Plantas devonianas do Brasil e seu significado bioestratigráfico Devonian land plants of Brazil and its biostratigraphical significance

Willian Mikio Kurita Matsumura¹, Roberto Iannuzzi¹

¹Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil

Resumo: O registro paleobotânico do Devoniano brasileiro tem sido recentemente resgatado da literatura e reinvestigado por meio de novos depósitos fitofossilíferos, principalmente nas bacias do Paraná e do Parnaíba. Estas ocorrências têm possibilitado estudos de caráter taxonômico, tafonômico e fitoestratigráfico. O presente estudo objetiva caracterizar a flora devoniana brasileira a partir de algumas descrições de plantas fósseis provenientes das três bacias sedimentares brasileiras (Amazonas, Paraná e Parnaíba) e ilustrar o posicionamento estratigráfico e o significado bioestratigráfico das ocorrências fitofossilíferas. As unidades litoestratigráficas contendo plantas fósseis foram compiladas e correlacionadas. No total, foram levantados 19 gêneros de plantas fósseis, distribuídas ao longo do intervalo Lochkoviano-Famenniano. A partir da amplitude dos gêneros levantados, foram identificados três intervalos estratigráficos e dois estágios florísticos distintos, denominados *Cooksonia-Hostinella* e *Haplostigma-Spongiophyton*, para o intervalo analisado.

Palavras-chave: Paleobotânica. Fitoestratigrafia. Devoniano. Bacia do Amazonas. Bacia do Paraná. Bacia do Parnaíba.

Abstract: Devonian paleobotanical record in Brazil has been recently rescued from the literature and investigated through new findings, mainly in Paraná and Parnaíba basins. These new findings have been enabled taxonomic, taphonomic and phytostratigraphic studies. This study aims to characterize the Brazilian Devonian flora, from some descriptions of fossil plants from the three sedimentary basins (Amazonas, Paraná and Parnaíba basins), to illustrate the stratigraphic position and its biostratigraphical significance. All lithostratigraphical units containing fossil plants were compiled and correlated. In total, we raised 19 genera of fossil plants distributed throughout the Lochkovian-Famennian interval. From the range of genera were identified three stratigraphic intervals and two distinct floral stages, named *Cooksonia-Hostinella* and *Haplostigma-Spongiophyton*.

Keywords: Paleobotany. Phytostratigraphy. Devonian. Amazonas Basin. Paraná Basin. Parnaíba Basin.

MATSUMURA, W. M. K. & R. IANNUZZI, 2015. Plantas devonianas do Brasil e seu significado bioestratigráfico. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi. Ciências Naturais** 10(1): 19-36.

Autor para correspondência: Willian Mikio Kurita Matsumura. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Av. Bento Gonçalves, 9500. Porto Alegre, RS, Brasil. CEP 91509-900 (williammatsumura@gmail.com).

Recebido em 04/12/2014

Aprovado em 13/05/2015

Responsabilidade editorial: Hilton Tulio Costi

INTRODUÇÃO

O registro paleobotânico do Devoniano da América do Sul vem sendo estudado desde o início do século XX por meio de fósseis bem preservados, provenientes da Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, Colômbia, Ilhas Malvinas, Uruguai e Venezuela (para histórico, ver Matsumura *et al.*, 2013a). A busca por novos achados paleobotânicos, sobretudo nos intervalos Meso e Neodevonianos, despertou o interesse sobre a dinâmica e a evolução das plantas vasculares e sobre o processo de conquista, ocupação e modificação dos ambientes terrestres (Tiffney, 1985; Gensel & Edwards, 2001; Willis & McElwain, 2002), auxiliando, desta forma, na correlação dos depósitos sul-americanos no Gondwana, no reconhecimento da diferenciação florística (Wnuk, 1996) e na reconstituição dos paleoambientes existentes na época (Kennedy *et al.*, 2012).

No caso específico do Brasil, fósseis bem preservados de plantas devonianas são reconhecidos nas bacias sedimentares do Paraná, do Parnaíba e do Amazonas (Figura 1). Na porção leste da Bacia do Paraná (Sub-bacia de Apucarana), estes materiais têm sido alvo de estudos taxonômicos (Kräusel, 1954; Gerrienne *et al.*, 2001; Machado *et al.*, 2007; Milagres *et al.*, 2007; Matsumura & Iannuzzi, 2013; Matsumura *et al.*, 2014a, 2014b), tafonômicos (Matsumura *et al.*, 2013b) e fitoestratigráficos (Matsumura *et al.*, 2014c). Nas demais bacias, as plantas devonianas foram descritas somente até a década de 1970, por meio dos trabalhos de Kräusel (1954), Kräusel & Dolianiti (1957), Sommer (1962) e Niklas *et al.* (1976). Desde então, novas ocorrências são apenas citadas na literatura. Nota-se, desta forma, a carência de estudos paleobotânicos no Devoniano do Brasil.

Nesse sentido, o presente trabalho objetiva integrar os dados paleobotânicos do Devoniano brasileiro, descrever alguns dos fósseis vegetais disponíveis nas coleções paleontológicas e caracterizar a flora devoniana no Brasil, discutindo a importância e o significado bioestratigráficos deste registro.

MATERIAL E MÉTODOS

Os materiais paleobotânicos aqui ilustrados (Figura 2) são provenientes das bacias do Amazonas, do Paraná e do Parnaíba, diversas localidades devonianas brasileiras, e estão depositados nas seguintes coleções: (i) Coleção de Paleobotânica do Laboratório de Estratigrafia e Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG), catalogados sob a sigla DEGEO/MP; (ii) Coleção de Fósseis Paleozoicos do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Estado do Rio de Janeiro (UNIRIO), catalogados sob a sigla UNIRIO-P; (iii) Coleção de Paleobotânica do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ), catalogados sob a sigla MN-Pb; (iv) Coleção de Paleobotânica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, do Instituto de Geociências, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), catalogados sob a sigla MP-Pb.

O material paleontológico encontra-se preservado sob forma de impressões e compressões fósseis, por vezes com cutícula preservada (Schopf, 1975). Alguns espécimes são compostos por partes e contrapartes. O estudo do material seguiu a metodologia padrão utilizada em Paleobotânica, como segue: técnica *Dégagement* (Leclercq, 1960), com auxílio de agulhas de aço, observação em microscópio estereoscópio, medições biométricas com paquímetro e régua. Alguns espécimes preservados na forma de compressão com cutícula foram totalmente desagregados da matriz utilizando-se ácido fluorídrico concentrado (40%) por 24 h. As cutículas foram preparadas em lâmina e laminula e fotografadas no microscópio óptico Leica DM 500, acoplado à câmera digital Leica MC170 HD. Os demais espécimes foram fotografados com câmera digital Canon e lente macro; as ilustrações foram elaboradas com o software Corel Draw X6.

A descrição do material paleobotânico, aqui ilustrado na Figura 2, seguirá a classificação proposta por Kenrick & Crane (1997), também adotada por Willis & McElwain (2002) e Iannuzzi & Cardoso (2011), uma vez que aplica

Figura 1. A) Mapa de localização das bacias sedimentares no Brasil, ilustrando algumas das principais ocorrências de plantas devonianas nas bacias do (B) Paraná, (C) Parnaíba e (D) Amazonas. Legenda: 1. Formação Furnas (Gerrienne *et al.*, 2001); 2. Formação São Domingos (Matsumura *et al.*, 2013a); 3. Grupo Chapada 2 (S. M. Scheffler, comunicação pessoal, 2014; F. A. Carbonaro & R. P. Ghilardi, comunicação pessoal, 2014); 4. Grupo Chapada 4 (F. A. Carbonaro & R. P. Ghilardi, comunicação pessoal, 2014); 5. Grupo Chapada 1 (Schubert & Borghi, 1991); 6. Formação Pimenteiras (Kräusel & Dolaniti, 1957); 7. Formação Longá (Leite *et al.*, 1975); 8. Formação Cuniri (Sommer, 1962; Niklas *et al.*, 1976).

técnicas de sistemática filogenética (= análise cladística), baseadas tanto na morfologia dos táxons atuais como na dos fósseis de plantas esporófitas.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

DESCRIÇÃO DO MATERIAL PALEOBOTÂNICO

Superdivisão Polysporangiomorpha Kenrick & Crane, 1997

Divisão Tracheophyta Sinnott, 1935

Gênero *Cooksonia* Lang, 1937

Cooksonia paranensis Gerrienne, Bergamaschi, Pereira, Rodrigues & Steemans, 2001
(Figura 2A)

Material analisado: MN 2154-Pb.

Procedência: Jaguariaíva, Paraná (Bacia do Paraná).

Idade: Eodevoniano (Lochkoviano).

Unidade litoestratigráfica: Formação Furnas.

Descrição: o espécime é composto por um eixo apresentando 50 mm de comprimento e 1 mm de largura, sem ornamentações laterais e preservado como impressão carbonificada. Apresenta uma ramificação isotômica (~20 mm), cada eixo terminal contém um esporângio terminal em formato de taça (*bowl-shaped*), com 3 mm de altura e 2 mm de diâmetro. Os esporângios apresentam contato contínuo com o eixo, encontrando-se quase que completamente imersos dentro dos eixos.

Discussão: de acordo com as características morfológicas apresentadas anteriormente, o espécime descrito assemelha-se à espécie *Cooksonia paranensis* proposta por Gerrienne *et al.* (2001) para material proveniente de Jaguariaíva, Paraná. Este táxon é caracterizado por apresentar eixos eretos, nus e ramificados de forma isotômica, em geral com até três níveis de ramificação. Os eixos terminais contêm esporângios em forma de taça. A transição entre o eixo e o esporângio é gradual. Desta forma, considera-se que o esporângio se

inicia no ponto em que as laterais do eixo terminal deixam de ser paralelas entre si, afastando-se progressivamente e continuamente até a porção mais apical, dando origem, assim, a um esporângio em forma de taça.

Na Bacia do Paraná, restos vegetais atribuídos ao gênero *Cooksonia* foram ainda reconhecidos em depósitos do topo da Formação Furnas, aflorantes nos municípios de Carambeí (Machado *et al.*, 2007) e Ponta Grossa (Milagres *et al.*, 2007), ambos no Paraná, associados a outras plantas terrestres primitivas. Na América do Sul, associações similares de plantas cronocorrelatas foram registradas na Argentina (formações Villavicencio e Talacasto, Edwards *et al.*, 2001, 2009), na Bolívia (Formação Santa Rosa, Di Pasquo & Noetinger, 2008) e no Uruguai (Formação Cerrezuelo, Sprechmann *et al.*, 1993). Considerado cosmopolita, o gênero *Cooksonia* é registrado nos depósitos silurianos da Euroamérica, Ásia (Wnuk, 1996; Gerrienne *et al.*, 2001) e Bolívia (Morel *et al.*, 1995). O registro deste táxon no Devoniano Inferior da região sul da América do Sul, além de sugerir uma dispersão a partir da Bolívia (Milagres *et al.*, 2007), também reflete que os ambientes terrestres próximos ao polo Sul foram livres de gelo naquela época, de forma que as plantas puderam se propagar pelo continente, conforme discutido por Gerrienne *et al.* (2001) e Milagres *et al.* (2007).

Subdivisão Lycophytina Kenrick & Crane, 1997

Classe Lycopsidea Scott, 1909

Incertae sedis

Gênero *Haplostigma* Seward, 1932

Haplostigma cf. *H. furquei* Frenguelli, 1952

(Figura 2B)

Material analisado: DEGEO/MP-7457.

Procedência: Afloramento Itátytyba, Tibagi, Paraná (Bacia do Paraná).

Idade: Devoniano Médio (Givetiano).

Unidade litoestratigráfica: Formação São Domingos.

Descrição: o espécime é composto por um eixo caulinar de 85 mm de comprimento e 40 mm de largura. Apresenta, na superfície do caule, almofadas foliares alinhadas verticalmente, de contorno arredondado a ovalado longitudinalmente (2 x 3 mm) e dispostas em filotaxia helicoidal de baixo ângulo, em um padrão lepidosigilarioide. Quando preservada, em vista lateral, a base foliar apresenta formato tipo espinho (*spine-like*) projetado para cima e suportando, ao que parece, um micrófilo estreito e delgado. Esporângios não são conhecidos.

Discussão: de acordo com as características morfológicas observadas, particularmente em relação ao caule, este espécime corresponde à espécie *Haplostigma* cf. *furquei* Frenguelli, 1952. Compreende caules lisos de porte herbáceo, provavelmente bifurcados, portadores de almofadas foliares ovais a arredondadas em disposição helicoidal, com apêndices espinhosos rígidos (Seward, 1932, p. 365). Atualmente, o gênero *Haplostigma* inclui cinco espécies: *H. irregularis*, *H. furquei* Frenguelli, 1952, *H. lineare* (Walkom) McLoughlin & Long, 1994, *H. baldisi* Gutiérrez & Archangelsky, 1997 e *H. kowiensis* Anderson & Anderson, 1985.

O gênero *Haplostigma* foi amplamente distribuído durante o Meso-Neodevoniano do Gondwana, sendo registrado na África do Sul (Anderson & Anderson, 1985), América do Sul (Gutiérrez, 1996; Di Pasquo *et al.*, 2009; Moisan *et al.*, 2011; Matsumura *et al.*, 2013a), Antártica (Grindley *et al.*, 1980) e Austrália (McLoughlin & Long, 1994).

Descrição: o espécime é composto por um eixo caulinar com 14 mm de comprimento e 9 mm de largura, preservado como molde interno de uma compressão. A superfície do caule apresenta apêndices abscisados, de contorno lenticular (1 x 0,5 mm). Estão distribuídos de forma irregular, por vezes apresentando um ligeiro padrão helicoidal por toda a circunferência do caule. Estruturas reprodutivas ou terminações do caule não são conhecidas.

Discussão: de acordo com as características morfológicas observadas, particularmente em relação ao caule, este espécime corresponde ao gênero *Palaeostigma* Kräusel & Dolianiti, 1957. O gênero foi criado para designar restos vegetais ocorrentes nas camadas Picos, da Formação Pimenteira, na Bacia do Parnaíba, incluindo ainda alguns espécimes atribuídos por Seward (1932) à *Haplostigma irregularis* (Seward, 1932, lâmina XXIII, figuras 1, 3, 4; lâmina XXIV, figuras 8, 9, 12; figura texto 1), provenientes dos grupos Bokkeveld e Witteberg, na África do Sul. Atualmente, o gênero inclui três espécies: *P. sewardii* Kräusel & Dolianiti, 1957, *P. gracilis* Anderson & Anderson, 1985 e *P. robusta* Anderson & Anderson, 1985.

O gênero *Palaeostigma* está, até o momento, aparentemente restrito aos intervalos Eomesodevoniano, no Brasil (Kräusel & Dolianiti, 1957; Matsumura *et al.*, 2013a), e Mesoneodevoniano, na África do Sul (Anderson & Anderson, 1985), tendo se distribuído ao longo do Gondwana nas regiões situadas entre 50° a 80° de paleolatitudes sul, onde o clima era presumivelmente do tipo temperado frio.

Incertae sedis

Gênero *Palaeostigma* Kräusel & Dolianiti, 1957
Palaeostigma cf. *P. sewardii* Kräusel & Dolianiti, 1957
 (Figura 2C)

Material analisado: DEGEO/MP-3536.

Procedência: Afloramento Sítio Wolff, Tibagi, Paraná (Bacia do Paraná).

Idade: Devoniano Médio (Givetiano).

Unidade litoestratigráfica: Formação São Domingos.

Incertae sedis

Família Spongiophytaceae Kräusel & Venkatachala, 1966
 Gênero *Spongiophyton* Kräusel, 1954
 (Figura 2D e 2E)

Materiais analisados: DEGEO/MP-4772 e 7947.

Procedência: Afloramento Itátyba, Tibagi, Paraná (Bacia do Paraná).

Idade: Devoniano Médio (Givetiano).

Unidade litoestratigráfica: Formação São Domingos.

Descrição: os espécimes são representados por fragmentos terminais do talo, preservados na forma de compressões fósseis com cutícula, que apresentam comprimento e largura de até 5 mm. Ambos os espécimes apresentam ramificação dicotômica isotômica. A superfície do talo possui diferenciação dorsiventral, sendo distinguido por duas superfícies, isto é, a superfície 'poral' ou dorsal e a superfície 'aporal' ou ventral. A primeira, de cutícula mais espessa, é recoberta por poros circulares a ovais de tamanho micrométrico, sem organização aparente; enquanto a segunda apresenta cutícula mais fina, desprovida de poros, observando-se, por vezes, estrias longitudinais. As porções distais dos talos terminam em ápices arredondados, podendo também se ramificar dicotomicamente em mais de um plano. Estruturas reprodutivas são desconhecidas.

Discussão: de acordo com as características morfológicas observadas, os espécimes descritos são enquadrados no gênero *Spongiophyton*. Este táxon corresponde a plantas avasculares, representadas por cutículas de talos achatados dorsoventralmente, recobertas com poros distribuídos irregularmente na superfície dorsal. Abrange as espécies *S. nanum*, *S. minutissimum* e *S. articulatum*, todas erigidas por Kräusel (1954).

O gênero *Spongiophyton* tem sido relatado em diversas localidades Eomesodevonianas na América do Sul (Kräusel, 1954; Boureau & Pons, 1973; Guerra-Sommer, 1993; Bosetti *et al.*, 2011; Ponciano *et al.*, 2012; Matsumura *et al.*, 2013a), na América do Norte (Gensel *et al.*, 1991), Europa (Zdebska, 1978) e África (Chaloner *et al.*, 1974; Gerrienne *et al.*, 1999). É importante destacar que, na Laurússia, o gênero *Spongiophyton* tem seu registro mais antigo no Devoniano Inferior (Emsiano), habitando regiões de clima presumivelmente tropical, situadas entre 10° a 20° de paleolatidade sul. A partir do Mesodevoniano (Eifeliano/Givetiano), o gênero se estabeleceu nas regiões mais ao sul do Gondwana Ocidental, em zona climática temperada quente a frio, ocupando regiões posicionadas

entre 50° e 80° de paleolatidade sul, onde se tornou um elemento comum da flora.

Tracheophyta indet. A

(Figura 2F)

Material analisado: UNIRIO 0014P.

Procedência: Picos, Piauí (Bacia do Parnaíba).

Idade: Devoniano Médio (Eifeliano).

Unidade litoestratigráfica: Formação Pimenteira.

Descrição: o espécime é composto por um eixo caulinar liso, com 1 mm de largura, e contém uma ramificação dicotômica isotômica (~2 mm) divergente. O eixo lateral direito apresenta aparentemente mais uma ramificação dicotômica isotômica incompleta.

Discussão: devido ao estado fragmentário do material, não é possível atribuí-lo a algum táxon em específico, mas, por ora, apenas ao grupo das traqueófitas.

Euphyllphytina indet. A

Material analisado: UNIRIO 0012 P.

Procedência: Picos, Piauí (Bacia do Parnaíba).

Idade: Devoniano Médio (Eifeliano).

Unidade litoestratigráfica: Formação Pimenteira.

Descrição: o espécime preservado como compressão carbonificada é representado por dois esporângios terminais formando um par. Aparentemente, os esporângios eram conectados ao eixo caulinar por meio de um único apêndice, a partir do qual se ramificaria para formar a estrutura pareada. Cada esporângio apresenta formato fusiforme, com 7 mm de comprimento e 2 mm de largura.

Discussão: com base na descrição anterior, é possível atribuir o espécime ao grupo das Euphyllphytina, estando provavelmente relacionado ao gênero *Psilophyton*, que inclui esporângios terminais reunidos aos pares em cachos. Optou-se em manter o material como indeterminado, pois somente a descrição morfológica de esporângios isolados não permite uma identificação

taxonômica confiável (Fanning *et al.*, 1992; Di Pasquo & Noetinger, 2008).

Euphyllrophytina indet. B

Material analisado: UNIRIO 049-P.

Procedência: Picos, Piauí (Bacia do Parnaíba).

Idade: Devoniano Médio (Eifeliano).

Unidade litoestratigráfica: Formação Pimenteira.

Descrição: o espécime é representado por um fragmento de caule pseudomonopodial, com 11 mm de comprimento, que apresenta duas ramificações laterais (~3 e ~8 mm de comprimento). O espécime está preservado como permineralização, sendo possível sua visualização em três dimensões. A superfície do caule é recoberta por pequenas (~1 mm) excrescências ou protuberâncias espiniformes (*spine-like*).

Discussão: com base na descrição anterior, é possível atribuir o espécime ao grupo das Euphyllrophytina, sendo provavelmente relacionado ao gênero *Psilophyton*, que inclui eixo caulinar coberto com pequenas emergências ou protuberâncias e ramificações isotômicas em três dimensões. Optou-se, no entanto, em manter o material como indeterminado, pois somente a morfologia dos eixos caulinares não é um caráter suficientemente confiável para uma identificação taxonômica segura (Di Pasquo & Noetinger, 2008).

Incertae sedis

Gênero *Protosalvinia* Dawson, 1884

Espécie *Protosalvinia braziliensis* Dawson, 1884

(Figura 2I)

Material analisado: MP-Pb 5131.

Procedência: Bacia do Amazonas.

Idade: Devoniano Superior (Famenniano).

Unidade litoestratigráfica: Formação Curiri.

Descrição: o espécime é representado por um talo oval, com 5 mm de comprimento e 4 mm de largura,

preservado na forma de compressão carbonificada. Sobre a superfície do talo, há 13 poros de formatos circulares a ovais e dimensões milimétricas variáveis (< 1 mm), organizados em três fileiras curvilíneas.

Discussão: com base na descrição anterior, é possível enquadrar o espécime na espécie *Protosalvinia braziliensis* Dawson, 1884. Atualmente, o gênero *Protosalvinia* inclui cinco espécies: *P. braziliensis* Dawson, 1884, *P. bilobata* Dawson, 1884, *P. ravenna* (White & Stadnichenko, 1923) Arnold, 1954, *P. furcata* (Dawson, 1888) Arnold, 1954 e *P. arnoldii* Bharadwaj & Venkachala, 1960. Embora o gênero *Protosalvinia* tenha sido reconhecido em várias outras bacias do leste dos Estados Unidos, as afinidades biológicas deste enigmático organismo devoniano permanecem incógnitas (Niklas & Phillips, 1976; Niklas *et al.*, 1976; Gray & Boucot, 1979; Romankiw *et al.*, 1988).

Este gênero tem sido interpretado como alga, fungo, briófito ou alguma forma de organismo semiaquático (Taylor *et al.*, 2009). As espécies podem assumir uma variedade de formas e tamanhos, incluindo desde organismos arredondados a formas do tipo clava (*clavate*). Pelo menos três táxons, isto é *P. arnoldii*, *P. ravenna* e *P. furcata*, podem representar diferentes estágios ontogenéticos de uma única espécie biológica, *P. braziliensis* (Romankiw *et al.*, 1988).

O gênero *Protosalvinia* tem sido utilizado como um importante fóssil-guia (Zona de *Protosalvinia/Spirophyton* de Niklas *et al.*, 1976), pois está estratigraficamente restrito a sequências do Devoniano Superior (Famenniano) da Bacia do Amazonas, no norte do Brasil (Grahns, 1992; Loboziak *et al.*, 1997; Melo & Loboziak, 2003), e nas bacias de Michigan, Illinois e Apalachiana, no leste dos Estados Unidos (Matthews, 1983). Mais recentemente, Over *et al.* (2009) identificaram a ocorrência de *Protosalvinia* em associação com conodontes da Biozona *Trachytera*, do Famenniano Médio-Superior, nas bacias Apalachiana e Illinois. Rooney *et al.* (2013) consideraram a espécie *Retusotriletes loboziakii* como miósporo disperso de *Protosalvinia* spp., posicionando esta ocorrência na Palinozona de Miósporo *Diducites versabilis-Grandispora cornuta* (VCo), de Streel *et al.* (1987), do Famenniano no oeste europeu.

Figura 2. Plantas fósseis devonianas do Brasil: A) MN 2154-Pb, *Cooksonia paranensis*, escala = 5 mm; B) DEGEO/MP-7457, *Haplostigma* cf. *H. furquei*, escala = 10 mm; C) DEGEO/MP-3536, *Palaeostigma* cf. *P. sewardii*, escala = 5 mm; D) DEGEO/MP-4772, *Spongiophyton* sp., escala = 1 mm; E) DEGEO/MP-7947, *Spongiophyton* sp., escala = 1 mm; F) UNIRIO 0012 P, Euphyllphytina indet. A, escala = 5 mm; G) UNIRIO 0014P, Tracheophyta indet. A, escala = 5 mm; H) UNIRIO 049-P, Euphyllphytina indet. B, escala = 5 mm; I) MP-Pb 5131, *Protosalvinia brazilensis*, escala = 1 mm.

O REGISTRO PALEOBOTÂNICO DO DEVONIANO BRASILEIRO

A seguir, será apresentado um histórico das publicações em que foram citadas ou descritas as ocorrências de plantas devonianas no Brasil. A revisão bibliográfica indicou a ocorrência de 19 gêneros de plantas fósseis presentes

nos depósitos do intervalo Devoniano Inferior/Superior, distribuídos entre as bacias do Amazonas (Loboziak *et al.*, 1997), do Paraná (Grahn *et al.*, 2010, 2013) e do Parnaíba (Vaz *et al.*, 2007). Os dados paleobotânicos foram sintetizados na Tabela 1, enquanto a Figura 3 ilustra o posicionamento dos níveis fitofossilíferos nas unidades litoestratigráficas devonianas.

Tabela 1. Táxons de plantas fósseis identificados nas unidades litoestratigráficas do Devoniano do Brasil.

Bacias sedimentares		Unidades litoestratigráficas	Idades	Plantas fósseis	Autores
Amazonas		Formação Curiri	Famenniano	<i>Protosalvinia</i> sp.	Sommer (1962); Niklas <i>et al.</i> (1976)
Parnaíba		Formação Longá	Neofamenniano	Restos vegetais	Leite <i>et al.</i> (1975); Lima & Leite (1978)
		Formação Pimenteira	Neoeifeliano – Eofamenniano	<i>Protosalvinia</i> sp.; <i>Protolepidodendron kegei</i> ; <i>Archaeosigillaria picoensis</i> ; <i>Palaeostigma sewardi</i> ; <i>Spongiophyton</i> sp.; restos vegetais	Kräusel & Dolianiti (1957); Andrade Ramos (1967); Andrade Ramos & Barbosa (1967); Leite <i>et al.</i> (1975); Lima & Leite (1978); Melo (1988); Grahn (1992); Machado & Vasconcellos (2009); Ponciano <i>et al.</i> (2012)
		Formação Itaim	Neoemiano – Eoeifeliano	Restos de psilófitas	Kegel (1953); Melo (1988)
Paraná	Sub-bacia de Alto Garças	Grupo Chapada Unidade 4	Givetiano	<i>Haplostigma</i> sp.; restos vegetais	Carbonaro & Ghilardi (comunicação pessoal)
		Grupo Chapada Unidade 2	Neoemiano	Restos vegetais	Scheffler (comunicação pessoal)
		Grupo Chapada Unidade 1	Lochkoviano	Restos de psilófitas; restos de riniófitas	Quadros & Melo (1986); Schubert & Borghi (1991); Rodrigues <i>et al.</i> (1995)
	Sub-bacia de Apucarana	Formação São Domingos	Eifeliano – Givetiano	<i>Haplostigma</i> sp.; <i>Palaeostigma</i> sp.; <i>Spongiophyton</i> sp.; restos vegetais	Kräusel (1954); Matsumura <i>et al.</i> (2013a)
		Formação Ponta Grossa	Neopraguiano – Eoemiano	<i>Euzebiola clarkei</i> ; <i>Octaviona petrii</i>	Sommer (1954).
		Formação Furnas	Lochkoviano	<i>Cooksonia</i> sp.; <i>Aberlemnia</i> sp.; <i>Pertonella</i> sp.; <i>Psilophytites</i> sp.; <i>Hostinella</i> sp.; <i>Sporogonites</i> sp.; <i>Tarrantia</i> sp.; <i>Horneophyton</i> sp.; <i>Edwardsnella campanulata</i> ; <i>Salopella brasiliana</i> ; <i>Sphaerullophyton originalis</i> ; restos de psilófitas	Bigarella <i>et al.</i> (1966); Rodrigues <i>et al.</i> (1989); Mussa & Borghi (1993); Gerienne <i>et al.</i> (2001, 2006); Mussa <i>et al.</i> (2002); Milagres <i>et al.</i> (2007); Machado <i>et al.</i> (2007); Grahn <i>et al.</i> (2010); Gonez & Gerienne (2010)

Geocronologia			BRASIL			
			Bacias	Amazonas	Parnaíba	Paraná
					Sub-bacia Alto Garças	Sub-bacia Apucarana
DEVONIANO	SUPERIOR	Famenniano	* Formações Curiri / Oriximiná	Formações Cabeças / Longá		
		Frasniano	Formações Curiri / Barreirinha	* Formações Cabeças / Pimenteira		
	MÉDIO	Givetiano			Grupo Chapada Unidade 4	
		Eifeliano	Formação Ererê	Formação Pimenteira	* Grupo Chapada Unidade 2	* Grupo Chapada Unidade 3
		Formação Maecuru (Lontra)	* Formação Itaim			
	INFERIOR	Emsiano				
		Praguiano	Formação Maecuru (Jatapu)		* Grupo Chapada Unidade 2	* Formação Ponta Grossa
		Lochkoviano	Formação Manacapuru	Formação Jaicós	* Grupo Chapada Unidade 1	* Formação Furnas (topo)

Figura 3. Representação das unidades litoestratigráficas do Devoniano do Brasil; os níveis fitofossilíferos estão marcados por asterisco (*). Baseado em: 1) Bacia do Amazonas (Sommer, 1962; Niklas *et al.*, 1976; Loboziak *et al.*, 1997; Melo & Loboziak, 2003); 2) Bacia do Parnaíba (Kräusel & Dolianiti, 1957; Vaz *et al.*, 2007; Ponciano *et al.*, 2012); 3) Bacia do Paraná, Sub-bacia de Alto Garças (Mendlowicz Mauller *et al.*, 2009); 4) Bacia do Paraná, Sub-bacia de Apucarana (Grahn *et al.*, 2010, 2013). Legenda: Ti = Membro Tibagi.

Bacia do Paraná

Na Bacia do Paraná (Sub-bacia de Apucarana), conforme a síntese publicada por Matsumura *et al.* (2013a), o primeiro registro de plantas devonianas no Brasil é atribuído a Clarke (1913), que apresentou o material denominado “*Problematum*”, proveniente do estado do Paraná, o qual foi posteriormente redescrito por Sommer (1954) como *Euzebiola clarkei*. Junto com *Octaviona petrii*, estes dois espécimes representam algas talófitas. Posteriormente, Oppenheim (1935) identificou os restos vegetais encontrados em Ponta Grossa, Paraná, como fragmentos de *Lepidodendron* e *Calamites*, e Read (1941) identificou, sem ilustração, um fragmento de *Psilophyton* na Formação Ponta Grossa. Kräusel (1954) reconheceu um novo gênero de talófitas, e.g. *Spongiophyton*, para o Devoniano da Bacia do Paraná (Sub-bacia de Apucarana), além de registrar

a ocorrência de *Haplostigma irregularis*, ambas na Formação São Domingos.

Outros estudos paleobotânicos concentraram-se nas ocorrências de plantas vasculares terrestres provenientes da Formação Furnas, em diversas localidades do Paraná. Petri (1948) registrou fósseis vegetais no topo da Formação Furnas, nos municípios de Ponta Grossa e Tibagi. Bigarella *et al.* (1966) citaram a ocorrência de fragmentos vegetais em afloramentos do topo da Formação Furnas, no município de Tibagi. Rodrigues *et al.* (1989) registraram a ocorrência de Psilophytales em afloramentos da Formação Furnas, no município de Ponta Grossa. Mussa & Borghi (1993) identificaram impressões do gênero *Horneophyton* e outras formas inéditas em diversos afloramentos em Jaguariaíva. Posteriormente, Mussa *et al.* (1996, 2002) identificaram novos

táxons de esporófitos (*Salopella brasiliana* e *Sphaerullophyton originalis*) e de um gametangióforo (*Edwardsnella campanulata*), além de eixos estéreis com ramificações dicotômicas (*Sulculiphyton fumasensis*), encontrados em afloramentos da Formação Furnas, também em Jaguariáva.

Bolzon *et al.* (1994) registraram a primeira ocorrência do gênero *Cooksonia* no topo da Formação Furnas, no Paraná. Gerrienne *et al.* (2001) identificaram uma associação florística composta por *Cooksonia*, *C. paranensis*, *Pertonella*, *Psilophyrites*, *Hostinella*, *Sporogonites* e *Tarrantia* na Formação Furnas (Eolochkoviano). Ainda nesta formação, Milagres *et al.* (2007) registraram a presença do gênero *Edwardsnella*. Neste ano, Machado *et al.* (2007) descreveram, em outras seções da Formação Furnas, a morfologia de esporângios atribuídos a *Cooksonia paranensis* e *Cooksonia* sp., além de esporângios e eixos estéreis indeterminados. Gonez & Gerrienne (2010) assinalaram a presença de *Aberlemnia caledonica* para a Formação Furnas.

Mais recentemente, os restos vegetais encontrados na Formação São Domingos (Grahm *et al.*, 2013), do Devoniano Médio, foram identificados como *Spongiophyton*, *Palaeostigma* e *Haplostigma* por Matsumura *et al.* (2013a).

Na porção Norte e Noroeste da Bacia do Paraná (Sub-bacia de Alto Garças), Quadros & Melo (1986) reportaram, no sudoeste do estado de Goiás, a ocorrência de impressões de restos vegetais atribuídos ao grupo das Psilophytales, de idade eodevoniana. Schubert & Borghi (1991) registraram na região da Chapada dos Guimarães, Mato Grosso, a ocorrência de restos vegetais (esporângios e eixos estéreis) associados a icnofósseis, também de idade eodevoniana. Rodrigues *et al.* (1995) reportaram uma nova localidade no sudoeste de Goiás contendo restos vegetais, atribuídos ao grupo das Rhyniophyta. A continuidade dos estudos paleontológicos na porção norte (Goiás) e noroeste (Mato Grosso do Sul) da Bacia do Paraná tem possibilitado o reconhecimento de novas localidades fossilíferas contendo trilobitas (Carbonaro & Ghilardi, 2014a), braquiópodes (Carbonaro & Ghilardi, 2014b), crinoides (Francisco & Scheffler, 2014), além

de restos vegetais indeterminados (S. M. Scheffler, comunicação pessoal, 2014; F. A. Carbonaro & R. P. Ghilardi, comunicação pessoal, 2014).

Bacia do Parnaíba

Na borda leste da Bacia do Parnaíba, Kegel (1953) e Melo (1988) citaram a ocorrência de restos vegetais na Formação Itaim. Kräusel & Dolianiti (1957) registraram novos achados paleobotânicos na Formação Pimenteira (e.g., *Palaeostigma sewardii*, *Archaeosigillaria picosensis*, *Protolpidodendron kegeli* e *Spongiophyton* sp.). Na mesma formação, Grahm (1992) citou a presença de *Protosalvinia* nos folhinhos pretos, radioativos, com alto teor de carbono orgânico. Ainda na Formação Pimenteira, Leite *et al.* (1975), Lima & Leite (1978), Machado & Vasconcellos (2009) e Ponciano *et al.* (2012) citaram a ocorrência de fósseis vegetais atribuídos a *Spongiophyton*. Recentes trabalhos de campo no estado do Piauí revelaram a ocorrência de novos materiais paleobotânicos, que são aqui classificados como *Incertae sedis* e ilustrados nas Figuras 2F-2H.

Na borda oeste da Bacia do Parnaíba, Andrade Ramos (1967) cita, na região Xingu-Tocantina, a presença de *Spongiophyton* em depósitos da Formação Pimenteira. No Tocantins (Bacia Piauí-Maranhão), Andrade Ramos & Barbosa (1967) citaram a presença de camadas oolíticas (algas?) e cutículas de *Spongiophyton* à montante de Miracema do Norte.

Bacia do Amazonas

Na Bacia do Amazonas, Sommer (1962) revalidou a espécie *Protosalvinia bilobata* a partir de restos provenientes do Grupo Curuá, Devoniano Superior do estado do Pará.

Ainda nos anos 60, Dolianiti (1967) descreveu uma nova espécie de licófita para o Grupo Curuá (Devoniano Médio-Superior), da Bacia do Amazonas, denominada *Lycopodites amazonica*. O espécime foi encontrado entre 2.041-2.044 metros de profundidade do testemunho de sondagem (1-RX-4-AM). Porém, a posterior reavaliação bioestratigráfica do Devono-Carbonífero da Bacia do Amazonas, realizada por Melo & Loboziak (2003),

reposicionou o intervalo contendo essa licófito no Carbonífero Inferior (Eotournaisiano) da Formação Oriximiná.

Niklas *et al.* (1976) descreveram a morfologia e paleoecologia do gênero *Protosalvinia*, ocorrente em estratos do Devoniano Superior (Famenniano) da Formação Curiri, no estado do Pará.

ESTÁGIOS FLORÍSTICOS DO DEVONIANO BRASILEIRO

Quando se observa o registro paleobotânico brasileiro, é notória sua similaridade, em termos de preservação (tafonômica), com as demais ocorrências na América do Sul (Di Pasquo & Noetinger, 2008; Di Pasquo *et al.*, 2009; Edwards *et al.*, 2001, 2009). O estado muito fragmentário (*plant debris*) dos restos vegetais, muitas vezes preservados em ambientes marinhos rasos, onde a energia do meio contribui com o retrabalhamento das partes vegetais, aliado ao baixo potencial de preservação das plantas primitivas (= basais), prejudica a avaliação taxonômica segura do material fóssil, mesmo em nível de gênero (Matsumura & Iannuzzi, 2013; Matsumura *et al.*, 2013b).

Apesar deste viés preservacional, a alta resolução bioestratigráfica das unidades litoestratigráficas devonianas têm sido, de longa data, efetuada em detalhe nas três bacias sedimentares nas últimas duas décadas, com base no registro palinológico (Loboziak & Melo, 2002; Melo & Loboziak, 2003; Mendlowicz Mauller *et al.*, 2009; Breuer & Grahn, 2011; Grahn *et al.*, 2010, 2013), possibilitando uma correlação segura entre as três bacias sedimentares. Adicionalmente, o reconhecimento dos táxons aqui descritos em outras bacias no Gondwana e na Euroamérica auxilia no entendimento da dinâmica florística durante esta época. Dessa forma, é possível reconhecer três intervalos estratigráficos (Eodevoniano Inicial, Eoneodevoniano Inicial e Neodevoniano) e dois estágios florísticos distintos no registro brasileiro, ao longo dos andares do Devoniano.

A amplitude estratigráfica dos 19 gêneros de plantas fósseis registrados para os depósitos brasileiros do Devoniano, a partir do posicionamento mostrado na

Figura 3, permitiu o reconhecimento de dois estágios florísticos informais (Figura 4), delineados a seguir.

Estágio florístico *Cooksonia-Hostinella*: apresenta idade eodevoniana (Lochkoviana), sendo caracterizada pela presença dos gêneros *Cooksonia*, *Aberlemnia*, *Pertonella*, *Psilophyrites*, *Hostinella*, *Sporogonites*, *Tarrantia*, *Horneophyton*, *Edwardsnella*, *Salopella* e *Sphaerullophyton*. Compreende plantas vasculares (traqueófitas) e avasculares (briófitas) de organização simples e porte herbáceo, possuindo caules com ramificação dicotômica isotômica, áfilos e com esporângios terminais únicos ou podendo formar ramos (poliesporangiófitas). No Brasil, este estágio florístico foi registrado no Grupo Chapada I e na Formação Furnas, da Bacia do Paraná. Em outras seções da América do Sul, alguns representantes (formas cooksonioides e *Hostinella*) deste estágio foram encontrados na Argentina (Edwards *et al.*, 2001, 2009; Di Pasquo & Noetinger, 2008) e no Uruguai (Sprechmann *et al.*, 1993).

Estágio florístico *Haplostigma-Spongiophyton*: apresenta uma amplitude estratigráfica maior, distribuindo-se do Praguiano(?) ao Frasniano(?), sendo caracterizado pela presença dos gêneros *Euzebiola*, *Octaviona*, *Spongiophyton*, *Palaeostigma*, *Haplostigma*, *Protolepidodendron* e *Archaeosigillaria*. Compreende plantas vasculares e avasculares (algas e nematófitas), de organização um pouco mais complexa. Estas plantas apresentam eixos caulinares de hábito prostrado ou aéreo, de porte herbáceo a arbustivo, e caules com micrófilos (licófitas). Este estágio é registrado no Grupo Chapada 2 e nas formações Ponta Grossa e São Domingos, na Bacia do Paraná. Inserem-se ainda nesse estágio os registros paleobotânicos das formações Pimenteira e Cabeças, da Bacia do Parnaíba, representados pelos restos vegetais atribuídos ao grupo das traqueófitas e eufilófitas. Na América do Sul, o gênero *Haplostigma* é ainda registrado na Argentina (Cingolani *et al.*, 2002; Di Pasquo *et al.*, 2009), Bolívia (Di Pasquo *et al.*, 2009) e Chile (Moisan *et al.*, 2011). Dada a sua grande amplitude estratigráfica, não seria surpresa uma subdivisão futura.

Coincidindo com o terceiro intervalo estratigráfico (Neodevoniano), está o registro do gênero *Protosalvinia*, na Bacia do Amazonas. Até momento, pouco se conhece

Figura 4. Estágios florísticos informais propostos para os depósitos devonianos brasileiros. Legendas: IE = intervalo estratigráfico; EF = estágio florístico; linha contínua = presença do táxon; linha tracejada = registro ou distribuição duvidosa do táxon.

sobre a ocorrência de fósseis vegetais na Bacia do Amazonas. Por este motivo, optou-se por não definir um estágio florístico para este intervalo, até que outros grupos paleobotânicos sejam encontrados associados. Desse modo, o seu estudo e detalhamento futuro reveste-se de extrema importância, uma vez que suas unidades litoestratigráficas estão bem datadas e correlacionadas com os depósitos da América do Norte (Loboziak *et al.*, 1997; Melo & Loboziak, 2003; Over *et al.*, 2009; Rooney *et al.*, 2013), representando até o momento o único registro de vegetais terrestres para o Famenniano do Brasil.

À medida que novas seções estratigráficas e novos registros fósseis forem sendo detalhados e estudados nestas unidades, a amplitude estratigráfica e/ou o reconhecimento

de novos estágios florísticos podem ser esperados. Por exemplo, no estágio florístico *Haplostigma-Spongiophyton*, tanto a base (Praguiano?) quanto o topo (Frasniano?) são marcados pela escassez do registro paleobotânico, imposta pela ocorrência de uma transgressão marinha (Bosetti *et al.*, 2012) no Eodevoniano e pela ausência de afloramentos de idade neodevoniana (Bergamaschi & Pereira, 2001), respectivamente, na Bacia do Paraná.

CONSIDERAÇÕES PALEOFITOGEOGRÁFICAS

Wnuk (1996) reconheceu, para o Devoniano, três grandes domínios paleofitogeográficos distintos, a saber: Domínio Angárico, Domínio Euramericano e Domínio Gondwânico. O Domínio Gondwânico foi subdividido

em duas regiões distintas, que se mantiveram presentes durante todo o Devoniano: a Região Australiana Tropical e a Região Sul Gondwana Temperada.

No esquema proposto por Wnuk (1996), a flora devoniana na região oeste do Gondwana teve o início do seu registro no Eodevoniano Inicial. Portanto, através dos registros paleobotânicos do Devoniano Inferior (Lochkoviano), aqui ilustrado (*Cooksonia paranensis*, Figura 2A) e detalhado por Gerrienne *et al.* (2001, 2006), associado com os demais registros da América do Sul, presentes na Argentina (Edwards *et al.*, 2001, 2009), na Bolívia (Di Pasquo & Noetinger, 2008) e no Uruguai (Sprechmann *et al.*, 1993), é possível observar uma idade mais antiga para a ocupação do ambiente terrestre no Gondwana Ocidental pelas plantas primitivas. O registro paleobotânico na América do Sul diferencia-se daquele da Europa pelo aparecimento tardio do gênero *Cooksonia* e do registro australiano pela ausência da licófito *Baragwanathia*.

Mais recentemente, Di Pasquo *et al.* (2009) propuseram uma subdivisão do Domínio Gondwânico, denominada de Subdomínio Afro-Sul Americano (ASA), que teria ocorrido durante o intervalo Mesodevoniano-Neodevoniano inicial, baseado na distribuição e registro da licófito *Haplostigma* associada às espécies de miósporos endêmicos do Gondwana Ocidental. Sendo assim, este contrasta com os registros na Laurússia, onde os gêneros de licófitas *Haskinsia*, *Colpodoxylon*, *Gilboaphyton*, *Drepanophycus* e *Leclercqia* são mais abundantes. Os depósitos de altas latitudes do Devoniano Médio/Superior no Gondwana são, então, caracterizados pela presença de *Haplostigma* (Matsumura *et al.*, 2013a).

CONCLUSÃO

A partir da revisão bibliográfica, notou-se a escassez de estudos paleobotânicos no Devoniano brasileiro. Os trabalhos recentes têm contribuído para o entendimento da paleobiologia e paleoecologia das plantas terrestres primitivas, porém foram desenvolvidos, em sua maioria, nas formações Furnas e São Domingos, da Bacia do Paraná.

Foram reconhecidos 19 gêneros de plantas fósseis ocorrentes no Devoniano do Brasil, sendo que alguns gêneros foram diagnosticados em mais de uma bacia sedimentar. A resolução estratigráfica fornecida pelas datações palinológicas permitiu a determinação da amplitude estratigráfica dos gêneros identificados e o estabelecimento de dois estágios florísticos informais distintos (*Cooksonia-Hostinella* e *Haplostigma-Spongiophyton*) para o Devoniano das bacias do Amazonas, do Parnaíba e do Paraná.

A ocorrência de alguns destes táxons (e.g. *Cooksonia*, *Haplostigma* e *Protosalvinia*) em outras localidades na Europa, no Hemisfério Sul e na América do Norte, auxilia no posicionamento estratigráfico e na distribuição geográfica dos diferentes estágios florísticos reconhecidos. Porém, mais estudos nos depósitos do Devoniano brasileiro devem ser conduzidos, no intuito de aumentar o número de espécies de plantas fósseis determinadas e avaliar melhor a sucessão dos estágios aqui reconhecidos.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo apoio concedido por meio de bolsas (141979/2011-9 a WMKM; PQ 309211/2013-1 a RI). Ao Dr. Elvio Pinto Bosetti e aos membros do Grupo Palaios (UEPG-CNPq), pelo auxílio nos trabalhos de campo no Devoniano do estado do Paraná. À Dra. Deusana Maria da Costa Machado (UNIRIO) e à Dra. Luiza Corral Martins de Oliveira Ponciano (UNIRIO), pela oportunidade concedida aos trabalhos de campo em depósitos devonianos do estado do Piauí e acesso à coleção de Fósseis Paleozoicos da UNIRIO. Ao Dr. Marcelo de Araújo Carvalho (Museu Nacional/UFRJ), pelo acesso à coleção de Paleobotânica do Museu Nacional. Ao Dr. Renato Pirani Ghilardi (UNESP-Bauru) e doutorando Fábio Augusto Carbonaro (USP-Ribeirão Preto), pelos comentários sobre a ocorrência de plantas devonianas no estado de Goiás. Este manuscrito é parte dos resultados obtidos pelos projetos “O Devoniano do estado do Paraná revisitado: uma ação integrativa de

áreas e ferramentas de trabalho” e “Análise tafonômica da paleoflora como incremento para a interpretação paleoambiental do intervalo Eifeliano/Givetiano da sucessão devoniana da Bacia do Paraná, Tibagi e região, estado do Paraná, Brasil”, ambos coordenados pelo Dr. Elvio Pinto Bosetti e financiados pelo CNPq (401796/2010-8, 479774/2011-0).

REFERÊNCIAS

- ANDERSON, J. M. & H. M. ANDERSON, 1985. **Palaeofloras of Southern Africa**. Prodomus of South Africa megafloras, Devonian to Lower Cretaceous: 1-423. Balkema, Rotterdam.
- ANDRADE RAMOS, J. R., 1967. Estratigrafia da região Xingu-Tocantina. **Anais do Simpósio sobre a Biota Amazônica** 1: 373-386.
- ANDRADE RAMOS, J. R. & R. A. BARBOSA, 1967. Geologia e Petrografia de Porto Nacional a Miracema do Norte, Rio Tocantins. **Simpósio sobre a Biota Amazônica** 1: 387-401.
- BERGAMASCHI, S. & E. PEREIRA, 2001. Caracterização de sequências deposicionais de 3ª ordem para o Siluro-Devoniano na sub-bacia de Apucarana, Bacia do Paraná, Brasil. **Ciência-Técnica-Petróleo. Seção Exploração de Petróleo** 20: 63-72.
- BIGARELLA, J. J., R. SALAMUNI & P. L. MARQUES FILHO, 1966. Estruturas e texturas da Formação Furnas e sua significação paleogeográfica. **Boletim da Universidade Federal do Paraná** 18: 1-114.
- BOLZON, R. T., M. L. ASSINE & M. GUERRA-SOMMER, 1994. Ocorrência de *Cooksonia* Lang, 1937 na Formação Furnas, Estado do Paraná. **Anais da Reunião de Paleobotânicos e Palinólogos** 1: 11.
- BOSETTI, E. P., Y. GRAHN, R. S. HORODYSKI, P. MENDLOWICZ MAULLER, P. BREUER & C. ZABINI, 2011. An earliest Givetian “Lilliput Effect” in the Paraná Basin, and the collapse of the Malvinokaffric shelly fauna. **Paläontologische Zeitschrift** 85(1): 49-65.
- BOSETTI, E. P., Y. GRAHN, R. S. HORODYSKI & P. MENDLOWICZ MAULLER, 2012. The first recorded decline of the Malvinokaffric Devonian fauna in the Paraná Basin (southern Brazil) and its cause: taphonomic and fossil evidences. **Journal of South American Earth Sciences** 37: 228-241.
- BOUREAU, M. E. & D. PONS, 1973. Sur des empreintes végétales devoniennes du Sud de La Bolivie. **Compte Rendus de l'Académie Sciences de Paris, Série D** (276): 2151-2153.
- BREUER, P. & Y. GRAHN, 2011. Middle Devonian spore stratigraphy in the eastern outcrop belt of the Parnaíba Basin, northeastern Brazil. **Revista Española de Micropaleontología** 43(1-2): 19-38.
- CARBONARO, F. A. & R. P. GHILARDI, 2014a. Extra-Malvinokaffric fossil brachiopods from Alto Garças Sub-Basin (Devonian, Paraná Basin). **Anais do International Palaeontological Congress** 4: 668.
- CARBONARO, F. A. & R. P. GHILARDI, 2014b. Revision of the trilobites from Alto Garças Sub-Basin (Devonian, Paraná Basin). **Anais do Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados** 2: 110.
- CHALONER, W. G., M. K. MENSAH & M. D. CRANE, 1974. Non-vascular land plants from the Devonian of Ghana. **Palaeontology** 17(4): 925-947.
- CINGOLANI, C. A., C. M. BERRY, E. MOREL & R. TOMEZZOLI, 2002. Middle Devonian lycopsids from high southern palaeolatitudes of Gondwana (Argentina). **Geological Magazine** 139(6): 641-649.
- CLARKE, J. M., 1913. Fósseis devonianos do Paraná. **Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil** 1: 1-353.
- DI PASQUO, M. & S. NOETINGER, 2008. First record of Early Devonian (Lochkovian) flora from the Santa Rosa Formation - Alarache, Southern Bolivia. **Geologica Acta** 6(2): 191-210.
- DI PASQUO, M., C. R. AMENABAR & S. NOETINGER, 2009. Middle Devonian microfloras and megafloras from western Argentina and southern Bolivia: their importance in the palaeobiogeographical and palaeoclimatic evolution of western Gondwana. In: P. KONIGSHOF (Ed.): **Devonian change: case studies in palaeogeography and palaeoecology**: 193-213. Geological Society (Special Publications, 314), London.
- DOLIANITI, E., 1967. Uma licopodiacea do Devoniano do Amazonas. **Anais do Simpósio sobre a Biota Amazônica** 1: 141-144.
- EDWARDS, D., E. MOREL, D. G. POIRÉ & C. A. CINGOLANI, 2001. Land plants in the Devonian Villavencio Formation, Mendoza Province, Argentina. **Review of Palaeobotany and Palynology** 116(1-2): 1-18.
- EDWARDS, D., D. G. POIRÉ, E. M. MOREL & C. A. CINGOLANI, 2009. Plant assemblages from SW Gondwana: further evidence for high-latitude vegetation in the Devonian of Argentina. In: M. G. BASSET (Ed.): **Early Palaeozoic Peri-Gondwana Terranes: new insights from tectonics and biogeography**: 233-255. Geological Society (Special Publications, 325), London.
- FANNING, U., D. EDWARDS & J. B. RICHARDSON, 1992. A diverse assemblage of early land plants from the Lower Devonian of the Welsh Borderland. **Botanical Journal of the Linnean Society** 109(2): 161-188.
- FRANCISCO, A. P. S. & S. M. SCHEFFLER, 2014. Os primeiros Crinoides de Goiás (Emsiano-Eifeliano) e do Givetiano do Paraná, Bacia do Paraná, Brasil. **Anais do Simpósio Brasileiro de Paleoinvertebrados** 2: 43-50.
- GENSEL, P. G., W. G. CHALONER & W. H. FORBES, 1991. *Spongiophyton* from the Late lower Devonian of New Brunswick and Quebec, Canada. **Palaeontology** 34(1): 149-168.

- GENSEL, P. & D. EDWARDS, 2001. **Plants invade the land: evolutionary & environmental perspectives**. Critical moments & perspectives in Paleobiology and Earth History Series: 1-304. Columbia University Press, New York.
- GERRIENNE, P., M. FAIRON-DEMARET, J. GALTIER, H. LARDEUX, B. MEYER-BERTHAUD, S. RÉGNAULT & P. STEEMANS, 1999. Plants associated with *Tentaculites* in a new Early Devonian locality from Morocco. **Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt** 54: 323-335.
- GERRIENNE, P., S. BERGAMASHI, E. PEREIRA, M. A. C. RODRIGUES & P. STEEMANS, 2001. An Early Devonian flora, including *Cooksonia*, from the Paraná Basin (Brazil). **Review of Palaeobotany and Palynology** 116(1-2): 19-38.
- GERRIENNE, P., D. L. DILCHER, S. BERGAMASCHI, I. MILAGRES, E. PEREIRA & M. A. C. RODRIGUES, 2006. 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** 142(3-4): 123-130.
- GONEZ, P. & P. GERRIENNE, 2010. *Aberlemnia caledonica* gen. et comb. nov., a new name for *Cooksonia caledonica* Edwards 1970. **Review of Palaeobotany and Palynology** 163(1-2): 64-72.
- GRAHN, Y., 1992. Revision of Silurian and Devonian Strata of Brazil. **Palynology** 16: 35-61.
- GRAHN, Y., P. MENDLOWICZ MAULLER, P. BREUER, E. P. BOSETTI, S. BERGAMASCHI & E. PEREIRA, 2010. The Furnas/Ponta Grossa contact and the age of the lowermost Ponta Grossa Formation in the Apucarana Sub-Basin (Paraná, Brazil): integrated palynological age determination. **Revista Brasileira de Paleontologia** 13(2): 89-102.
- GRAHN, Y., P. MENDLOWICZ MAULLER, S. BERGAMASCHI & E. P. BOSETTI, 2013. Palynology and sequence stratigraphy of three Devonian rock units in the Apucarana Sub-basin (Paraná Basin, south Brazil): additional data and correlation. **Review of Palaeobotany and Palynology** 198: 27-44.
- GRAY, J. & A. J. BOUCOT, 1979. The Devonian land plant *Protosalvinia*. **Lethaia** 12: 57-63.
- GRINDLEY, G. W., D. C. MILDENHALL & J. M. SCHOPF, 1980. A mid-late Devonian flora from the Ruppert Coast, Marie Byrd Land, West Antarctica. **Journal of the Royal Society of New Zealand** 10(3): 271-285.
- GUERRA-SOMMER, M., 1993. *Spongiophyton* nas Bacias intracratônicas brasileiras: considerações paleoecológicas e bioestratigráficas. **Pesquisas em Geociências** 20(1): 70-77.
- GUTIÉRREZ, P. R., 1996. Revisión de las licopsidas de la Argentina 2. *Malanzania* Archangelsky, Azcuy et Wagner y *Haplostigma* Seward; con notas sobre *Cyclostigma* Haughton. **Ameghiniana** 32(29): 127-144.
- IANNUZZI, R. & N. CARDOSO, 2011. Pteridófitas. In: I. S. CARVALHO (Ed.): **Paleontologia: paleovertebrados, paleobotânica**: 235-269. Interciência, Rio de Janeiro.
- KEGEL, W., 1953. Contribuição para o estudo do Devoniano da Bacia do Parnaíba. **Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral** 141: 1-48.
- KENNEDY, K. L., P. G. GENSEL & M. R. GIBLING, 2012. Paleoenvironmental inferences from the classic Lower Devonian plant bearing locality of the Campbellton Formation, New Brunswick, Canada. **Palaios** 27(6): 424-438.
- KENRICK, P. & P. R. CRANE, 1997. **The origin and early diversification of land plants: a cladistic study**: 1-441. Smithsonian Institution Press, Washington.
- KRÄUSEL, R., 1954. *Spongiophyton* nov. gen. (Tallophyta) und *Haplostigma* Seward (Pteridophyta) im unter-Devon von Paraná. In: F. W. LANGE (Ed.): **Paleontologia do Paraná**: 195-210. Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná, Curitiba.
- KRÄUSEL, R. & E. DOLIANITI, 1957. **Restos vegetais das Camadas Picos, Devoniano Inferior do Piauí**: 1-19. Departamento Nacional da Produção Mineral (Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral, 173), Rio de Janeiro.
- LECLERCQ, S., 1960. Refendage d'une roche fossilifère et dégagement de ses fossiles sous binoculaire. **Senckenbergiana Lethaea** 41: 483-487.
- LEITE, J. F., A. M. ABOARRAGE & R. F. DAEMON, 1975. **Projeto Carvão da Bacia do Parnaíba**. Relatório Final das Etapas II e III: 5 v. DNPM/CPRM, Recife.
- LIMA, E. A. M. & J. F. LEITE, 1978. **Projeto estudo global dos recursos minerais da bacia sedimentar do Parnaíba**. Integração geológico-metalogenética. Relatório Final, Etapa III. DNPM-CPRM, Recife.
- LOBOZIAK, S., J. H. G. MELO, L. P. QUADROS & M. STREEL, 1997. Palynological evaluation of the Famennian *Protosalvinia* (*Foerstia*) Zone in the Amazon Basin, northern Brazil: a preliminary study. **Review of Palaeobotany and Palynology** 96(1-2): 31-45.
- LOBOZIAK, S. & J. H. G. MELO, 2002. Devonian miospore successions of Western Gondwana: update and correlation with Southern Euramerican miospore zones. **Review of Palaeobotany and Palynology** 121(2): 133-148.
- MACHADO, L. G., R. T. BOLZON, I. AZEVEDO, M. A. CARVALHO & A. F. FERREIRA, 2007. Primeiras plantas terrestres no Eodevoniano (Formação Furnas) do estado do Paraná, Brasil. In: I. S. CARVALHO, M. A. C. RODRIGUES & R. C. T. CASSAB (Orgs.): **Paleontologia: cenários de vida**: 49-59. Interciência. Rio de Janeiro.
- MACHADO, L. G. & F. M. VASCONCELLOS, 2009. Novas ocorrências de restos vegetais na Formação Pimenteira (Bacia do Parnaíba, Devoniano) do estado do Piauí. **Anais do Congresso Brasileiro de Paleontologia** 21: 86.

- MATSUMURA, W. M. K. & R. IANNUZZI, 2013. Descrição das bases foliares e micrófilos de *Haplostigma irregularis* (Lycophyta) no Devoniano Médio da Bacia do Paraná. **Anais do Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia** 1: 109.
- MATSUMURA, W. M. K., R. IANNUZZI & E. P. BOSETTI, 2013a. Histórico e evolução do conhecimento sobre a paleoflora do Devoniano na Bacia do Paraná. **Terr@ Plural** 7: 25-42.
- MATSUMURA, W. M. K., E. P. BOSETTI & R. IANNUZZI, 2013b. Estudo tafonômico das plantas fósseis do Devoniano Médio do estado do Paraná, Brasil. **Anais do Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia** 1: 109.
- MATSUMURA, W. M. K., R. IANNUZZI, E. P. BOSETTI, D. SEDORKO & D. L. ZADRA, 2014a. Parâmetros morfométricos para classificação das morfoespécies de *Haplostigma* Seward 1932 (Lycopsida). **Paleontologia em Destaque** 29(67): 41-42.
- MATSUMURA, W. M. K., R. IANNUZZI, E. P. BOSETTI, D. SEDORKO & D. L. ZADRA, 2014b. *Spongiophyton lenticularis* (Barbosa) Krausel 1954 versus *Palaeostigma sewardii* Kräusel & Dolaniti 1957: problemas na classificação dos fitofósseis no Devoniano da Bacia do Paraná, Brasil. **Paleontologia em Destaque** 29(67): 40.
- MATSUMURA, W. M. K., R. IANNUZZI, E. P. BOSETTI, D. SEDORKO, D. L. ZADRA & C. M. HEIRICH, 2014c. Análise fitoestratigráfica do afloramento Valtra e seu contexto com outras seções do Devoniano paranaense. **Paleontologia em Destaque** 29(67): 40-41.
- MATTHEWS, R. D., 1983: *Foerstia* from the Antrim Shale (Devonian) of Michigan. **Geology** 11: 327-330.
- MCLOUGHLIN, S. & J. A. LONG, 1994. New records of Devonian plants from southern Victoria Land, Antarctica. **Geological Magazine** 131(1): 81-90.
- MELO, J. H. G., 1988. The Malvinokaffric Realm in the Devonian of Brazil. In: N. J. MCMILLAN, A. F. EMBEM & D. J. GLASS (Eds.): **International Symposium on the Devonian System**: 669-802. Canadian Society of Petroleum Geologists Memoir, Calgary.
- MELO, J. H. G. & S. LOBOZIAK, 2003. Devonian - Early Carboniferous miospore biostratigraphy of the Amazon Basin, Northern Brazil. **Review of Palaeobotany and Palynology** 124(3-4): 131-202.
- MENDLOWICZ MAULLER, P., Y. GRAHN & T. R. M. CARDOSO, 2009. Palynostratigraphy from the Lower Devonian of the Paraná Basin, south Brazil, and a revision of contemporary chitinozoan biozones from western Gondwana. **Stratigraphy** 6(4): 313-332.
- MILAGRES, I. M., E. PEREIRA, S. BERGAMASCHI, M. A. C. RODRIGUES & P. GERRIENNE, 2007. O registro da tafoflora devoniana observada no arco de Ponta Grossa, Bacia do Paraná, e suas implicações paleogeográficas. In: I. S. CARVALHO, M. A. C. RODRIGUES & R. C. T. CASSAB (Orgs.): **Paleontologia**: cenários de vida: 25-48. Interciência, Rio de Janeiro.
- MOISAN, P., H. NIEMEYER & H. KERP, 2011. Lycopsids from the Upper Devonian of northern Chile with remarks on the geographical distribution of the morphogenus *Haplostigma* Seward. **Paläontologische Zeitschrift** 85(3): 231-240.
- MOREL, E., D. EDWARDS & M. I. RODRIGUEZ, 1995. The first record of *Cooksonia* from South America in Silurian rocks from Bolivia. **Geological Magazine** 132(4): 449-452.
- MUSSA, D. & L. BORGHI, 1993. A presença do gênero *Horneophyton* Barghoorn & Darrah na Formação Furnas, Bacia do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 65(2): 214-215.
- MUSSA, D., L. BORGHI, S. BERGAMASCHI, G. SCHUBERT, E. PEREIRA & M. A. C. RODRIGUES, 1996. Estudo preliminar da Tafoflora da Formação Furnas, Bacia do Paraná, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 68(1): 65-89.
- MUSSA, D., L. BORGHI, S. BERGAMASCHI, G. SCHUBERT, E. PEREIRA, M. A. C. RODRIGUES, J. F. PEREIRA & M. EMMERICH, 2002. New taxa from Furnas Formation, Paraná Basin, Brasil – an approach and revalidation of names. **Boletim do Herbarium Bradeanum** 45(7): 303-309.
- NIKLAS, K. J. & T. L. PHILLIPS, 1976. Morphology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian of Ohio and Kentucky. **American Journal of Botany** 63(1): 9-29.
- NIKLAS, K. J., T. L. PHILLIPS & A. V. CAROZZI, 1976. Morphology and paleoecology of *Protosalvinia* from the Upper Devonian (Famennian) of the Middle Amazon Basin of Brazil. **Palaeontographica B** 155: 1-30.
- OPPENHEIM, V., 1935. Fósseis devonianos do Paraná. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 7(4): 345-348.
- OVER, D. J., R. LAZAR, G. C. BAIRD, J. SCHIEBER & F. R. ETENSOHN, 2009. *Protosalvinia* Dawson and Associated Conodonts of the Upper Trachytera Zone, Famennian, Upper Devonian, in the Eastern United States. **Journal of Paleontology** 83(1): 70-79.
- PETRI, S., 1948. Contribuição ao estudo do Devoniano paranaense. **Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia** 129: 1-125.
- PONCIANO, L. C. M. O., V. M. M. FONSECA & D. M. C. MACHADO, 2012. Taphofacies analysis of late early Givetian fossil assemblages of the Parnaíba Basin (State of Piauí, northeast Brazil). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology** 326-328: 95-108.
- QUADROS, L. P. & J. H. G. MELO, 1986. Ocorrência de restos vegetais em sedimentos continentais do Paleozóico Médio do estado de Goiás. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 58(4): 611.
- READ, C. B., 1941. Plantas fósseis do Neopaleozóico do Paraná e Santa Catarina. **Monographias do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil** 12: 1-102.

- RODRIGUES, M. A. C., E. PEREIRA & S. BERGAMASCHI, 1989. Ocorrência de psilophytales na Formação Furnas, bordo leste da Bacia do Paraná. **Boletim IG-USP** 7: 35-43.
- RODRIGUES, M. A. C., R. DINO & N. P. F. LARANJEIRA, 1995. Nova ocorrência de Rhyniophyta na Formação Furnas no sudoeste de Goiás. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 67(3): 384-385.
- ROMANKIW, L. A., P. G. HATCHER & J. B. ROEN, 1988. Evidence of land plant affinity for the Devonian fossil *Protosalvinia* (*Foerstia*). **Lethaia** 21(4): 417-423.
- ROONEY, A., G. CLAYTON & R. GOODHUE, 2013. The dispersed spore *Retusotriletes loboziakii* sp. nov., affiliated with the enigmatic Late Devonian Alga *Protosalvinia* Dawson 1884. **Palynology** 37(2): 196-201.
- SCHOPF, J. M., 1975. Modes of fossil preservation. **Review of Palaeobotany and Palynology** 20(1-2): 27-53.
- SCHUBERT, G. & L. BORGHI, 1991. Sobre a ocorrência inédita de uma taoflora devoniana na região de Chapada dos Guimarães (Bacia do Paraná - MT). **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 63(1): 95-96.
- SEWARD, A. C., 1932. Fossil plants from the Bokkeveld and Witteberg beds of South Africa. **Quarterly Journal of the Geological Society of London** 88: 358-369.
- SOMMER, F. W., 1954. Contribuição a Paleofitogeografia do Paraná. In: F. W. LANGE (Ed.): **Paleontologia do Paraná**: 175-194. Comissão de Comemorações do Centenário do Paraná, Curitiba.
- SOMMER, F. W., 1962. On *Protosalvinia bilobata* Dawson from the Devonian of Pará and its taxonomic situation. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** 34(4): 465-475.
- SPRECHMANN, P., J. MONTAÑA & C. GAUCHER, 1993. Devónico. In: J. BOSSI (Ed.): **Geología y recursos minerales del departamento de Durazno**: 25-55. Intendencia Municipal de Durazno, Montevideo.
- STREEL, M., K. HIGGS, S. LOBOZIAK, W. RIEGEL & P. STEEMANS, 1987. Spore stratigraphy and correlation with faunas and floras in the type marine Devonian of the Ardenne-Rhenish regions. **Review of Palaeobotany and Palynology** 50: 211-229.
- TAYLOR, T. N., E. L. TAYLOR & M. KRINGS, 2009. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**: 1-1230. Elsevier, Amsterdam.
- TIFFNEY, B. H., 1985. **Geological factors and the evolution of plants**: 1-294. Yale University Press, New Haven.
- VAZ, P. T., N. G. A. M. REZENDE, J. R. WANDERLEY FILHO & W. A. S. TRAVASSOS, 2007. Bacia do Parnaíba. **Boletim de Geociências da Petrobras** 15(2): 253-263.
- WILLIS, K. J. & J. C. MCELWAIN, 2002. **The evolution of plants**: 1-378. Oxford University Press, New York.
- WNUK, C., 1996. The development of floristic provinciality during the Middle and Late Paleozoic. **Review of Palaeobotany and Palynology** 90(1-2): 5-40.
- ZDEBSKA, D., 1978. On *Spongiophyton* from the Lower Devonian of Poland. **Acta Palaeobotanica** 19(1): 13-20.