

## LICÓFITAS DA FORMAÇÃO RIO BONITO (PERMIANO INFERIOR, BACIA DO PARANÁ), NORDESTE DO ESTADO DO PARANÁ, BRASIL

FRESIA RICARDI-BRANCO

Instituto de Geociências, UNICAMP, Cx. P. 6152, 13083-970, Campinas, SP, Brasil. [fresia@ige.unicamp.br](mailto:fresia@ige.unicamp.br)

MARGARITA TORRES DE RICARDI

Centro Jardín Botánico, Universidad de Los Andes, Apartado 52, Mérida 5212, Venezuela. [cjbot@ciens.ula.ve](mailto:cjbot@ciens.ula.ve)

**RESUMO** - Os fósseis aqui estudados provém da sucessão flúvio-deltáica e marinha que foi atribuída à parte basal da Formação Rio Bonito (Membro Triunfo), tendo sido coletados próximo ao povoado de Figueira, localizado no Nordeste do Estado do Paraná. A assembléia provém dos siltitos carbonosos localizados entre os níveis de carvão originados a partir de turfeiras e em um contexto costeiro e deltáico. A assembléia distribui-se entre caules, microfilos e megásporos de Lycophyta e ramos, estróbilos e sementes de Gymnospermae (Coniferales), os dois primeiros aqui abordados. O conjunto de espécimes mostra caules em quatro diferentes níveis de decorticação, desde o mais externo (Nível  $\beta$ ) até o mais interno (Nível  $\epsilon$ ), o que permitiu associá-los a *Brasilodendron* cf. *pedroanum* Chaloner, Leistikow & Hill. Os microfilos foram estudados quanto a seus aspectos morfológicos e de anatomia, externa e interna, o que permitiu compará-los com formas identificadas para outras partes do globo na época.

**Palavras-chave:** *Brasilodendron*, Formação Rio Bonito, bacia do Paraná, Lycophyta, Eopermiano.

**ABSTRACT**- LYCOPHYTES FROM THE RIO BONITO FORMATION (LOWER PERMIAN, PARANÁ BASIN), FROM NORTHEASTERN PARANÁ STATE, BRAZIL. The present article describes plant fossils found within a marine delta system, attributed to the lower portion of the Triunfo Member of the Rio Bonito Formation. These fossil sites are located at the Figueira village in the northeastern portion of Paraná State, southern Brazil. The fossils were collected in the carbonaceous siltstones beds between coal bed levels, developments in pits of delta marine landscapes. The fossil assemblage include stems, microphytes and megaspores of Lycophyta and stems, reproductive structures and seeds of Gymnospermae (Coniferales). The collection of Lycophyta stem specimens includes four decorticated levels, starting from the most external layer (Level  $\beta$ ), examined in the present study, to the most internal one (Level  $\epsilon$ ), features which allow the association of these specimens with the *Brasilodendron* cf. *pedroanum* Chaloner, Leistikow & Hill. External and internal morphologic and anatomic features of microphyte specimens were also studied and compared to other microphyte forms attributed to similar periods found in different parts of the World.

**Key words:** *Brasilodendron*, Rio Bonito Formation, Paraná Basin, Lycophyta, Early Permian.

### INTRODUÇÃO

Os estudos paleobotânicos no Permiano Inferior da porção leste da Bacia do Paraná permitem a reconstrução de um antigo e interessante capítulo da história da vegetação, mostrando a rápida e ampla colonização do ecoespaço deixado livre pelas geleiras quando se encerrou a glaciação permo-carbonífera. Neste trabalho, nosso principal objetivo foi estudar os abundantes caules e microfilos de Lycophyta coletados durante as três campanhas (1995 – 1997) realizadas nos campos de lavra da Companhia Carbonífera do Cambuí. Dessa forma, o estudo representa um aporte ao conhecimento das licófitas, formas

dominantes nos bosques de pântanos do Permiano.

### Localização e geologia da região de Figueira

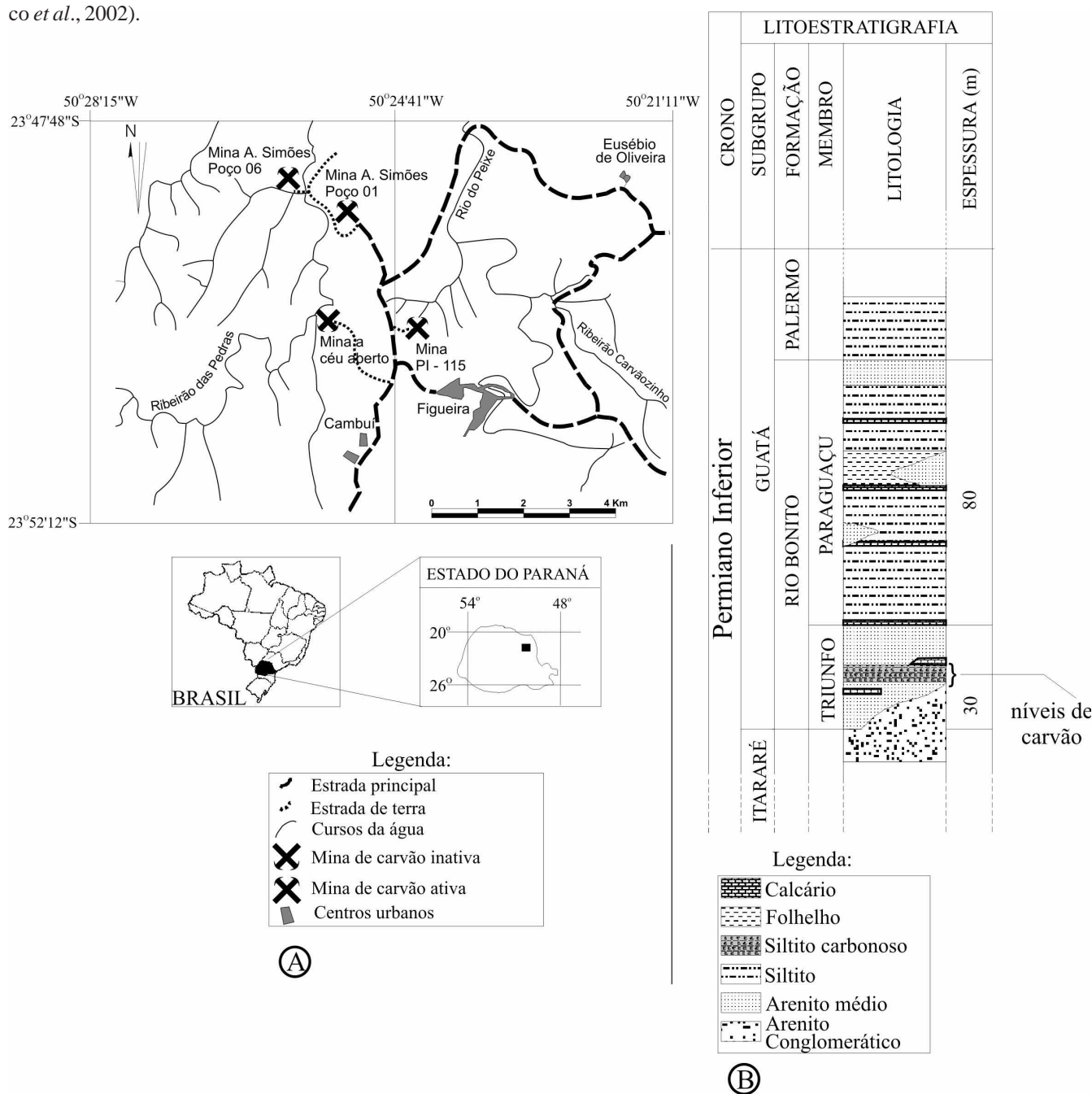
A região está situada na faixa oriental da Bacia do Paraná, próxima ao povoado de Figueira (Município de Figueira), Estado do Paraná (Figura 1A). Nesta, o registro sedimentar do Paleozóico Superior está representado pelo Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e formações Rio Bonito e Palermo). Entre os níveis pós-glaciais da Formação Rio Bonito na região, está ausente o Membro Siderópolis (Soares & Cava, 1982). Na jazida de carvão onde foram obtidos, os fósseis de vegetais provém dos siltitos que subjazem e capeiam um dos níveis de carvão e que foram atribuídos à parte basal do

Membro Triunfo (Figura 1B) da Formação Rio Bonito. Della Favera *et al.* (1993) sugerem ter sido o ambiente de deposição constituído por uma planície deltáica, com extensas áreas alagadiças recobertas por vegetação e protegidas, possivelmente, por barreiras arenosas.

Associados aos caules de licófitas foram encontrados megásporos que, embora numericamente abundantes, restringem-se às espécies *Lagenosporites triunfensis* (GP/3T 2155, 2156, 2162, 2189 e 2204) e *L. scutiformis* (GP/3T 2156, 2162, 2189 e 2204). A pequena diversidade foi atribuída às condições estressantes do ambiente pantanoso (Ricardi-Branco *et al.*, 2002).

## MATERIAL E MÉTODOS

Foram feitos três trabalhos de campo, nos quais foram coletadas mais de quinhentas amostras nos campos de lavra da Companhia Carbonífera do Cambuí (minas Plano Inclinado 115 e Amando Simões -Poços 01 e 06), entre as quais estão incluídas as amostras aqui descritas, além de caules de *Paranocladus dusenii*, sementes (*Paranospermum cabuiense*) e estróbilos femininos associados a *P. dusenii* (Ricardi-Branco, 1998). Foram analisados trinta e um caules, dos quais oito apresentavam parte e contraparte (a-b), todos pertencentes a



**Figura 1.** Região da Figueira, PR: **A.** Mapa de localização indicando as minas estudadas. Mapa fonte: IBGE – carta do Brasil Folha Figueira, Paraná; **B.** litoestratigrafia da Formação Rio Bonito na região (modificado de Morrone & Daemon, 1985).

**Figure 1.** Figueira region, Paraná State: **A.** Location map indicating the studied mines. Source map: IBGE – carta do Brasil, Folha Figueira, Paraná; **B.** Lithostratigraphy of the Rio Bonito Formation in the region (modified from Morrone & Daemon, 1985).

camadas internas da córtex. Os caules de licófitas foram estudados em microscópio estereoscópico, desenhados e fotografados. Além disso, foram confeccionados moldes em látex dos seguintes espécimes: GP/3T 2156a, 2175b, 2186, 2188b, 2192b, 2193 e 2205. Após o estudo, foram organizados os diferentes níveis de descorticação e comparados com a literatura existente. Para a denominação dos referidos níveis de descorticação utilizaram-se letras do alfabeto grego, começando pela letra  $\beta$  (o mais externo) até a letra  $\epsilon$  (o mais interno), tendo sido deixada a letra  $\alpha$  para denominar um nível mais externo que se encontra ausente entre os exemplares estudados.

No caso dos microfílos carbonificados, sua retirada da matriz e obtenção das cutículas foi feita mediante o processo de maceração de blocos em solução de Schulze a 25 %. Com o auxílio da técnica acima descrita foram obtidos oito fragmentos isolados, correspondentes às porções basal e média. No caso das cutículas, essas foram montadas em lâminas seguindo o seguinte processo: uma vez retiradas as cutículas da matriz, as mesmas foram mergulhadas rapidamente em KOH a 10% com a finalidade de retirar a matéria orgânica amorfa ainda presente. A seguir, as cutículas foram lavadas com água destilada e colocadas numa placa de Petri com pouca água. Sob microscópio estereoscópico, a lamínula foi posta na placa de Petri e, com ajuda de uma agulha de dissecação, colocada sobre ela a cutícula aberta, a seguir a água foi retirada com auxílio de uma pipeta. A lamínula contendo a cutícula foi rapidamente seca em chapa aquecida e colada na lâmina com auxílio de Entellan. Duas lâminas da amostra GP/3T 2153 foram preparadas. A falta de maior número de cutículas para o estudo se deve a essas serem extremamente delicadas e delgadas, fato já constatado por outros autores (Chaloner *et al.*, 1979; Thomas & Masarati, 1982; Rayner, 1986). Para a classificação dos estômatos foi utilizado o trabalho de Metcalfe & Chalk (1950).

Microfílos em três dimensões, semelhantes aos retirados mediante o processo anteriormente descrito, foram observados no carvão e incluídos no estudo. Esses apresentam-se, em geral menos fragmentados e com as porções laterais da lâmina preservadas. Para seu estudo foi desenvolvida a seguinte metodologia: os exemplares foram aquecidos em estufa a 40°C e embebidos em resina sintética; uma vez que a resina se solidificou, foram preparadas seções delgadas dos blocos obtidos, em sentido transversal e montadas lâminas petrográficas. Foram impregnados

dois microfílos isolados obtidos na amostra GP/3T 2174 e feitas duas lâminas petrográficas para cada um. Foram também impregnados três blocos de carvão com microfílos das amostras GP/3T 2149 e 2163, e preparadas oito lâminas petrográficas.

Os caules de licófitas, microfílos e as lâminas obtidas encontram-se depositadas na Coleção do Lab. Sistemática Paleontológica, do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (GP/3T).

## SISTEMÁTICA

### LYCOPHYTA

LEPIDODENDRALES Chaloner 1967

LYCOPODIOPSIDACEAE Chaloner 1967

*Brasilodendron* Chaloner, Leistikow & Hill 1979.

*Brasilodendron* cf. *pedroanum* Chaloner, Leistikow & Hill.

(Figura 3, 4:2)

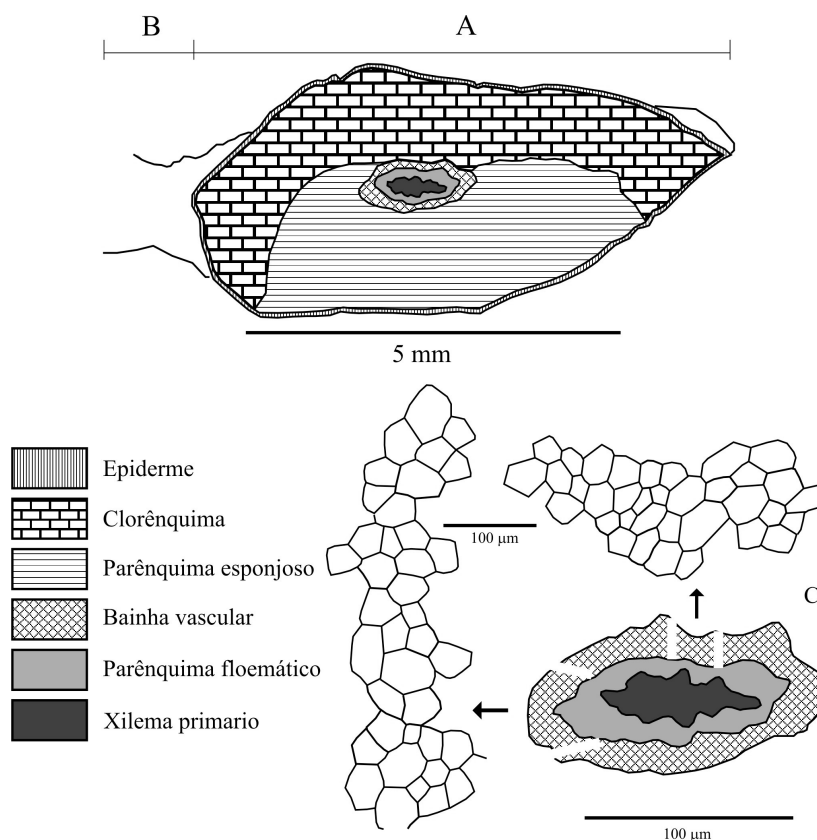
### Caules

**Exemplares estudados (conforme os distintos níveis de descorticação).** Nível  $\beta$ : GP/3T 2175a – b, 2189, 2197a-b. Nível  $\gamma$ : GP/3T 2154, 2173a, 2183, 2192a-b, 2193, 2194A, 2198. Nível  $\delta$ : GP/3T 2155, 2156a-b, 2172, 2173b, 2176, 2194Ba-b, 2195a<sub>1</sub>-a<sub>2</sub>-b, 2204, 2205, 2206. Nível  $\epsilon$ : 2158a-b-c, 2161, 2162, 2173 E, 2179a-b, 2184a, 2186, 2188a-b, 2190, 2203a, 2207a-b.

**Descrição.** Compressões-impressões de fragmentos de caules em diferentes estágios de descorticação; com tamanhos variando entre 1,5 - 35,0 cm de comprimento a 2,1 - 16,5 cm ou maior de largura. Filotaxia lepidodendróide. Almofadas foliares fusiformes com dimensões entre 9,8 - 26,7 mm para o compri-

**Figura 2.** Desenho esquemático de um corte transversal da nervura central (A) com restos de lâmina (B) e detalhe do feixe vascular (C) (amostra GP/3T 2153- GP/L 3T 459).

**Figure 2.** Schematic drawings of a mid vein cross-section (A) including small portion of lamina (B) and detail of the vascular bundle (C) (sample GP/3T 2153- GP/L 3T 459).



mento, e 6,9 - 9,9 mm para a largura. Nível  $\beta$  de descorticação, o mais externo, com almofadas foliares fusiformes; extremidades superiores levemente proeminentes e inferiores deprimidas, ambas suavemente sigmóides; claramente visíveis e bem definidas. Com ângulo de filotaxia de aproximadamente 41°. Feixes vasculares bem marcados, ovalados e rodeados por dobras do tecido circundante, com 1 mm no eixo maior, localizados nas porções superiores das almofadas e sem evidências de lígula ou paricnos. Nível  $\gamma$  com almofadas foliares fusiformes extremidades superior e inferior visíveis. Feixes vasculares bem marcados e dobras do tecido circundante ainda visíveis. Nível  $\delta$  com almofadas foliares fusiformes, extremidades superior e inferior pouco aparentes. Feixes vasculares bem marcados. Nível  $\epsilon$  de almofadas foliares possivelmente fusiformes; extremidades superiores e inferiores ausentes. Feixes vasculares bem marcados.

**Observações.** A presença de exemplares com vários níveis de descorticação preservados e ainda organicamente conetados (p. ex. 2173) ajudou na correlação das amostras que somente apresentavam um nível de descorticação preservado. As dimensões das almofadas foliares foram principalmente obtidas nos níveis  $\beta$  e  $\gamma$  (Figura 3), uma vez que nos níveis mais internos ( $\delta$  e  $\epsilon$ ), as extremidades das almofadas desaparecem, sendo difícil a delimitação das mesmas (Figuras 3, 4:2).

Entre os exemplares que apresentaram interáreas ou espaços entre as almofadas foliares (Nível  $\beta$ : 2175a-b; Nível  $\gamma$ : 2154 e 2193; Nível  $\delta$ : 2195a-b, 2205; Nível  $\epsilon$ : 2158, 2161, 2172), cinco pertencem aos níveis mais interiores ( $\delta$  e  $\epsilon$ ), sugerindo que, a origem das interáreas pode estar relacionada com expansão lateral do caule, como já foi indicado por diversos autores (p. ex. Thomas, 1970).

**Discussão e comparação.** As amostras estudadas apresentam grandes semelhanças com *Brasilodendron pedroanum* no que diz respeito à forma e disposição das almofadas foliares, e à ausência de evidências de lígula ou paricnos. A maior diferença está no tamanho das almofadas foliares, tendo as dos caules de Figueira entre 2 e 6,5 vezes o tamanho das do holótipo da espécie (4,0 x 2,4mm; Chaloner *et al.*, 1979). Esta diferença pode ser explicada, pela possibilidade do fragmento de caule estudado por Chaloner *et al.* (1979) pertencer a um espécime menor e/ou mais jovem que os fragmentos aqui estudados. No campo foram observados exemplares com largura superior a 35 cm, o que faz pensar no expressivo tamanho dessas licófitas, como proposto pelos caules estudados por Jasper & Guerra-Sommer (1998).

Com relação à localização do feixe vascular na almofada foliar, cabe destacar que Chaloner *et al.* (1979, p. 121) não estabeleceram a posição do mesmo na diagnose de *Brasilodendron*. Posteriormente, Thomas & Meyen (1984) mencionam que o feixe vascular de *Brasilodendron* está posicionado na porção mediana da almofada foliar, embora não tenham estudado novos exemplares. No presente estudo foi observado que a posição do feixe vascular encontra-se na porção superior da almofada foliar como pode ser visto nos exemplares da Figura 3, não concordando com essa afirmação. A localização do feixe vascular na porção superior da

almofada foliar pode ser claramente apreciada nos exemplares incluídos dentro dos níveis  $\beta$  e  $\gamma$ . Já a observação da posição do feixe vascular nos níveis mais internos ( $\delta$  e  $\epsilon$ ) fica prejudicada pela perda paulatina das extremidades das almofadas foliares.

O maior obstáculo no estabelecimento das afinidades com *B. pedroanum* Chaloner *et al.* é a ausência da porção mais externa do córtex no material aqui estudado. Esta característica junto à anatomia da epiderme e a disposição das almofadas foliares, foram a base da descrição da espécie. Diante disto, dos tamanhos mais expressivos das almofadas foliares e da posição do feixe vascular, já mencionados, optou-se por manter a incerteza de afinidade específica, atribuindo os caules estudados a *Brasilodendron cf. pedroanum*.

Trabalhos anteriores realizados na região de Figueira, mencionam a presença de caules de licófitas, semelhantes (Oliveira, 1927; Read, 1941; Rösler, 1972) e diferentes (Read, 1941) aos aqui estudados. Oliveira (1927:62, 64) reproduz partes de caules de um mesmo exemplar, possivelmente pertencente ao Nível  $\delta$ . Read (1941, est. 8, fig. 2) descreve *Lepidodendron pedroanum* para Cambuí, Estado do Paraná. O exemplar apresentado assemelha-se ao aqui estudado possivelmente do Nível  $\epsilon$ . Rösler (1972, est. 1, figs. 1, 3, e 4) mostra exemplares classificados como *Lepidodendron pedroanum*, semelhantes aos estudados, possivelmente correspondendo aos níveis mais internos ( $\delta$  e  $\epsilon$ ). A forma classificada como *Lycopodiopsis* sp., em Rösler (1972, est. 1, fig. 2) é também semelhante aos exemplares estudados. Entre os trabalhos apresentando caules diferentes dos aqui estudados está, como o de Read (1941, est. 8, figs. 3 e 6) que mostra caules de licófitas com almofadas foliares quadrangulares, diferentes das fusiformes, características de *Brasilodendron pedroanum*.

A comparação com o material fóssil brasileiro encontrado em outras localidades da Bacia do Paraná, mostrou aspectos distintivos mas faltam caracteres que permitam sua avaliação. As amostras de Figueira diferem de *Cyclodendron brasiliensis* Lejal-Nicol & Bernardes de Oliveira (1979), de Santa Catarina encontrado em níveis superiores da Formação Rio Bonito, pela forma sigmoidal e de ângulos agudos (rômbricas e com ângulos agudos na forma previamente descrita) e pelo maior tamanho das almofadas foliares. Já *?Lycopodiopsis* sp. estudado por Rigby (1972) para Lauro Muller não possui caracteres taxonômicos que possibilitem comparações mais detalhadas. Com relação a *Lycopodiopsis derbyi*, estabelecer comparações fica impossível uma vez que ambas as espécies apresentam diferentes tipo de fossilização. A forma de *Brasilodendron pedroanum* descrita para o Estado de São Paulo (Monte Mor, em níveis atribuídos ao Subgrupo Itararé) por Millan (1980, est. 1, figs. 1, 3, 4, 7 e 8; est. 2, fig. 1) e equivocadamente atribuídas a impressões do nível mais externo do córtex, trata-se na verdade, do registro de caules descorticados pertencentes a plantas de menor tamanho das aqui estudadas. Uma análise mais acurada do material de Monte Mor somente seria possível mediante o exame do mesmo.

Outro gênero de licófitas, com o qual os exemplares de Figueira têm alguma semelhança, é *Bumbudendron*



Archangelsky *et al.* (1981). Aproximam-se na forma fusiforme e de extremidades agudas das almofadas foliares, na posição superior do feixe vascular e na ausência de lígula. O material estudado possui, no entanto, almofadas foliares com extremidades suavemente sigmóides, diferentes das retas de *Bumbudendron*, não apresenta costelas ornamentadas longitudinalmente delimitando as almofadas foliares e tampouco vesícula intrafoliar, caracteres distintos da forma da Argentina. Além disto, os tamanhos das almofadas foliares chegam a ser duas vezes maiores em alguns de nossos exemplares. Essas diferenças tornam impossível incluir os exemplares de Figueira no gênero *Bumbudendron*.

Na bacia argentina de Tepuel-Genoa, Formação Nueva Lubecka do Eopermiano (Cúneo & Andreis, 1983) e na Formação Cerro Água Negra, Bacia do Paganzo (Azcuy *et al.*, 1987), de mesma idade, foram referidos caules de licófitas de grandes dimensões (40 a 60 cm de diâmetro) preservados em posição de vida. A fraca preservação das almofadas foliares impediu, contudo, sua determinação taxonômica.

*Brasilodendron africanum* descrito por Lemoige & Brown (1980) para a Namíbia, distingue-se da forma aqui descrita especialmente pela relação largura *versus* comprimento das almofadas foliares.

Nos demais continentes integrantes do Gondwana até agora não foi registrada a ocorrência de caules de licófitas semelhantes a *Brasilodendron*.

*Brasilodendron cf. pedroanum* Chaloner,  
Leistikow & Hill 1979  
(Figuras 2, 4:1,3-9)

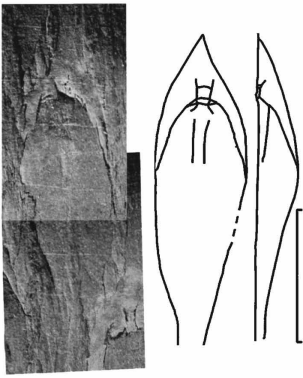
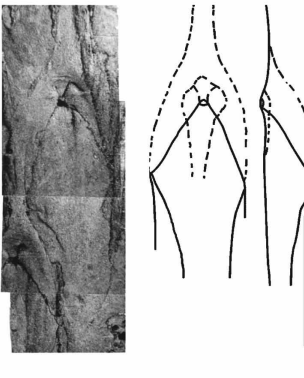
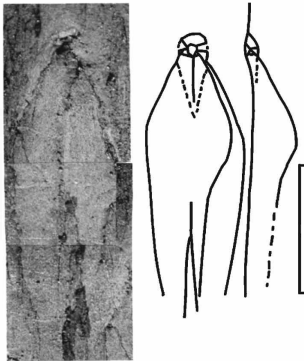
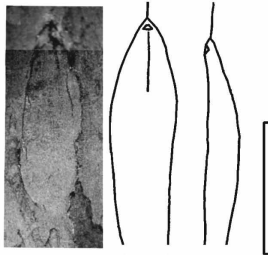
Microfilos

**Exemplares estudados.** Microfilos carbonificados no siltito: GP/3T 2174. Lâminas GP/L - 3T 452 e 459 - 461. Microfilos no carvão: 2149 e 2163 a - b. Lâminas GP/L - 3T 464 - 471. Cutícula: 2153. Lâminas GP/L - 3T 441 e 442.

Descrição

**Aspectos morfológicos.** Fragmentos isolados de microfilos, com comprimento de 4,0 a 20,0 mm, largura de 3,5 a 6,5 mm e espessura de 1,0 a 2,5 mm. Forma linear, simétricos, porção proximal mais larga, afinando-se paulatinamente em direção ao ápice, ápice desconhecido. Margens com excrescências. Nervura reta e fortemente marcada na superfície abaxial. Secção transversal rômbrica, com ambas superfícies convexas, feixe vascular representado por uma cavidade ovalada na porção central.

**Aspectos anatômicos.** Secção transversal: Lâmina com epiderme delgada e mesófilo composto, por parênquima compacto, na superfície adaxial, e mais frouxo, na abaxial. Nervura mediana na superfície abaxial com epiderme delgada e parênquimas semelhantes ao mesófilo da lâmina. Feixe vascular perifloemático, xilema com margens dentadas. Bainha vascular

Nível β	Nível γ	Nível δ	Nível ε
			
<p>- Fusiforme, extremidades superior e inferior bem definidas.</p> <p>- Feixe vascular bem marcado e rodeado por dobras do tecido circundante.</p>	<p>- Fusiforme, extremidades superior e inferior visíveis.</p> <p>- Feixe vascular bem marcado e dobras do tecido circundante ainda visíveis.</p>	<p>- Fusiforme, extremidades superior e inferior pouco aparentes ou não visíveis.</p> <p>Extremos das almofadas pertencente à mesma ortóstica, de difícil delimitação.</p> <p>- Feixe vascular bem marcado.</p> <p>Costelas do tipo <i>Knoria</i> começam a ser encontradas.</p>	<p>- Possivelmente fusiforme, extremidades superior e inferior ausentes.</p> <p>- Feixe vascular bem marcado.</p> <p>Costelas do tipo <i>Knoria</i> frequentemente encontradas.</p>

**Figura 3.** Características das almofadas foliares nos diferentes níveis de descorticação de *Brasilodendron cf. pedranum*. Escala = 10 mm.  
**Figure 3.** Leaf-cushion features found in the different decorticated levels of *Brasilodendron cf. pedranum* stems. Scale bar = 10 mm

de 3–4 fileiras de células polimórficas, poliédricas de 4–7 faces, com paredes anticlinais retas e de tamanhos diferentes.

**Vista paradermal.** Epiderme abaxial composta por células retangulares de 50 mm de comprimento e 18 mm de largura. Paredes anticlinais grossas de 2,8 mm, sendo mais grossas nos extremos e levemente sinuosas, paredes terminais inclinadas com pontuações. Papilas presentes próximo às margens foliares. Estômatos paracíticos afundados na epiderme e rodeados de duas células paralelas e dispostos em fileiras longitudinais, possivelmente em duas criptas longitudinais junto à nervura mediana. Epiderme adaxial constituída de células isodiamétricas de 31 mm de comprimento e 24 mm de largura, polimorfas e poliédricas de 4 a 6 lados, com paredes anticlinais engrossadas e levemente onduladas. Papilas presentes na maioria das células. Estômatos ausentes.

**Discussão e comparação.** Na Bacia do Paraná, existem poucos estudos de microfílos, que são encontrados unidos aos caules ou isolados. Abundantes microfílos têm sido encontrados associados à espécie *L. derbyi* na porção leste da Bacia do Paraná, em camadas do Grupo Passa Dois. Em geral, apresentam-se permineralizados e fragmentados, possuem forma aciculada, secções transversais rômbricas ou triangulares e comprimento variável (25 mm ou maiores). Exemplares semelhantes a esses foram estudados por Bernardes de Oliveira-Babinski (1985). Kräusel (1961) e Sommer & Trindade (1966) mencionam também a presença de microfílos junto a *Lycopodiophloios*, no Rio Grande do Sul, os quais foram usados como um dos caracteres diferenciais entre este gênero e *Cyclodendron*, sendo os microfílos de *Lycopodiophloios dolianitii* Kräusel descritos como delicados, de comprimento (10 cm) comparável aos de *Lycopodiopsis derbyi* e com secção transversal arredondada. Rohn (1994) também menciona a presença de microfílos para nas formações Rio do Rasto e Teresina nos estados de Paraná e Santa Catarina.

No holótipo de *B. pedroanum* é possível observar os microfílos unidos ao caule. A descrição dessa espécie por Chaloner *et al.* (1979) é um dos poucos trabalhos a assinalar essa característica, embora microfílos semelhantes também apareçam nas amostras estudadas por Read (1941) para Cambuí e Treviso. Kräusel (1961) e Sommer & Trindade (1966) mencionam que os microfílos de *B. pedroanum* possuem uma base ampla, afinando-se rapidamente em direção ao ápice. Afirmam, também, que os microfílos de *Lycopodiopsis pedroanus* (= *Brasilodendron pedroanum*) possuem um tamanho menor que as de *L. derbyi*. No estudo realizado por Millan (1980) para a taoflora de Monte Mor (Subgrupo Itararé) igualmente foram observados microfílos em conexão orgânica com os caules de *B. pedroanum*.

Ao comparar os exemplares estudados com aqueles citados na literatura, encontramos semelhanças com os de *Brasilodendron pedroanum* Chaloner *et al.* (1979). Assim, em nível cuticular, por exemplo, observou-se que as células epidérmicas são igualmente retangulares na forma (Figura 4: 3, 4 e 5), embora nos exemplares de Figueira sejam menores (50 x 18 mm), quando comparadas com as de *Brasilodendron pedroanum* Chaloner *et al.* (100 x 25 mm). Os dois materiais ainda se aproximam pela disposição em fileiras e o

aprofundamento dos estômatos na epiderme da face abaxial e pela presença das excrescências no bordo dos microfílos (Figura 4: 3, 4 e 5). Pelas semelhanças apontadas optou-se por classificar o material estudado como microfílos *Brasilodendron* cf. *B. pedroanum* Chaloner *et al.*, uma vez que ainda não foram observadas amostras de Figueira com os microfílos unidos aos caules.

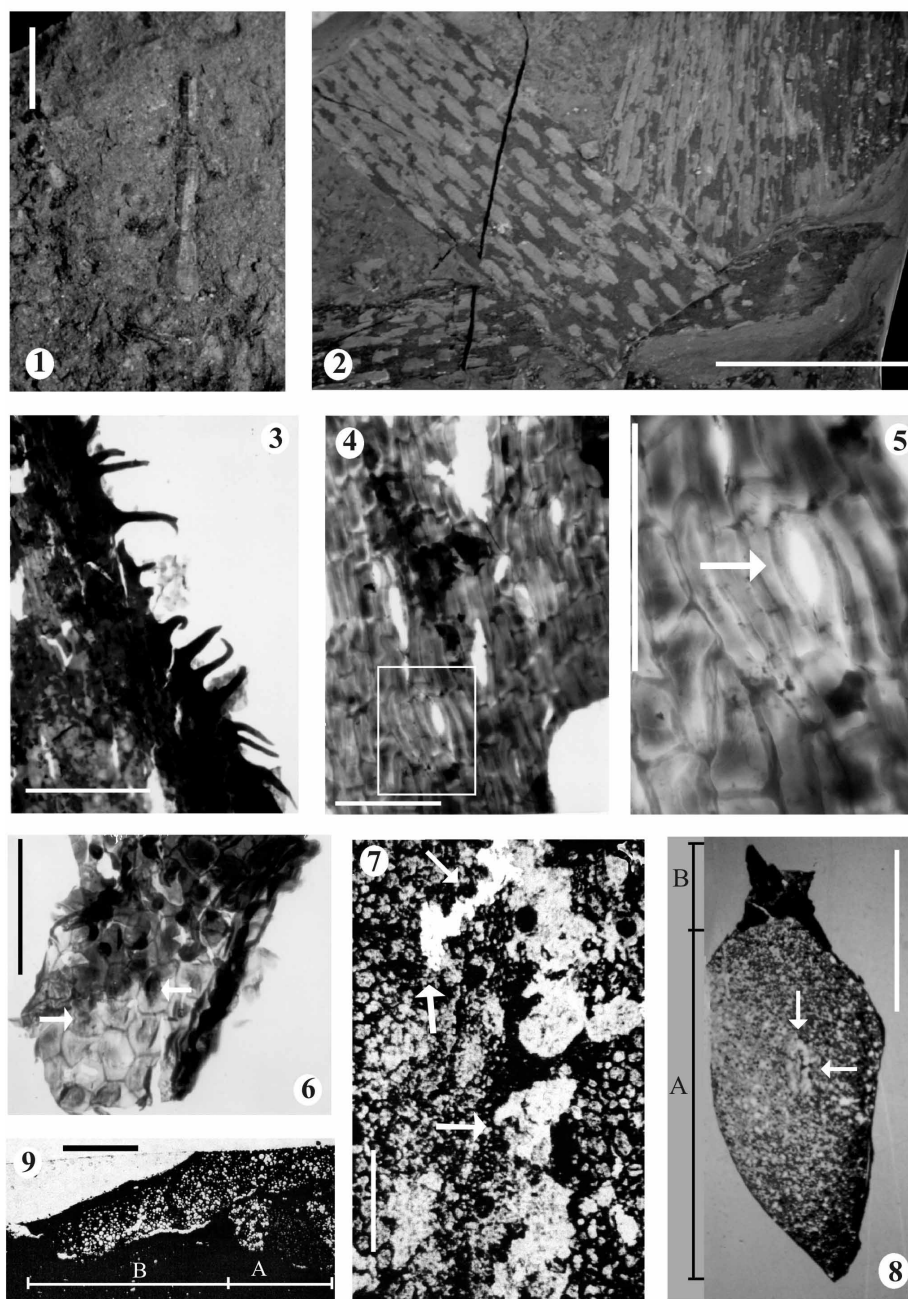
Com relação a microfílos descritos para outras localidades gondwânicas observa-se que não existem amostras semelhantes às aqui descritas. No Sul da África, são conhecidos detalhes da morfologia externa dos microfílos de *Cyclodendron leslii*, caracterizados como lineares (80 x 4 mm), de ápice agudo e com uma simples nervura central (Anderson & Anderson, 1985). No Zaire, Høeg & Bose (1960) descrevem fragmentos de microfílos isolados (Série Lukuga – Eopermiano) possivelmente relacionados, com *Cyclodendron leslii*. As cutículas foram descritas como muito finas, com células epidérmicas pequenas e de paredes anticlinais retas.

Estudos de microfílos da Província Florística Euro-americana, foram realizados por Graham (1935), Thomas (1970; 1974), Thomas & Masarati (1982) e DiMichele (1979; 1981). Dessa forma sabe-se que *Lepidodendron*, *Lepidophloios*, *Sublepidophloios*, *Ulodendron*, *Bothrodendron* e *Sigillaria* apresentam estômatos aprofundados na epiderme, células epidérmicas de paredes anticlinais retas e ausência de células especializadas como tricomas ou glândulas. Thomas (1970) estudou a epiderme da maioria das espécies de *Lepidodendron*, incluindo *Lycopodiopsis pedroanus* (= *Brasilodendron pedroanum* segundo Chaloner *et al.*). O autor encontrou células epidérmicas de maiores dimensões do que as apresentadas pelas espécies do gênero *Lepidodendron* e paredes anticlinais mais grossas, sendo também a distribuição dos estômatos diferente. Também têm sido propostas algumas correlações entre *Brasilodendron* e *Ulodendron*. Chaloner *et al.* (1979) discutem essa possibilidade, concluindo que, embora ambos os gêneros possuam como característica microfílos perenes, existem profundas diferenças, em nível cuticular. Estas residem especialmente na abundância de estômatos na almofada foliar de *Ulodendron* comparada à sua ausência na de *Brasilodendron* e na disposição caótica dos estômatos nos microfílos do primeiro, em contraposição às duas fileiras de estômatos na face abaxial de *Brasilodendron*.

## DISCUSSÃO

### Caules e microfílos de Lycophyta na Bacia do Paraná

Para a porção leste da Bacia do Paraná foram descritas duas espécies de caules com base em critérios morfo-anatômicos: *Brasilodendron pedroanum* Chaloner *et al.* e *Lycopodiopsis derbyi* Renault. O primeiro foi definido a partir de compressões-impressões, enquanto *Lycopodiopsis derbyi* o foi com base em espécimes permineralizados. Permanece ainda desconhecida a anatomia dos caules de *Brasilodendron*. Ambas espécies apresentam uma ampla distribuição espacial na porção leste da bacia, sendo as ocorrências de *Brasilodendron pedroanum* verificadas nos estados de São Paulo (Subgrupo Itararé - Millán, 1972 e 1980;



**Figura 4.** *Brasilodendron cf. pedroanum* 1. Aspecto de um microfilo isolado, identificado no siltito carbonoso. Escala = 10 mm; 2. Caules descorticados pertencentes ao nível ε (GP/ 3T 2203 a); Escala = 10 cm; 3. Vista paradermal, epiderme abaxial com excrescências marginais. (GP/3E 5909 - GP/L-3T 441). Escala = 300 mm; 4. Vista paradermal, células e estômatos na epiderme abaxial. O quadro branco mostra um estômato (GP/3E 5909 - GP/L-3T 441). Escala = 100 mm; 5. Vista paradermal, detalhe de 4 mostrando um estômato. Escala = 100 mm; 6. Vista paradermal, epiderme adaxial. Notar presença de papilas indicada por setas. (GP/3E 5909 - GP/L - 3T 442); Escala = 100 mm; 7. Detalhe das bordas dentadas do xilema do feixe vascular da nervura mediana, indicado por setas. (GP/3T 2153 a - GP/L - 3T 459). Escala = 200 mm; 8. Vista do corte transversal de um microfilo, onde se destaca a nervura mediana (A) com restos de lâmina (B). As setas indicam a posição do xilema (GP/3T 2153 - GP/L - 3T 459). Escala = 3 mm; 9. Secção delgada de um microfilo, vista da lâmina foliar (B) e da nervura mediana (A). Amostra proveniente dos níveis de carvão (GP/3T 2163 a - GP/L - 3T 464). Escala = 1 mm.

**Figure 4.** *Brasilodendron cf. pedroanum* 1. Microphyle in carbonaceous siltstone. Scale bar = 10 mm; 2. Decorticated stems of level ε (GP/ 3T 2203 a). Scale bar = 10 cm; 3. Paradermal view, abaxial surface view showing marginal excrescences (GP/3E 5909 - GP/L - 3T 441). Scale bar = 300 mm; 4. Paradermal view of cells and stomatas on the abaxial surface. (GP/3E 5909 - GP/L - 3T 441). Stomata showing in the white figure. Scale bar = 100 mm; 5. Detail of Figure 2 showing a stomata. Scale bar = 100 mm; 6. Paradermal view of the adaxial surface with arrows indicating papillae (GP/3E 5909 - GP/L - 3T 442). Scale bar = 100 mm; 7. Detail of the xylem margins from the mid vein vascular bundle indicated by arrows (GP/3T 2153 a - GP/L - 3T 459). Scale bar = 200 mm; 8. Cross-section view of a microphyle with arrows indicating the xylem position. (A) mid vein and (B) small portion of lamina (GP/3T 2153 a - GP/L - 3T 459). Scale bar = 3 mm; 9. Lateral portion of a microphyle, (A) mid vein and (B) small portion of lamina. Sample from the coal levels (GP/3T 2163 a - GP/L - 3T 464). Scale bar = 1 mm.



Mune & Bernardes-de-Oliveira, 2002), Paraná (Formação Rio Bonito – Read, 1941; Rösler, 1972), Santa Catarina (Formação Rio Bonito – Read, 1941) e Rio Grande do Sul (Formação Rio Bonito – Chaloner *et al.*, 1979; Jasper & Guerra-Sommer, 1998). O trabalho realizado por Jasper & Guerra-Sommer (1998) forneceu aporte significativo no conhecimento das variações presentes nas almofadas foliares de *Brasilodendron*, tendo sido caracterizados caules em posição de vida e de hábito arbóreo na Bacia do Paraná, embora os autores tenham identificados os exemplares como tendo almofadas do tipo *Brasilodendron*. Com relação às demais ocorrências de *B. pedroanum* no Brasil, mencionadas na literatura para os estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul, anteriores à criação do gênero *Brasilodendron*, acredita-se que não seja necessária sua discussão e comparação com o material estudado, uma vez que Chaloner *et al.* (1979) passaram-nas para a sinonímia. Cabe, ainda, destacar que *Brasilodendron*, até o presente, tem sido encontrado somente em níveis do Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito).

Já *Lycopodiopsis derbyi* restringe-se ao Grupo Passa Dois e as ocorrências foram amplamente discutidas no trabalho de Alarcon (1998) e Bernardes-de-Oliveira & Alarcon (1999). É ainda interessante comentar que a presença de *B. pedroanum* associada a *Lycopodiopsis derbyi* havia sido citada para o Subgrupo Itararé no Estado de São Paulo (Millan, 1980), embora com designação duvidosa para a última forma, uma vez que os espécimes atribuídos a *L. derbyi* encontram-se preservados na forma de compressões-impressões, não sendo comparáveis com a diagnose original que se refere a material permineralizado.

Quanto à região de Figueira, já em trabalhos anteriores (Oliveira, 1927; Read, 1941; Rösler, 1972) havia sido mencionada a presença de abundantes caules de licófitas semelhantes aos aqui descritos.

Estudos de microfílos são escassos para a Bacia do Paraná podendo ser citados os trabalhos de Kräusel (1961) e Sommer & Trindade (1966). Chaloner *et al.* (1979) mencionam algumas características das células da epiderme observadas em moldes de látex para *B. pedroanum*. Millan (1980) comenta que na tafoflora de Monte Mor (Subgrupo Itararé) foi possível observar microfílos unidos aos caules. Para o Grupo Passa Dois são conhecidos microfílos completos e fragmentados, mencionados por White (1908), Kräusel (1961), Rohn (1994), Rohn *et al.* (1997a, 1997b) e Rohn & Rösler (2000) para os estados de Paraná e Santa Catarina, e por Bernardes de Oliveira-Babinski (1985), para o Estado de São Paulo.

#### Comentários acerca do material estudado

No presente estudo foi possível caracterizar quatro níveis de descorticação para caules da espécie *B. pedroanum*, assim como os aspectos morfológico e anatômico dos microfílos dispersos e classificados como microfílos *Brasilodendron* cf. *pedroanum*. Ao reunir os dados gerados neste estudo a outros previamente estabelecidos para as camadas de carvão da Figueira (Read, 1941; Rösler, 1972; Ricardi-Branco, 1998) é possível sugerir uma reconstrução para a vegetação da região durante o Permiano Inferior. Su-

gere-se assim que as licófitas de hábito arbóreo foram as plantas dominantes dos bosques dos pântanos próximos a paleolinha de costa durante a deposição do Membro Triunfo.

Como pode ser observado, diferentes coletas e estudos realizados no decorrer do século XX na região de Figueira ratificam a baixa diversidade de espécies de licófitas. Esta constatação aponta para a presença de condições estressantes na época, característica dos ambientes pantanosos. A baixa diversidade em espécies também foi corroborada pelo estudo dos numerosos megásporos encontrados nas amostras que contêm os caules estudados (Ricardi-Branco *et al.*, 2002).

Graham (1935) concluiu que a existência de uma hipoderme espessa, de um tecido de transfusão bem desenvolvido e de estômatos afundados na epiderme, na maioria das amostras de microfílos por ele estudadas para a Paleoprovíncia Florística Euro-americana, indicavam características xerofíticas. Contudo, outras interpretações podem ser levantadas. Pykko (1966) e Wilkinson (1979) mencionam que folhas com caracteres xerofíticos podem ser encontradas tanto em plantas de habitats secos como também em plantas de habitats úmidos ou higrófilas e vice versa. Morley (1999) comenta que uma das tendências das espécies que habitam em regiões atuais de mangue é para a xeromorfia. Pykko (1966) menciona, ainda, que cada caráter estrutural pode estar associado a diferentes funções em diferentes plantas. Igualmente, a xeromorfia pode ser produzida por outros fatores como a luz, o vento, a temperatura, além de solos pobres em nutrientes. Segundo Wilkinson (1979) a espessura da cutícula não está relacionado com as características do habitat e, da mesma forma indica que a cutícula de folhas de sombra é mais fina que a das folhas de sol. Assim, em folhas que habitam regiões de sombra (pouca luminosidade) não há diferenciação dos parênquimas do mesófilo (Pykko, 1966; Fahn, 1990). Portanto, os caracteres estruturais descritos para os microfílos de Figueira podem ser resposta a um habitat xerofítico causado por baixas temperaturas, pouca luminosidade, especialmente no período de inverno, coadunado a um ambiente pantano, possivelmente pobre em nutrientes.

As baixas temperaturas podem ser esperadas para o tempo de deposição do Membro Triunfo (Eopermiano), uma vez que a Bacia do Paraná encontrava-se entre os 40° – 50° de Latitude Sul (Scotese & McKerrow, 1990). Essa posição latitudinal deve ter influenciado a presença de um regime climático temperado (Rösler, 1972; Rigby, 1972, entre outros), que explicaria a baixa luminosidade, sobretudo durante o inverno, as baixas temperatura e, possivelmente, o vento. Em consequência, a presença de caracteres xeromórficos também poderia ser explicada pela dificuldade de absorção de água fria (e pesada) pelas raízes e pela menor quantidade de nutrientes dissolvidos especialmente durante o inverno. Apesar disso, segundo Cúneo & Andreis (1983), a presença de licófitas arborescentes indica que a água de pântano nunca ficava com temperaturas abaixo de 0° C.

Anderson & Anderson (1985) assinalam que as licófitas e as pteridófitas na África do Sul, são dominantes nas assembléias de megafósseis da fase seguinte ao final da glaciação. Tal observação também pode ser aplicada para a área de Figueira, onde os depósitos de carvão correspon-



dentes ao Membro Triunfo, encontram-se sobrejacentes ao diamictito mais jovem do Subgrupo Itararé na área. Dimichele & Phillips (1985) mencionam que algumas licófitas podem ser consideradas pioneiras, o que também pode ser o caso das formas de *Brasilodendron* registradas na Bacia do Paraná e na Argentina (Archanglesky & Cúneo, 1991). Constituem assim, um bom indicador de melhoria de condições paleoambientais e paleoclimáticas, embora menos úteis cronoestratigraficamente já que seu biocrom estende-se do Neocarbonífero até o Eopermiano.

### AGRADECIMENTOS

As autoras expressam seus mais sinceros agradecimentos à Fundação de Amparo à Pesquisa no Estado de São Paulo (FAPESP), pelo suporte dado a esta pesquisa mediante o financiamento do Projeto FAPESP nº 94/5999-3 “Floras da Formação Rio Bonito (Permiano) na região de Cambuí, PR”; à Companhia Carbonífera do Cambuí por permitir e auxiliar na coleta nos seus campos de lavra em Figueira; ao Dr. Oscar Rösler pela orientação durante a realização desta pesquisa, ao Mestre Fábio Branco pelo apoio e ajuda nas coletas e na fotografia dos exemplares; e aos revisores que com seus comentários enriqueceram grandemente o trabalho.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alarcon, C.M. 1998. *Licófitas da Formação Corumbataí, Grupo Passa Dois, Neopermiano, Bacia do Paraná, na região de Artemis, Município de Piracicaba, SP, Brasil*. Programa de Ciências Biológicas, Universidade de Guarulhos, Dissertação de Mestrado, 97p.
- Anderson, J. & Anderson, H. 1985. *Palaeoflora of southern Africa: Prodrum of south african megafloras Devonian to Lower Cretaceous*. 1a ed. Rotterdam. A. A. Balkema. 423 p.
- Archanglesky, S. & Cúneo, R. 1991. The Neopaleozoic floristic succession from northwestern Argentina. A new perspective. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7, 1988. *Proceedings*, São Paulo, IG-USP, p.469-481.
- Archanglesky, S.; Azcuy, L. & Wagner, R.H. 1981. Three dwarf Lycophytes from the Carboniferous of Argentina. *Scripta Geologica*, **64**:1-34.
- Azcuy, C.L.; Longobucco, M.L.; Alvarez, L. & Strelkov, E. 1987. Licófitas arborescentes de la Formación Cerro Agua Negra (Provincia de San Juan). *Ameghiniana*, **24**(3/4):257-261.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C & Alarcon, C.M. 1999. Licófitas neopaleozóicas na Bacia do Paraná (Brasil) I – Avaliação Estratigráfica geral com ênfase em *Lycopodiopsis derbyi* Renault. *Revista Universidade de Guarulhos, Geociências*, **4**(1):35-49.
- Chaloner, W.; Leistikow, K. & Hill, A. 1979. *Brasilodendron* gen. nov. and *B. pedroanum* (Carr) comb. nov., Permian lycopod from Brazil. *Review Palaeobotany and Palynology*, **28**(2):117-136.
- Cúneo, R. & Andreis, R. 1983. Estudio de un bosque de licófitas en la Formación Nueva Lubecka, Pérmico de Chubut, Argentina. Implicaciones paleoclimáticas y paleogeográficas. *Ameghiniana*, **20**(1/2):132-140.
- Della Favera, J.C.; Chaves, H.; Pereira, H.; Bergamaschi, S.; Reis, C.C.; Lima, M.F. & Pereira, S.D. 1993. *Geologia da área Figueira-Sapopema*. Rio de Janeiro. Convênio UERJ-CPRM. 89 p.
- Dimichele, W.A. 1979. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidophloios*. *Palaeontographica Abt. B*, **171**(1/3):57-77.
- Dimichele, W.A. 1981. Arborescent lycopods of Pennsylvanian age coals: *Lepidodendron*, whit description of a new species. *Palaeontographica Abt. B*, **175**(1/3):85-125.
- Dimichele, W.A. & Phillips, T.L. 1985. Arborescent lycopod reproduction and paleoecolgy in coal-swamp environment of Late Middle Pennsylvanian age. (Herrin Coal, Illinois, USA). *Review Palaeobotany and Palynology*, **41**(1/2):1-26.
- Fahn, A. 1990. *Plant Anatomy*. 4 ed. Oxford. Pergamon Press. 588 p.
- Graham, R. 1935. An anatomical study of the leaves of the Carboniferous arborescent lycopods. *Annals of Botany*, **49**(195):587-608.
- Høeg, O.A. & Bose, M.N. 1960. The *Glossopteris* Flora of the Belgian Congo. *Annales du Musée Royal du Congo Tervuren* (Belgique), Série 8, Sciences géologiques, **32**:1-106.
- Instituto Brasileiro de Geografia. IBGE. 1970. Carta do Brasil Folha Figueira, PR. – SF-22-Z-C-V-3. Esc. 1:50.000.
- Jasper, A. & Guerra-Sommer, S. 1998. Licófitas cormofíticas arborescentes do afloramento Quitéria, Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná), RS. *Pesquisas*, **25**(1):43-60.
- Kräusel, R. 1961. *Lycopodiopsis derbyi* Renault und einige andere Lycopodiales aus dem Gondwana-Schichten. *Palaeontographica Abt. B*, **109**(1/4):62-92.
- Lejal-Nicol, A. & Bernardes de Oliveira, M.E.C. 1979. Sur une nouvelle espèce de *Cyclodendron* Carrusel, 1928 du Permian inférieur de létat de Santa Catarina au Brèsil. In: CONGRÊS NATIONAL DES SOCIÉTÉS SAVANTES, 104, 1979. *Comptes Rendus Sciences*, Bordeaux, fasc. I, p.121-132.
- Lemoige, Y & Brown, T.J. 1980. Sur une Flore a Glossopteropsida et Lycopside de Namibie (Sud-Quest Africain). *Geobios*, **13**(4):541-553.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Vol. I e II. Oxford. Clarendon Press. 1500p.
- Millan, J.H. 1980. *Lepidodendrales do Eogondwana de Monte Mor, SP, Base do Subgrupo Itararé*. 1 - *Brasilodendron pedroanum* (Carruthers) Chaloner, Leistikow & Hill, 1979. *Boletim IG - USP*, **11**:105-113.
- Morley, R.J. 1999. Origin and evolution of Tropical Rain Forest. 1ed. Chichester. John Wiley & Sons. 362p.
- Morrone, N. & Daemon, R.F. 1985. Jazida de Urânio de Figueira, Paraná. In: C. Schobbenhaus. (coord.) *Principais depósitos minerais do Brasil. V. 1: Recursos minerais energéticos*. DNPM/CVRD. p.133-142.
- Mune, S. & Bernardes-de-Oliveira, M.E. 2002. Revisão das licófitas norcarboníferas do Sítio Volpe ex-Sítio da Mina), Município de Monte Mor, SP. – Porção inferior do Subgrupo Itararé, Grupo Tubarão, Brasil. *paleontologia em Destaque, SBP*, **40**:20.
- Oliveira, E. de 1927. Geologia e recursos minerais do Estado do Paraná. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil. *Monografia*, **6**:1-172.
- Oliveira-Babinski, M.E.C.B 1985. Folhas de licófitas petrificadas do Estado de São Paulo. *Circular Informativa da Asociación Latinamericana de Paleobotánicos y Palinólogos*, **7**(1):21.
- Pyykko, M. 1966. The leaf anatomy of East patagonian xeromorphic plants. *Anneles Botanici Fennici*, **3**:453-622.
- Rayner, R.J. 1986. *Azaniadendron*. A new genus of lycopod from South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **47**(1/2):129-143.
- Read, C.B. 1941. Plantas fósseis do Neopaleozóico do Paraná e Santa Catarina. Departamento Nacional da Produção Mineral. Divisão de Geologia e Mineralogia, *Monografia*, **12**:1-102.
- Ricardi-Branco, F. 1998. *Tafoflora gondvânica do Membro Triunfo Formação Rio Bonito (Eopermiano), no Município de Figueira*.

- ra, PR. Programa pós-graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 182 p.
- Ricardi-Branco, F.; Arai, M. & Rösler, O. 2002. Megaspores from coals of the Triunfo Member, Rio Bonito Formation (Lower Permian), northeastern Paraná State, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **74**(3):491-504.
- Rigby, J.F. 1972. The Upper Paleozoic flora at Lauro Müller, Santa Catarina, Southern Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **44**(supl.):279-293.
- Rohn, R. 1994. *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná*. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 386 p.
- Rohn, R. & Rösler, O. 2000. Middle to Upper Permian phytostратigraphy of the eastern Paraná Basin. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **5**(num. esp.):69-73.
- Rohn, R.; Rösler, O.; Pennatti, J.R.R.; Czajkowski, S.; Iannuzzi, R.; Ferreira, A.R.; Pereira, S.C.A. & Quitério, L. 1997a. Ocorrências de macrofitofósseis nas formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná) na porção meridional do Estado do Paraná, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **3**(num. esp.):55-68.
- Rohn, R.; Rösler, O.; Pennatti, J.R.R.; Davis, H.P. & Cavalheiro, M.C.T. 1997b. Ocorrências de macrofitofósseis nas formações Teresina e Rio do Rasto (Permiano Superior da Bacia do Paraná) na região de Cândido de Abreu-Reserva, Estado do Paraná, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **3**(num. esp.): 69-75.
- Rösler, O. 1972. *Flora da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná*. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Tese de Doutorado, 130 p.
- Scotese, C.R. & McKerrow, W.S. 1990. Revised world maps and Introduction. In: C.R. Scotese & W.S. McKerrow. (eds.) *Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography*. London. Geological Society Memoir, 12, p.1-21.
- Soares, P.C. & Cava, L.T. 1982. Faciologia e potencial carbonífero da Formação Rio Bonito no norte do Estado do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32, 1982. *Anais*, Salvador, S.B.G., v. 3, p. 1120-1134.
- Sommer, F.W. & Trindade, N.M. 1966. Lycopodiales do Gondwana brasileiro. *DNPM Boletim*, **230**:1-31.
- Thomas, B.A. 1970. Epidermal studies in the interpretation of *Lepidodendron* species. *Palaeontology*, **13**(1):145-173.
- Thomas, B.A. 1974. The lepidodendroid stoma. *Palaeontology*, **17**(3):525-539.
- Thomas, B.A. & Masarati, D.L. 1982. Cuticular and epidermal studies in fossil and living lycophytes. *Linnean Society Symp. Service*, **10**:363-378.
- Thomas, B.A. & Meyen, S. 1984. A system of form-genera for the Upper Palaeozoic Lepidophyte stems represented by compression-impression material. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **41**(3/4):273-281.
- White, D. 1908. Relatório sobre a flora fóssil das camadas carboníferas do Brasil. In: White, I.C. (ed.) Relatório final da Comissão de estudo das minas de carvão de pedra do Brasil. DNPM. Brasília. p. 338-617.
- Wilkinson, H.P. 1979. The plant surface surface (mainly leaf). In: C.R. Metcalfe & L. Chalk. (eds.) *Anatomy of Dicotyledons*. 2 ed. Oxford. Clarendon Press, p.97-165.

Received January, 2003; accepted July, 2003