société Botanique de France**, v. 19, p. 3-10. 1872.
- BARTHEL, M.R., WEISS, H. Xeromorpe Baumfarne im Rotliegend Sachsens. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 20, p. 45–56. 1997.
- CAPRETZ, R.L. **Paleoecologia e Tafonomia da Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional (Bacia do Parnaíba, Permiano)**. Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Tese de Doutorado, 172 p. 2010.
- COTTA, B. **Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau**. Leipzig und Dresden (Arnoldische Buchhandlung) 89p. 1832.
- CRONK, Q. C. B. **The molecular organography of plants**. Oxford University Press, New York. 258p. 2009.
- CÚNEO, R., ARCHANGELSKY, S. Sobre la presencia de helechos arborescentes em La Formacion Rio Genoa, Provincia de Chubut, Argentina. In: SIMPOSIO ARGENTINO DE PALEOBOTANICA Y PALINOLOGIA, 7., 1987, Buenos Aires. **Actas...**, Argentina, p. 51-54. 1987.
- DERBY, O. A. Observations on the stem structure of *Psaronius brasiliensis*. **American Journal of Science**, v. 36, p. 489-497. 1913.
- DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R. R., RÖßLER, R. Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional. – O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, editado by Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A, Souza, C.R.G., Fernandes, A.C. S. Edç. 2. vol. 2. P. 337-354. Brasília: CPRM/SIGEP. 2009.
- DIAS-BRITO, D., ROHN, R., CASTRO, J. C., DIAS, R. R., RÖßLER, R. Floresta Petrificada do Tocantins Setentrional. – O mais exuberante e importante registro florístico tropical-subtropical permiano no Hemisfério Sul. In: Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, editado by Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A, Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S. Edç. 1, vol. 1. p. 1-15. Brasília: www.unb.br/ig/sigep/sitio104/sitio104.pdf-2007.
- DIMICHELE, W. A., TABOR, N. J., CHANEY, D. S., NELSON, W. J. From wetlands to wet spots: Environmental tracking and the fate of Carboniferous elements in Early Permian tropical floras. **Geological Society of America**, Special Paper, v. 399, p. 223-248. 2006.
- DIMICHELE, W. A., PHILLIPS, T. L. The ecology of Paleozoic ferns. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 119, p. 143-159. 2002.
- DIMICHELE, W. A. & PHILLIPS, T. L. Paleobotanical and paleoecological constraints on models of peat formation in the Late Carboniferous of Euramerica. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology**, v. 106, p. 39-90. 1994.
- DIMICHELE, W.A., PHILLIPS, T.L. Monocyclic *Psaronius* from the Lower Pennsylvanian of the Illinois Basin. **Canadian Journal of Botany**, v. 55, p. 2514-2524. 1977.

D'ROZÁRIO, A., SUN, B., GALTIER, J., WANG, S.-J., GUO, W.-Y. Studies on the Late Permian permineralized tree fern *Psaronius housuoensis* sp. nov. from Yunnan Province, southwest China. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 163, p. 247-263. 2011.

EHRET, D. L., PHILLIPS, T. L. *Psaronius* root systems-morphology and development. **Paleontographica, Abt. B.**, v. 161, p. 147-164. 1977.

FARIA JR., L. E. C. **Estudo sedimentológico da Formação Pedra de Fogo- Permiano, Bacia do Maranhão.** Dissertação de Mestrado. 57 p. UFPA. 1979.

HE, X.-Y., WANG, S.-J., HILTON, J., TIAN, B.-L., ZHOU, Y.-L. Anatomically preserved marattialean plants from the Upper Permian of southwestern China: the trunk of *Psaronius panxianensis* sp. nov. **Plant Systematics and Evolution**, v. 272, p. 155-180. 2008.

HERBST, R. Helechos Pérmicos del Paraguay. In: CONGRESO ARG. PALEONT. Y BIOESTRATIGR., 1., 1975, Tucumán. **Actas...** Tucumán. 1975. p. 428-439. 1975.

HERBST, R. Paleontological and stratigraphic research in Paraguay. **National Geographic Society Research Reports, Projects**, 343-352. 1979.

HERBST, R. Nueva descripción de *Psaronius arrojadoi* (Pelourde) (Marattiales), Del Permico de Brasil. **Ameghiniana**, v. 21(2-4), p. 243-258. 1985.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. I. The family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solms-Laubach, from the Permian Brazil. In: CONGRESO ARGENTINO PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 4., 1986, Mendoza. **Actas...** Mendoza, v. 1, p. 163-171. 1986.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae.II. *Tuvichapteris solmsi* nov.gen. et. sp. from the Permian of Paraguay and Uruguay. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 4., 1987, Santa Cruz de la Sierra. **Anais...** Bolívia, v. 1, p. 267-282. 1987.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. III. *Tietea derbyi* n. sp., from the Permian of Brazil. **Cour. Forsch.- Inst. Senckenberg**, v. 147, p. 155-161. 1992.

HERBST, R. Studies on Psaroniaceae. IV. Two species of *Psaronius* from Araguaina, State of Tocantins, Brazil. **Facena**, v. 15, p. 9-17. 1999.

HMICH, D., SCHNEIDER, J. W., SABER, H., VOIGT, S., EL WARTITI, M. New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate. In: Lucas, S. G., Cassinis, G., Schneider, J. W. (eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 265, p. 297-324. 2006.

LIMA FILHO, F. P. **A sequência Permo-Pensilvaniana da Bacia do Parnaíba.** Tese de Doutorado. 1v. Instituto de Geociências. Universidade de São Paulo. 1998.

MATYSOVÁ, P., RÖßLER, R., GÖTZE, J., LEICHMANN, J., FORBES, G., TAYLO, E.L., SAKALA, J., GRYGAR, T. Alluvial and volcanic pathways to silicified plant stems (Upper Carboniferous-Triassic) and their taphonomic and palaeoenvironmental meaning. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 292, p. 127-143. 2010.

MICKLE, J. E. Taxonomy of specimens of the Pennsylvanian –age Marattialean fern *Psaronius*. **Illinois State Museum, Scientific Papers**, vol. 19. 64p. 1984.

- MORGAN, J. The morphology and anatomy of American species of *Psaronius*. **Illinois Biol. Monography**. v.27, p. 1-107. 1959.
- PELOURDE, F. Observations sur le *Psaronius brasiliensis*. **Annales des Sciences Naturelles Botanique**. 9.º Série, p. 337-352. 1912.
- PELOURDE, F. A propos des Psaroniées du Brésil. **Association Française pour L'avancement des Sciences**. 43, **Compte-Rendu de la 43 session Le Havre**. p. 442-445. 1914. Disponível em: <http://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k201218n/f441.image>
- PINTO, C. P., SAD, J. H. G. Revisão estratigráfica da Formação Pedra de Fogo, borda sudoeste da Bacia do Paranaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 34, Goiânia. **Anais...**, SBG. v. 1, p. 346-358. 1986.
- RICARDI-BRANCO, F., RÖSLER, O. Proposta de um Gondwana tropical no Neopaleozóico. **Acta Geologica Leopoldensia**, v. 17 (39/2), p. 747-753. 1994.
- ROSCHE, M., SCHNEIDER, J. W. Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context. In: Non-marine Permian Biostratigraphy and Biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 256, p. 95-136. 2006.
- RÖßLER, R. Two remarkable Permian petrified forests: correlation, comparison and significance. In: Lucas, S. G., Cassinis, G. & Schneider, J. W. (eds.). Non-marine Permian biostratigraphy and biochronology. **Geological Society**, London, Special Publications, v. 265, p. 39-63. 2006.
- RÖßLER, R. The late Paleozoic tree ferns *Psaronius*-an ecosystem unto itself. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v.108, p. 55-74. 2001a.
- RÖßLER, R. Studien zur Lebensweise und Fossilisation des Baufarnes *Psaronius* im Versteinerten Wald von Chemnitz (Unterperm, Deutschland). **Hallesches Jahrb. Geowiss.**, v. 23, p. 9-33. 2001b.
- RÖßLER, R., GALTIER, J. First *Grammatopteris* tree ferns from the Southern Hemisphere - new insights in the evolution of the Osmundaceae from the Permian of Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 121, p. 205-230. 2002a.
- RÖßLER, R., GALTIER, J. *Dernbachia brasiliensis* gen. nov. et sp. nov. - a new small tree fern from the Permian of NE Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 122, p. 239-263. 2002b.
- RÖßLER, R., NOLL, R. Der permische versteinerte Wald von Araguaina/Brasilien: Geologie, Taphonomie und Fossilführung. **Veröffentlichungen des Museum für Naturkunde Chemnitz**, v. 25, p. 5-44. 2002.
- ROTHWELL, G. W., BLICKLE, A. H. *Psaronius magnificus* n. comb., a marattialean fern from the Upper Pennsylvanian of North America. **Journal of Paleontology**, v. 56 (2), p. 459-468. 1982a.
- ROTHWELL, G. W., BLICKLE, A. H. *Psaronius magnificus* n. comb., a marattialean fern from the Upper Pennsylvanian of North America- Addendum. **Journal of Paleontology**, v. 56, p. 1494-1496. 1982b

- SCHNEIDER, J. W., KÖRNER, F., ROSCHER, M., KRONER, U. Permian climate development in the northern peri-Tethys area- The Lodève basin, French Massif Central, copared in a European and global contex. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 240, p. 161-183. 2006.
- SMOOT, E. L. Phloem structure in the Carboniferous fern *Psaronius* (Marattiales). **American Journal of Botany**, v. 71(8), p. 1104-1113. 1984.
- SOLMS-LAUBACH, H. G. Z. *Tietea singularis*, ein neuer Fossiler Pteridinen-Stamm aus Brasilien.-**Zeitschr. Botanik**, v. 5(9), p. 673-700. 1913.
- STENZEL, G. Die Psaronien, Beobachtungen und Betrachtungen. **Beitrage zur Palaeontologie und Geologie Osterreich Ungars und des Orients**, v. 19, p. 85-123. 1906.
- TAVARES, T. M. V., ROHN, R., MERLOTTI, S. Caules permineralizados de *Tietea* e *Psaronius* na Bacia do Paraná (Formação Corumbataí, Permiano). **Pesquisa em Geociências**, no prelo.
- TAVARES, T. M. V., ROHN, R. First record of petrified Permian pecopterids from the Paraná Basin, Brazil (Corumbataí Formation, Passa Dois Group, northeastern State of São Paulo): Morphology, anatomy and paleoecological implications. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 27, p. 60-73. 2009.
- ZHAO-QI, Y., LU-JUN, L., CHENG-DONG, L. Psaronii of *Gigantopteris*-flora from Jiangsu, China. **Acta Palaentologica Sinica**, v. 33 (5), p. 604-619. 1994.

13- Conclusões

O presente trabalho é uma contribuição à identificação taxonômica de caules, raques e órgãos foliares de samambaias preservados tridimensionalmente (permineralizados por sílica) e encontrados nos sedimentos permianos na Bacia do Parnaíba, Formação Motuca, norte de Tocantins. Foram examinadas centenas de amostras coletadas ou disponíveis na UNESP - Rio Claro e também foram realizadas observações de amostras depositadas no Museu de História Natural de Chemnitz (Alemanha). Quase todos os fósseis foram seccionados e polidos para o estudo morfo-anatômico.

As folhas férteis foram determinadas como gênero e espécie novos: *Fernia costata*; as estéreis foram identificadas apenas ao nível genérico, como *Pecopteris* sp. 1 e *Pecopteris* sp. 2.

São propostos gênero e espécie novos para algumas das raques fragmentadas: *Tocantinorachis buritiranaensis* n. sp., admitindo-se estrita semelhança morfológica e anatômica aos caules de *Tietea singularis*.

Na classificação caulinar, entre as amostras coletadas, foram selecionados exemplares significativos de *Psaronius arrojadoi* Pelourde, 1912 e *Tietea singularis* Solms-Laubach, 1913 para a complementação das suas diagnoses. Para *P. arrojadoi*, dispõem-se agora de uma porção basal e mediana de caules, o que ampliou os conhecimentos sobre o seu desenvolvimento ontogenético.

Quanto a *Tietea singularis*, um caule coletado com 4,5 m de comprimento exhibe transição geométrica da seção transversal, de circular a quadrada, todavia sem modificações na composição dos feixes caulinares e foliares. *Tietea singularis* não só é a espécie de caule mais comum, como também é o táxon mais abundante da Bacia do Parnaíba, com registro igualmente na Bacia do Paraná, porém não no Hemisfério Norte.

Prováveis novos exemplares de *Psaronius sinuosus* Herbst, 1999 foram encontrados, contudo lateralmente muito comprimidos, sem demonstrar características complementares às anteriormente conhecidas.

A espécie *Tietea derbyi* Herbst, 1992 não parece ser válida, pois foi erigida com base num caule mal preservado e achatado, o que traduz dúvidas inclusive na sua determinação genérica. Por outro lado, os meristelos de *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987 do Uruguai e Paraguai apresentam características que futuramente devem ensejar a recombinação da espécie em *Tietea*.

A priori, não foram encontrados novos exemplares de *Psaronius brasiliensis* Brongniart, 1872. São discutidas as afinidades estruturais entre as espécies *Psaronius brasiliensis* e *Tietea singularis*, apontando-se a possibilidade de que a primeira espécie corresponda a uma parte mais basal de um caule da segunda espécie. Contudo, faltam porções basais dos longos caules de *Tietea singularis* para averiguar esta possibilidade.

Na área de estudo, folhas de *Fernia* predominam em determinados afloramentos, deixando *Pecopteris* como elemento subordinado. Até o momento, *Fernia costata* é a única espécie de pinas e pínulas permineralizadas férteis, não só da Bacia do Parnaíba, como também de todo o Gondwana Ocidental. Por outro lado, no tocante aos caules de samambaias, o registro fossilífero é um pouco mais diversificado: Ordem Marattiales- *Psaronius arrojadoi*, *P. sinuosus*, *Tietea singularis* e provável *Psaronius brasiliensis*, e Ordem Filicales- *Grammatopteris freitasi* e *Dernbachia brasiliensis*. Esta diferença certamente tem razões tafonômicas, pois as folhas parecem ter sido preservadas somente quando estavam protegidas por caules que tombaram sobre elas. *Fernia* certamente é uma Marattiales, mas ainda não foi possível determinar a qual espécie de caule esteve vinculada.

Devido ao estado de preservação das folhas, a descrição citológica manteve-se restrita a umas poucas células do mesófilo e a algumas camadas de esclerênquima que contornam os traqueídes da veia mediana.

Em compensação, a morfologia tridimensional preservada das pinas e pínulas contribuiu nas discussões de âmbito paleoclimático regional e paleoecológico local dos vegetais. Os aspectos xeromórficos identificados nas folhas sugerem que os vegetais eram influenciados por condições relativamente secas e corroboram, em parte, as evidências sedimentares na Bacia do Parnaíba e as tendências paleoclimáticas globais. Por outro lado, a expressiva abundância de samambaias preservadas, seus portes significativos, as prováveis grandes frondes indicadas pelas raques, além dos próprios processos de sepultamento e de fossilização, indicam relativa disponibilidade de água, pelo menos em alguns períodos. Os vegetais provavelmente constituíam matas-galeria em amplas planícies fluviais, em condições sazonalmente úmidas, às vezes, com intensas tempestades.

Em termos paleofitogeográficos, as folhas e os caules de Marattiales estudados não comprovam relação especialmente próxima aos fósseis equivalentes da Flora Euramericana, tendo em comum os gêneros *Psaronius* e *Pecopteris*, nem constituem fósseis-guias para a interpretação de idades. Nesse sentido, parece haver maior

afinidade aos representantes da Bacia do Paraná no âmbito específico (*Tietea singularis* e *Psaronius arrojadoi*), e até o presente, táxons exclusivos da Bacia do Paranaíba (*Psaronius sinuosus*, *Psaronius brasiliensis*, *Fernia costata* e *Tocantinorachis buritiranaensis*).

Ainda que a enorme proporção de *Tietea singularis* nas assembleias de macrovegetais possa refletir algum controle tafonômico (por exemplo, a preservação preferencial dos vegetais higrófilos), sugere-se que a comunidade vegetal se encontrava em desequilíbrio, refletindo as condições estressantes promovidas pelo clima. *Tietea singularis* provavelmente foi um elemento extremamente oportunista, tal como *Psaronius* na Flora Euramericana, o qual teria resistido ao processo de aridização em áreas com microclimas mais úmidos. O caráter oportunista destas Marattiales explicaria o seu sucesso na dispersão das baixas para mais altas latitudes no Gondwana Ocidental, como para a Bacia do Paraná.