

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**NOVA ABORDAGEM PARA O TRATAMENTO TAXONÔMICO DE
DETERMINADAS ESPÉCIES DE PALINOMORFOS DO
PALEOZÓICO SUPERIOR DO GONDWANA, COM ÊNFASE NA
BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

CRISTINA MOREIRA FÉLIX

ORIENTADOR:

Prof. Dr. Paulo Alves de Souza

Porto Alegre, maio de 2012

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**NOVA ABORDAGEM PARA O TRATAMENTO TAXONÔMICO DE
DETERMINADAS ESPÉCIES DE PALINOMORFOS DO
PALEOZÓICO SUPERIOR DO GONDWANA, COM ÊNFASE NA
BACIA DO PARANÁ, BRASIL**

CRISTINA MOREIRA FÉLIX

ORIENTADOR:

Prof. Dr. Paulo Alves de Souza

BANCA EXAMINADORA:

Dr. Luiz Padilha de Quadros – Centro de Pesquisas da Petrobras (CENPES), Gerência de Bioestratigrafia e Paleoecologia, Rio de Janeiro - Brasil

Dr^a. Marcia Emilia Longhim – Centro de Pesquisas da Petrobras (CENPES), Gerência de Bioestratigrafia e Paleoecologia, Rio de Janeiro - Brasil

Dr^a. Norma Maria da Costa Cruz – Companhia de Pesquisa de Recursos Minerais (CPRM), Divisão de Paleontologia, Rio de Janeiro - Brasil

Prof^a. Dr^a. Tânia Lindner Dutra – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, RS, Brasil

Tese de doutoramento apresentada como requisito parcial para obtenção do Título de Doutor em Ciências.

Porto Alegre, maio de 2012

Félix, Cristina Moreira

Nova Abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinomorfos do paleozóico superior do Gondwana, com ênfase na bacia do Paraná, Brasil / Cristina Moreira Félix. - Porto Alegre: IGEO/UFRGS, 2012.

[206 f.] 37 il.

Tese (Doutorado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2012.

Orientador: Prof. Dr. Paulo Alves de Souza

1. Palinologia. 2. Paleozóico Superior. 3. *Fitoplâncton*. 4. Bacia do Paraná. I. Título.

Catlogação na Publicação

Biblioteca Instituto de Geociências - UFRGS
Alexandre Ribas Semeler CRB 10/1900

*À duas gerações que, mesmo tão distintas, se
uniram para me proporcionar o equilíbrio
necessário nesta caminhada,
minha mãe e meu filho...*

“As formas que possuem em grau bem considerável a característica de espécie, mas que são tão semelhantes a outras formas, ou que estão tão estreitamente unidas a elas por gradações intermédias, que os naturalistas não querem classificá-las como espécies diferentes, são, por vários conceitos, as mais importantes para nós. Praticamente, quando o naturalista pode unir mediante formas intermédias duas formas quaisquer, considera uma como variedade da outra, classificando a mais comum, ou às vezes a que foi descrita primeiro, como espécie, e a outra como variedade.”

Charles Darwin (A Origem das espécies, 1859)

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	iv
RESUMO	vi
ABSTRACT	viii
LISTA DE FIGURAS	x
LISTA DE TABELAS	xv
APRESENTAÇÃO	1
CAPÍTULO I. ASPECTOS INTRODUTÓRIOS	2
I.1 Introdução.....	2
I.2 Hipótese.....	5
I.3 Justificativas e objetivos	7
I.4 Métodos e materiais.....	9
<i>I.4.1 Seleção de material</i>	11
<i>I.4.2 Recuperação dos palinomorfos</i>	15
<i>I.4.3 Microscopia óptica</i>	16
I.5 Contexto geológico e estratigráfico da Bacia do Paraná durante o Pensilvaniano e Permiano.....	19
<i>I.5.1 Estratigrafia da Bacia do Paraná (Pensilvaniano e Permiano)</i>	19
<i>I.5.2 Paleontologia (Pensilvaniano e Permiano)</i>	22
<i>I.5.3 Palinobioestratigrafia</i>	23
<i>I.5.4 Registro de Acritarcos e elementos algálicos da Bacia do Paraná (Pensilvaniano e Permiano)</i>	26
CAPÍTULO II. ANÁLISE TAXONÔMICA DO GRUPO ACRITARCHA	30
II.1 Considerações gerais.....	31
<i>II.1.1 Generalidades</i>	31
<i>II.1.2 Classificação</i>	32
<i>II.1.3 Distribuição estratigráfica</i>	39
II.1.3.1 “Blackout” do fitoplâncton.....	39
II.1.3.2 Potencial bioestratigráfico.....	43
<i>II.1.4 Potencial paleoambiental</i>	44
<i>II.1.5 Paleogeografia</i>	46
II.2 Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná.....	47
II.3 Nova abordagem taxonômica.....	59
<i>II. 3.1 Propostas taxonômicas</i>	65
II.4 Conclusões.....	68

CAPÍTULO III. ANÁLISE TAXONÔMICA DAS ALGAS CLOROFÍCEAS.....	71
III.1 Considerações gerais.....	73
III.2 Classe Chlorophyceae (ordem Chlorococcales).....	74
<i>III.2.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e propostas taxonômicas.....</i>	75
III.3 Classe Zygnemaphyceae.....	82
<i>III.3.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e proposta taxonômica.....</i>	84
III.4 Classe Prasinophyceae	107
<i>III.4.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e proposta taxonômica.....</i>	110
III.5 Conclusões.....	118
CAPÍTULO IV. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA, PALEOAMBIENTAL E PALEOGEOGRÁFICA DE <i>NAVIFUSA MULTISTRATA</i> (BRITO) COMBAZ ET AL. 1967.....	120
IV.1 Considerações gerais.....	121
IV.2 Resultados.....	122
IV.3 Revisão e análise taxonômica.....	125
<i>IV.3.1 Características diagnósticas.....</i>	127
IV.4 Taxonomia.....	133
IV.5 Discussão.....	138
IV.6 Distribuição estratigráfica.....	142
IV.7 Paleocologia.....	143
IV.8 Paleobiogeografia.....	145
IV. 9 Conclusões.....	147
CAPÍTULO V. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOGEOGRÁFICA DO GÊNERO <i>PORTALITES</i> HEMER & NYGREEN 1967.....	149
V.1 Considerações gerais.....	150
V.2 Análise taxonômica.....	152
<i>V.2.1 Parede.....</i>	152
<i>V.2.2 Poro: Presença e quantidade.....</i>	156
<i>V.2.3 Diâmetro das vesículas.....</i>	158
V.3 Resultados e discussão.....	159
<i>V.3.1 Taxonomia.....</i>	159
<i>V.3.2 Distribuição estratigráfica.....</i>	170
<i>V.3.3 Paleobiogeografia.....</i>	170

V.4 Conclusões.....	172
CAPÍTULO VI. INTEGRAÇÃO DOS RESULTADOS.....	173
VI.1. Associações do fitoplâncton.....	173
VI.2. Considerações finais.....	178
VI.3. Recomendações.....	180
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	181

AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do IG/UFRGS, pela infraestrutura e corpo docente.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão de bolsa de doutorado.

A CPRM-RS, pela concessão das amostras utilizadas no desenvolvimento desta pesquisa.

À Dra. Norma Maria da Costa Cruz, pela receptividade e atenção especial e por proporcionar o acesso ao material tipo de *Navifusa multistriata* Brito 1965, depositado no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), no Rio de Janeiro.

À Marcelo Carvalho e Viviane Trindade, do “Museu Nacional da Universidade Federal do Rio de Janeiro”, que forneceram parte dos dados devonianos da Bacia do Parnaíba.

À minha segunda **família** no laboratório de Palinologia: Bruno, Fernando, Marcelo, Lucas, Wagner, Renato, Rodrigo, Tiago, Ivan, Lídia, Rose e Priscila, e os novatos Gabriel, Rafael e Glauco pela amizade, companheirismo, carinho, discussões científicas e filosóficas, cafés e imensas trocas de energias positivas que facilitaram o convívio em grupo.

Ao Eduardo, amigo e colega de trabalho, com quem aprendi muito sobre ciência e modo de vida nestes anos de convívio.

Ao Jonatas, pelo carinho diário e companheirismo e por me “ceder” parte da sua escrivania.

À Omaira pela amizade, discussões “algálicas” e companhia durante os dias de verão e “solidão” no Campus do Vale.

À Marla, amiga de sempre, pela parceria dentro e fora na universidade. Pela dedicação ao tema de minha tese, pela colaboração e valiosa “sociedade” no desenvolvimento do estudo dos fungos.

À Ana Outa, querida amiga, pela ajuda na confecção das figuras da tese, nas traduções e abstract, na correção dos textos (sempre passados na última hora), pelas discussões e trocas de idéias, pela paciência durante as “crises existenciais” e, o mais importante, pela grande amizade e companheirismo.

À Daiana, a quem passei a gostar muito e admirar por seu profissionalismo e dedicação, amizade e disposição para ajudar. Por tudo isso e pela inestimável ajuda no “nascimento” da filha.

Aos amigos paleontólogos Sara, Luciane, Cristiane, Cassiane, Camila, Graciela, Nelsa, Juliana, Ester e Francine pelos cafês, discussões científicas ou não, e por estarem sempre prontos a ajudar.

A todos os meus amigos que acompanharam esta caminhada recheada de “ausências”, de “hoje não posso”, “estou muito cansada”, e tantas outras desculpas, e sempre entenderam e mantiveram o contato.

Aos professores e profissionais do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da UFRGS, pela competência e disposição em ensinar e auxiliar.

À Mercedes di Pasquo pelo carinho e atenção sempre que solicitada online, e pelo auxílio bibliográfico.

Ao meu orientador, professor Paulo Alves de Souza, que conseguiu me fazer enxergar o caminho, mesmo com minha teimosia, mais adequado para desenvolver esse trabalho. Pela enorme paciência nas minhas várias crises de todo tipo durante os anos de pesquisa. Pela disposição em ajudar sempre. Por ser um grande exemplo, para mim, de profissional, professor e ser humano e, especialmente, pela amizade e confiança que construímos que foi, sem dúvida, a base para o meu impulso na ciência.

A minha família, de sangue, de coração e de caminhada, que é meu maior presente, minha mãe; irmãos: Tânia, Márcia, Luciana, Daniel; meu filho Hans; sobrinhos: Rushell, Ana Carolina e Lucas; Vladimir, João Paulo e Daniel Dutra, pessoas que sempre me apoiaram e estiveram comigo todo o tempo.

Por fim e não menos importante, agradeço ao Plano Maior, pela vida, lucidez e oportunidade de aprendizado, por ter chegado onde estou, pela riqueza de amigos e possibilidade de tantos planos futuros.

RESUMO

O Grupo Acritarcha e algas da Divisão Chlorophyta são muito utilizados para fins bioestratigráficos e de interpretação paleoambiental em diversas partes do mundo, especialmente para depósitos do Paleozóico, entre o Cambriano e o Devoniano. Na Bacia do Paraná, o intervalo Pensilvaniano a Permiano é relativamente rico em palinomorfos, especialmente os representantes da vegetação terrestre. Acritarcos e algas verdes são menos numerosos, restritos a determinados níveis estratigráficos, refletindo preferências ambientais. Os estudos sobre os elementos fitoplanctônicos na bacia são mais escassos, principalmente advindos dos depósitos de carvão. Um estudo taxonômico detalhado para o maior conhecimento a respeito dos táxons registrados ao longo do intervalo selecionado é necessário. Nesta tese é apresentada uma profunda revisão e análise taxonômica crítica sobre cistos de parede orgânica fósseis, identificados como acritarcos (*sensu stricto*) e outros gêneros pertencentes às algas clorofíceas (Chlorophyceae, Zygnemaphyceae e Prasinophyceae), bem como a outros táxons tratados como incertae sedis. Uma abordagem diferenciada é proposta, considerando dados referentes aos ciclos ontogenéticos e os aspectos tafonômicos. O trabalho é baseado na revisão exaustiva de todas as descrições e/ou ilustrações disponíveis em trabalhos publicados ou inéditos, estudos de lâminas depositadas nas principais coleções científicas com amostras de localidades do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, bem como novos materiais oriundos de depósitos do Paleozóico Superior do Gondwana. Como material de apoio, foram selecionadas amostras de testemunhos de sondagem de dois poços perfurados no sul do estado do Rio Grande do Sul (HN-05-RS e HN-25-RS, CPRM-RS). Para o Grupo Acritarcha, sugere-se a inclusão das formas relativas ao gênero *Micrhystridium*, *Baltisphaeridium* e *Comasphaeridium* no “Complexo *Micrhystridium*” e, os espécimes do gênero *Veryhachium* no “Complexo *Veryhachium*”. Dentre os gêneros de algas estudados, as espécies dos gêneros *Tetraporina* e *Balmeella* passam a integrar o “Complexo *Tetraporina*” e, *Pilasporites* e *Brazilea* são reunidos no “Complexo *Pilasporites*”. O gênero *Elosporites* é incluído na sinonímia de *Circulisporites*, com caracteres diagnósticos muito próximos. O gênero *Maculatasporites* é interpretado como representante da classe Prasinophyceae, sendo encontrado em associação com elementos marinhos como acritarcos e outras algas desta classe. Os demais gêneros, *Botryococcus*, *Quadrisporites*, *Kagulubeites* (*Congoites*), *Cymatiosphaera*, *Dictyotidium*,

Leiosphaeridia e *Tasmanites* são mantidos nas colocações taxonômicas anteriores. Com relação ao gênero *Navifusa*, são propostas emendas para o gênero, bem como para a espécie *Navifusa multistriata*, a fim de amplificar e melhorar suas diagnoses e descrições originais, sugerindo-se o abandono do gênero *Deusilites*, cujas espécies são relocadas a *Navifusa multistriata*. Para o gênero *Portalites*, aqui aceito como pertencente ao Reino Fungi, as espécies consideradas válidas são *P. confertus*, *P. gondwanensis* e *P. baculus*. Na Bacia do Paraná observa-se o registro das espécies *P. gondwanensis* e *P. baculus*, sendo este último considerado inédito para o Brasil. Este novo tratamento taxonômico, pautado na morfologia, ontogenia, aspectos tafonômicos e estratigrafia, reitera a utilização destes microfósseis para análises e interpretações ambientais, uma vez que considera variações morfológicas como intraespecíficas, ou seja, dentro do ciclo de desenvolvimento usual do táxon, diferenciando-as daquelas induzidas por fatores paleoambientais e evolutivos. Como resultado final é apresentada uma distribuição das associações do fitoplâncton em um dos poços selecionados, demonstrando constituírem elementos potencialmente eficientes nas interpretações paleoambientais.

Palavras chaves: Palinologia, Taxonomia, Paleozóico Superior, Fitoplâncton, Bacia do Paraná, Gondwana.

ABSTRACT

New approach for the taxonomic treatment of certain species of palynomorphs of the Upper Paleozoic of Gondwana, with emphasis on Paraná Basin, Brazil

Palynomorphs related to the Group Acritarcha and algae of Division Chlorophyta are very useful worldwide for biostratigraphic purposes and paleoenvironmental interpretation, especially in Paleozoic deposits, mainly from Cambrian and Devonian strata. In Paraná Basin, the Pennsylvanian-Permian interval is relatively rich in palynomorphs, especially those derived from terrestrial vegetation. Acritarchs and green algae are less abundant and restricted to certain stratigraphic levels, reflecting paleoenvironmental preferences. Studies involving phytoplanktonic elements in this basin are scarce and mainly related to coal areas. Detailed taxonomic studies are needed, as an effort to increase the knowledge of these taxa. This thesis presents a deep review and critical taxonomic analysis on fossil organic-walled cysts referred to acritarchs (*sensu stricto*) and other genera of Chlorophycean algae (Chlorophyceae, Zygnemaphyceae e Prasinophyceae), as well as other ones referred to incertae sedis. A differentiated approach is proposed, which considers ontogeny and taphonomic effects. This work is based on an exhaustive review involving all descriptions and/or illustrations available on published or unpublished contributions, and from the analysis of palynological slides containing samples of localities derived from the Pennsylvanian-Permian deposits of Paraná Basin, which are either deposited in the main scientific collections or are derived from new palynological preparations from Upper Paleozoic Gondwana strata. As supporting material were used selected samples of two boreholes drilled in the southernmost Rio Grande do Sul State (HN-05-RS e HN-25-RS, CPRM-RS). For the Group Acritarcha, it is suggested the inclusion of species of *Micrhystridium*, *Baltisphaeridium* and *Comasphaeridium* genera within the “*Micrhystridium* Complex”, while species related to the genus *Veryhachium* must be included in the “*Veryhachium* Complex”. Among the algalic elements, species of the genera *Tetraporina* and *Balmeella* are considered part of the “*Tetraporina* Complex”, while *Pilasporites* and *Brazilea* are added to the “*Pilasporites* Complex”. The genus *Elosporites* is included as synonym of *Circulisporites*, once they possess very close diagnostic characters. The *Maculatasporites* genus is interpreted as belonging to Class Prasinophyceae, being frequently found associated with marine elements, such as acritarchs and other algae of the

class. The other genera *Botryococcus*, *Quadrisporites*, *Kagulubeites* (*Congoites*), *Cymatiosphaera*, *Dictyotidium*, *Leiosphaeridia* and *Tasmanites* remain with the original taxonomic placement. In respect to the genus *Navifusa*, amendments are proposed to the genus and to the species *Navifusa multistriata*, in order to amplify and improve their original diagnoses and descriptions, suggesting the abandonment of the genus *Deusilites*; their species are considered as junior synonym of *Navifusa multistriata*. For the genus *Portalites*, which is here accepted as belonging to the Kingdom Fungi, three species were considered taxonomically: *P. confertus*, *P. gondwanensis* and *P. baculus*. This new taxonomic approach, based on morphology, ontogeny, taphonomic aspects and stratigraphy, confirms the application of these microfossils for paleoenvironmental analysis and interpretation, once it considers morphological variations as intraspecific, in other words, as belonging to the usual development of the taxon, and distinguishing from those induced by paleoenvironmental and evolutive factors.

As a final result is presented a stratigraphic distribution of the phytoplanktonic association in one of the selected boreholes, showing that they may be considered as useful tools for paleoenvironmental interpretations.

Key-words: Palynology, Taxonomy, Upper Paleozoic, Phytoplankton, Paraná Basin, Gondwana.

LISTA DE FIGURAS

Capítulo I

Figura I.1	Localização dos poços HN-05-RS e HN-25-RS.....	13
Figura I.2	Perfil litoestratigráfico dos poços HN-05-RS e HN-25-RS, com indicação dos níveis palinológicos utilizados neste estudo (modificado de Mori, 2010).....	14
Figura I.3	Imagens de microscopia óptica revelando determinada área na lâmina palinológica observada sob luz branca e luz fluorescente, simultaneamente. Os dados são provenientes do poço HN-25-RS, no sul do estado do Rio Grande do Sul. A-B. MP-P 5782, EF M42; C-D. MP-P 5782, EF M36; Formação Palermo. (EF: coordenada <i>England Finder</i> , escala 50 µm).....	18
Figura I.4	Localização da Bacia do Paraná e Chacoparaná na América do Sul e distribuição das superseqüências estratigráficas (modificado de Milani, 2004).....	20
Figura I.5	Coluna estratigráfica da Superseqüência Gondwana I, Bacia do Paraná (modificado de Souza, 2006; a partir de Milani, 1997).....	21
Figura I.6	Palinobioestratigrafia do Carbonífero (Pensilvaniano) e Permiano da Bacia do Paraná (geocronologia de acordo com Gradstein <i>et al.</i> , 2009; ✦ datação absoluta da Formação Irati, conforme Santos <i>et al.</i> , 2006; ★ datação absoluta da Formação Rio Bonito, conforme Mori <i>et al.</i> , 2012; modificado de Souza, 2006).....	26

Capítulo II

Figura II.1	Subgrupos de acritarcos (Downie <i>et al.</i> , 1963), com descrição sumária, ilustração representativa (Pereira, 2004), e exemplos de gêneros compreendidos, incluindo aqueles ocorrentes no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná (em destaque).....	34
Figura II.2	Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma <i>Micrhystridium</i> . As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).....	37
Figura II.3	Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma <i>Veryhachium</i> . As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).....	37
Figura II.4	Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma <i>Veryhachium</i> , com processos de bases amplas. As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).....	38
Figura II.5	Diversidade das espécies de acritarcos através do tempo geológico, com escala em milhões de anos (modificado de Cruz, 2004).....	40
Figura II.6	Distribuição do fitoplâncton (de parede orgânica) marinho durante o Proterozóico Superior e o Fanerozóico, conforme terminologia e conceitos de Riegel (2008), com modificações.....	40
Figura II.7	Distribuição dos acritarcos nos ambientes plataformais e sua relação de dominância e	

	diversidade (modificado de Montenari & Leppig, 2003).....	46
Figura II.8	<i>Complexo Micrhystridium</i> . A-C. Espécimes observados em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do poço HN-25-RS (profundidade de 73,00 m), Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul. D-L. Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná. D. Poço HN-25-RS, MP-P 5776, E.F. J30; E. Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. H32; F. Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. L41-3; G. Poço HN-25-RS, MP-P 5786, E.F. D47; H. Poço HN-05-RS, MP-P 6069, E.F. K48-2; I. Poço HN-25-RS, MP-P 5776, E.F. R32-3; J. Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. O31; K. Poço HN-25-RS, MP-P 5777, E.F. G43; L. Poço HN-25-RS, MP-P 5783, E.F. F45-2. As lâminas referentes às ilustrações D-L estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas <i>England Finder</i>). Escala: 10 µm	63
Figura II.9	<i>Complexo Veryhachium</i> . A-C. Espécimes observados em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do poço HN-25-RS (profundidade de 73,00 m), Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul. D, E. Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná. D. Poço HN-25-RS, MP-P 5783, E.F. X46; E. Poço HN-25-RS, MP-P 6554, E.F. U35; F-I. Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. F. Poço HN-25-RS, MP-P 5788, E.F. R37-2; G. Poço HN-25-RS, MP-P 5788, E.F. E57; H. Poço HN-25-RS, MP-P 5789, E.F. P36-3; I. Poço HN-25-RS, MP-P 5790, E.F. M46. As lâminas referentes às ilustrações D-I estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas <i>England Finder</i>). Escala: 10 µm.....	64
Capítulo III		
Figura III.1	Os principais estágios de desenvolvimento do ciclo de vida das algas do gênero <i>Botryococcus</i> : 1. Autospória simples; 2. Autospória simples com o primeiro cálice secretado; 3. Primeira divisão longitudinal do autósporo (célula individual); 4. Segunda divisão longitudinal, mas perpendicular à primeira; 5. Ramificação simples constituindo colônias; 6. Ramificação constituindo colônias; 7. Velha matriz com anéis de crescimento e colônias já separadas por fragmentação; 8. Colônias simples, obtidas por fragmentação; 9. Matriz esquelética com cálices vazios; 10. Autósposos dispersos; 11. Complexo de colônias conservadas juntas por fios de mucilagem; 12. Constituição simples de colônias (Modificado de Guy-Ohlson 1992).....	77

- Figura III.2** Classe Chlorophyceae (ordem Chlorococcales): A-D Gênero *Quadrisporites* (A. *Quadrisporites lobatus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. W49; B. *Quadrisporites lobatus*, poço HN-25-RS, MP-P 5751, E.F. G45; C. *Quadrisporites horridus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. T47-1; D. *Quadrisporites horridus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. D35-1. E-F Gênero *Botryococcus* (E. *Botryococcus braunii*, poço HN-25-RS, MP-P 5754, E.F. T37-2; F. *Botryococcus braunii*, poço HN-05-RS, MP-P 6105, E.F. O34-3). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm. 81
- Figura III.3** Esquema ilustrativo das fases de desenvolvimento dos gêneros de algas modernas *Tetraedron* e *Mougeotia*. A. Representação de três etapas do ciclo de vida de *Tetraedron minimum*, sendo (1-2) fases jovens e (3) fase madura (modificado de Lindgren, 1980, fig. 2. A-C, p. 340); B, C e D representam etapas do processo de conjugação em células de algas do gênero *Mougeotia*. B. *M. capucina* (1-4) zigotos, (5) zigoto formado por conjugação lateral. C. *M. Desmioides* (1) linha de quatro células no início do processo de conjugação, (2-3) zigotos imaturos, (4-5) zigotos maduros, (6) células vegetativas. D. *M. Calcarea* zigotos sendo formados por conjugação de dois filamentos (modificado de Parcher, 1932, figs. 34, p. 63 e 71-72, pp. 84-85)..... 89
- Figura III.4** Espécimes do gênero *Tetraporina* observados em microscopia eletrônica de varredura, provenientes (A) da Formação Rio Bonito, poço HN-25-RS, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, e (B-C) do Subgrupo Itararé, Pensilvaniano da Bacia do Paraná, em Itaporanga, São Paulo, com destaque (C) para a presença de pregas sobre a área dos ângulos. Escala:10 µm..... 89
- Figura III.5** Complexo *Tetraporina*: A-F Poço HN-25-RS (A. MP-P 5754, E.F. P29-3; B. MP-P 5766, E.F. S51-4; C. MP-P 5751, E.F. F36-1; D. MP-P 5750, E.F. M37-3; E. MP-P 5750, E.F. V43; F. MP-P 5751, E.F. E39-2). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm..... 93
- Figura III.6** Complexo *Pilasporites*: A-H Poço HN-25-RS (A. MP-P 5751, E.F. R42; B. MP-P 7548, E.F. N36-1; C. MP-P 5750, E.F. S42-2; D. MP-P 7548, E.F. P43-4; E. MP-P 5748, E.F. B53-1; F. MP-P 5748, E.F. L49-2; G. MP-P 5748, E.F. Y49; H. MP-P 5779, E.F. P40-1). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm 106
- Figura III.7** Ciclo de vida de algas Prasinofíceas (*Pterospermella*): A = Fase móvel, B = Início da fase de ficoma, não móvel, C - D = Fase de ficoma em sucessivos estádios de desenvolvimento (D1 – Vista polar; D2 – vista lateral) E = Libertação do saco interior, sendo o ficoma resistente incorporado nos sedimentos F = Saco interior com as formas flageladas, móveis, que reproduzem o ciclo de vida (Modificado de Pereira, 2004)..... 108
- Figura III.8** Classe Prasinophyceae: A-B Gênero *Leiosphaeridia* (A. Poço HN-25-RS, MP-P

5781, E.F. Q29; B. Poço HN-25-RS, MP-P 5751, E.F. D45-1); C-D Gênero *Maculatasporites* (C. Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. W37; D. Poço HN-05-RS, MP-P 6145, E.F. P43-3); E-F Gênero *Tasmanites* (E. Poço HN-05-RS, MP-P 6073, E.F. R58; F. Poço HN-25-RS, MP-P 5764, E.F. G56-3). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm..... 117

Capítulo IV

- Figura IV.1** *N. multistriata* (Brito) Combaz *et al.*, 1967. A. MP-P 6249, E.F. D37; B. MP-P 6245, E.F. O38-3; C. Souza *et al.* 2003, estampa 5, fig. 12 - Subgrupo Itararé, Bacia do Paraná, Pensilvaniano; D. MP-P 6239, E.F. E46-4; E. MP-P 6245, E.F. Q36-4; F. Souza *et al.* 2003, estampa 5, fig. 11- Subgrupo Itararé, Bacia do Paraná, Pensilvaniano; G. Lâmina 36 e H. Lâmina 39 - Formação Pimenteira, Bacia do Parnaíba, Devoniano. (As lâminas referentes as ilustrações A, B, D e E estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. As lâminas referentes as ilustrações C e F estão depositadas no Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo sob prefixo GP-4E. As lâminas referentes as ilustrações G and H estão depositadas no Laboratório de Paleocologia do Museu Nacional, na Universidade Federal do Rio de Janeiro. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 20 µm..... 128
- Figura IV.2** Vesículas estriadas observadas em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do Subgrupo Itararé, Pensilvaniano da Bacia do Paraná, em Itaporanga, São Paulo, mostrando detalhes (B e C) das estrias (continuidade e preservação) de um simples espécime..... 129
- Figura IV.3** Relação entre o eixo longitudinal (EL) e o eixo transversal (ET) em 161 espécimes de vesícula estriada medidos..... 131
- Figura IV.4** Variação na forma das terminações em 124 espécimes de vesículas estriadas de depósitos do Devoniano, Carbonífero e Permiano..... 133
- Figura IV.5** Novas ilustrações do holótipo de *N. multistriata* (Brito) Combaz *et al.*, 1967, mostrando detalhes da ornamentação da parede (Poço PMst-1-MA, # 43, amostra 1408-1411 m de profundidade, depositado no DNPM-RJ)..... 137
- Figura IV.6** Distribuição estratigráfica e paleogeográfica de espécies referidas a *N. multistriata* no Devoniano, Carbonífero e Permiano (paleogeografia baseada em Torvisk & Cocks, 2004)..... 146

Capítulo V

- Figura V.1** Estrutura da parede no gênero *Portalites*, comportando anéis concêntricos, caráter aqui interpretado como efeito diferencial de foco em microscopia óptica. A. Desenho esquemático. B. MP-P 6974, E.F. D34. A lâmina referente à ilustração B está depositada no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F.

	(coordenadas <i>England Finder</i>). Escala: 10 μm	153
Figura V.2	Espécime referente a <i>Portalites gondwanensis</i> observado em microscopia eletrônica de varredura, destacando a estrutura da parede. A. Parede não estratificada, heterogênea e não compacta. B. Detalhe da estrutura. Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul.....	153
Figura V.3	Espécime do gênero <i>Portalites</i> , observado em microscopia eletrônica de varredura evidenciando desgaste da ornamentação da parede. Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul.....	157
Figura V.4	Espécimes do gênero <i>Portalites</i> observados em microscopia óptica, com destaque para o “poro canal” ou “canal aspis” na porção espessada da parede: A. Representação esquemática. B. MP-P 6973, E.F. T41-2; C. MP-P 6973, E.F. G49-1, D. MP-P 7547 E.F. R46; MP-P 6974, E.F. D34. As lâminas referentes as ilustração B, C e D estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas <i>England Finder</i>). Escala: 10 μm	157
Figura V.5	Medidas do diâmetro equatorial das vesículas estudadas, incluindo as dimensões dos espécimes publicados (—) e espécimes inéditos (┌─┐).....	159
Figura V.6	Gênero <i>Portalites</i> . A-C <i>Portalites gondwanensis</i> (A. Espécime observado em microscopia eletrônica de varredura; B. MP-P 7546, E.F. R51-1; C. MP-P 6975, E.F. K38); D-F <i>Portalites baculus</i> (D. Espécime observado em microscopia eletrônica de varredura; E. MP-P 6971, E.F. T35-2; F. MP-P 7546, E.F. F62-2). Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul. As lâminas referentes as ilustrações B, C, E e F estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas <i>England Finder</i>). Escala: 10 μm	169
Figura V.7	Distribuição estratigráfica e paleogeográfica de espécies referidas ao gênero <i>Portalites</i> no Carbonífero e Permiano. (paleogeografia baseada em Torvisk & Cocks, 2004).....	171

Capítulo VI

Figura VI.1	Representação resumida das associações registradas para o intervalo Permiano do poço HN-25-RS, Bacia do Paraná, no sul do Brasil.....	177
--------------------	---	-----

LISTA DE TABELAS

Capítulo I

Tabela I.1	Lista de lâminas analisadas no estudo dos testemunhos HN-05-RS e HN-25-RS, de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P, estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, LPMMT-IG/UFRGS).....	15
-------------------	--	----

Tabela I.2	Relação de contribuições referentes a gêneros de acritarcos e algas clorofíceas ocorrentes em depósitos do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do paran�, listados de acordo com suas esp�cies e respectivas unidades litoestratigr�ficas, aqui enumeradas em ordem cronol�gica. Os destaques s�o referentes a disserta��es de mestrado e teses de doutoramento. 1. Tiwari & Navale (1967); 2. Nahuys <i>et al.</i> (1968); 3. Cauduro (1970); 4. Daemon & Quadros (1970); 5. Marques-Toigo & Pons (1974); 6. Kemp (1975); 7. Marques-Toigo <i>et al.</i> (1975); 8. Ybert (1975); 9. Burjack (1976); 10. Pons (1976); 11. Saad (1977); 12. Bortoluzzi <i>et al.</i> (1978); 13. Arai & R�sler (1980); 14. Dias Fabr�cio (1981); 15. Leibnitz (1981); 16. Marques-Toigo <i>et al.</i> (1981a); 17. Marques-Toigo <i>et al.</i> (1981b); 18. Cazzulo-Klepzig <i>et al.</i> (1982); 19. Corr�a da Silva <i>et al.</i> (1982); 20. Marques-Toigo <i>et al.</i> (1982); 21. Dias Fabr�cio (1983); 22. Burjack (1984); 23. Corr�a da Silva <i>et al.</i> (1984); 24. Guerra-Sommer <i>et al.</i> (1984); 25. Marques-Toigo & Correa da Silva (1984); 26. Marques-Toigo <i>et al.</i> (1984); 27. Piccoli <i>et al.</i> (1984a); 28. Piccoli <i>et al.</i> (1984b); 29. Corr�a da Silva & Marques-Toigo (1985); 30. Picarelli & Marques-Toigo (1985); 31. Sundaram (1986); 32. Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabr�cio (1987); 33. Picarelli <i>et al.</i> (1987); 34. Cazzulo-Klepzig <i>et al.</i> (1989); 35. Guerra-Sommer <i>et al.</i> (1991); 36. Piccoli <i>et al.</i> (1991); 37. Daemon <i>et al.</i> (1992); 38. Dias (1993); 39. Picarelli <i>et al.</i> (1993); 40. Weschenfelder <i>et al.</i> (1994); 41. Corr�a da Silva <i>et al.</i> (1996); 42. Souza (1996); 43. Cazzulo-Klepzig & Marques-Toigo (1998); 44. Holz & Dias (1998); 45. Souza (1998); 46. Meyer & Marques-Toigo (2000); 47. Souza (2000); 48. Souza <i>et al.</i> (2000); 49. Cazzulo-Klepzig (2001); 50. Longhim <i>et al.</i> (2002); 51. Quadros (2002); 52. di Pasquo <i>et al.</i> (2003a, b); 53. Souza (2003); 54. Souza <i>et al.</i> (2003); 55. Souza & Callegari (2004); 56. Cazzulo-Klepzig <i>et al.</i> (2005); 57. Jasper <i>et al.</i> (2006); 58. Smaniotto <i>et al.</i> (2006); 59. Souza <i>et al.</i> (2006); 60. Longhim (2007); 61. Cazzulo-Klepzig <i>et al.</i> (2009); 62. Mori & Souza (2010); 63. Souza <i>et al.</i> (2010).....	27
-------------------	---	----

Cap tulo III

Tabela III.1	Listagem de prov�veis representantes f�sseis de algas zignemat�ceas e seus respectivos an�logos modernos, com destaque para os g�neros registrados no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paran� (modificado de Grenfell, 1995).....	82
---------------------	--	----

Tabela III.2	Medidas dos diâmetros longitudinais correspondentes às espécies dos gêneros <i>Pilasporites</i> e <i>Brazilea</i> , conforme proposto originalmente e material inédito proveniente de amostras dos poços HN-25-RS e HN-05-RS apresentados na figura I.2 e tabela I.1.....	102
---------------------	---	-----

Capítulo IV

Tabela IV.1	Registro de todos os táxons utilizados neste trabalho para comparação. Dados taxonômicos e morfométricos são de acordo com a publicação original (n.d.: dado não informado na fonte).....	123
Tabela IV.2	Lista de lâminas analisadas no estudo das vesículas estriadas dos gêneros <i>Navifusa</i> e <i>Deusilites</i> , de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, IGeo/UFRGS).....	124
Tabela IV.3	Medidas de todos os espécimes inéditos aqui analisados (dados sobre a procedência estratigráfica informados na Tabela IV.2).....	124

Capítulo V

Tabela V.1	Lista de lâminas analisadas no estudo do gênero <i>Portalites</i> , de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, IGeo/UFRGS).....	151
Tabela V.2	Listagem dos valores mínimos e máximos e as médias da espessura da parede, medidos em 113 espécimes do gênero <i>Portalites</i> Hemer & Nygreen 1967.....	155
Tabela V.3	Número de ocorrências de espécies do gênero <i>Portalites</i> de acordo com a idade e região do Gondwana. () Número de registros, * registros inéditos.....	170

APRESENTAÇÃO

Esta Tese de Doutorado foi realizada no Laboratório de Palinologia “Marleni Marques-Toigo”, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LPMMT- IG/UFRGS) e, é aqui apresentada sob a forma de monografia.

Nesse trabalho é apresentada uma revisão e análise taxonômica crítica sobre cistos de parede orgânica fósseis, selecionados e identificados como acritarcos (*sensu strictu*) e outros gêneros pertencentes às algas clorofíceas, ocorrentes nos depósitos carboníferos e permianos da Bacia do Paraná, sob uma nova abordagem. O documento está dividido em seis capítulos: **Capítulo I. Aspectos introdutórios.** Aborda as características gerais do Grupo Acritarcha e algas da Divisão Chlorophyta, bem como a situação das publicações referentes ao intervalo selecionado. Segue a apresentação da hipótese de trabalho, justificativas e objetivos, materiais e métodos, encerrando o capítulo com uma análise do contexto geológico e estratigráfico da Bacia do Paraná para o período citado.

Capítulo II. Análise taxonômica do Grupo Acritarcha. Apresenta a análise taxonômica do Grupo Acritarcha, a revisão dos registros para a Bacia do Paraná e a proposição de uma nova abordagem taxonômica para este grupo.

Capítulo III. Análise taxonômica das Algas Clorofíceas. Apresenta a análise das algas de acordo com a classe a qual pertencem: Zygnemaphyceae, Chlorophyceae e Prasinophyceae, bem como nova abordagem e proposta taxonômica para determinados táxons.

Capítulo IV. Análise taxonômica, bioestratigráfica, paleoambiental e paleogeográfica de *Navifusa Multistriata* (Brito) Combaz *et al.* 1967. É realizada uma avaliação completa deste táxon, sob nova abordagem taxonômica e propostas emendas para o gênero *Navifusa* e para a espécie *Navifusa multistriata*.

Capítulo V. Análise taxonômica, bioestratigráfica e paleogeográfica do gênero *Portalites* Hemer & Nygreen 1967. O capítulo apresenta a análise de todos os exemplares atribuíveis ou comparáveis às espécies de *Portalites* e a proposta de diagnose e descrição mais detalhadas para o gênero e espécies vinculadas.

Capítulo VI. Integração dos resultados. Este capítulo encerra o trabalho demonstrando as associações do fitoplâncton estudado, considerações finais e recomendações para pesquisas futuras.

CAPÍTULO I. ASPECTOS INTRODUTÓRIOS

I.1. Introdução

A Palinologia, termo cunhado por H.A. Hyde e D.A. Williams em 1944 para designar o estudo morfológico dos grãos de pólen e esporos, suas aplicações e modo de dispersão, tem atualmente um conceito mais amplo. Trata do estudo da matéria orgânica microscópica que persiste após a dissolução por ácido clorídrico (HCl) e ácido fluorídrico (HF) dos componentes inorgânicos de uma rocha sedimentar. O material orgânico que resta é constituído por três grandes grupos. Os **palinomorfos** compreendem esporomorfos (esporos de briófitas e pteridófitas e grãos de pólen de gimnospermas e angiospermas); cistos de dinoflagelados e outros elementos algálicos (clorofíceas); acritarcos; escolocodontes; algumas estruturas de fungos; e, quitinozoários. Restos de material vegetal, tais como cutículas e microfragmentos de lenhos são denominados **fitoclastos**, enquanto os registros de matéria degradada, ou semi-degradada são denominados **matéria orgânica amorfa**.

Dentre os elementos citados, o Grupo Acritarcha e algas da Divisão Chlorophyta são muito utilizados para fins bioestratigráficos e de interpretação paleoambiental em diversas partes do mundo, especialmente para depósitos do Paleozóico inferior e médio, entre o Cambriano e o Devoniano.

O termo “Acritarcha” foi introduzido por Evitt (1963) para reunir palinomorfos distintos dos esporomorfos ou quitinozoários, e cuja afinidade biológica fosse desconhecida. Constituem geralmente vesículas, ornamentadas ou não, de dimensões diminutas, correspondentes, provavelmente, a cistos do fitoplâncton marinho. Portanto, do ponto de vista da sistemática biológica, trata-se de um agrupamento artificial, embora seja incluído no código internacional de nomenclatura botânica, com classificação exclusivamente baseada em caracteres morfológicos.

As algas da Divisão Chlorophyta possuem pelo menos 17.000 espécies registradas (Raven *et al.*, 2007) e uma organização celular eucariótica; podem ser unicelulares, coloniais ou multicelulares, e suas dimensões variam de micrometros a metros. Apresentam clorofila **a** e **b** e carotenóides. A substância de reserva é sempre o amido, pelo que são consideradas

ancestrais das plantas terrestres. O ciclo de vida das algas verdes é extremamente variável. Nesse trabalho, é adotada a opinião de Colbath (1996), pela qual as algas das classes Zygnemaphyceae Round 1961, Chlorophyceae Kützing 1843 (Ordem Chlorococcales Marchand 1895) e Prasinophyceae Christensen 1962 são incluídas na Divisão Chlorophyta.

Ao longo das últimas décadas, vários gêneros foram instituídos e incluídos no Grupo Acritarcha, principalmente por não possuírem análogos modernos, dificultando uma atribuição sistemática mais próxima da classificação biológica atual. Por outro lado, estudos mais aprofundados têm demonstrado que alguns gêneros correspondem a determinados grupos de algas. Assim, diversos gêneros foram realocados para ordens e classes das divisões Chlorophyta e Pyrrophyta, além de suspeitas de que certos táxons podem estar relacionados a esporos de fungos.

Diversos trabalhos taxonômicos, bioestratigráficos e paleoambientais, com esses palinórfos, são conhecidos na literatura, especialmente para depósitos de idade entre o Cambriano e o Devoniano para os acritarcos (Downie *et al.*, 1963; Brito, 1967a, b; Loeblich, 1969; Jacobson, 1979; Fensome *et al.*, 1990; Martin, 1993; Rubinstein, 1993, 1995; Rubinstein & Toro, 2001; Montenari & Leppig, 2003; Mullins & Servais, 2008; Riegel, 2008; Rubinstein *et al.*, 2008; entre outros) e, para as algas clorofíceas (Guy-Ohlson & Boalch, 1992; Grenfell, 1995; Guy-Ohlson, 1992, 1996; Molyneux *et al.*, 1996; Riegel, 2008; Gonzáles, 2009). Juntamente com quitinozoários, esses elementos algálicos constituíram parte do registro microfossilífero de parede orgânica dos ambientes aquáticos em todo o planeta, na maioria representando fácies marinhas. Esporos também podem ser encontrados associados, dependendo da proximidade continental e da idade desses estratos.

Durante o Carbonífero e o Permiano ocorreu um “*blackout*” do fitoplâncton (Winslow, 1962; Wicander, 1975; Molyneux *et al.*, 1984; Vanguetaine, 1986; Le Hérisse *et al.*, 2000; Filipiak, 2005; Riegel, 2008). Por essa razão, a abundância de acritarcos nas associações dessas idades é reduzida, limitando análises taxonômicas mais profundas e, conseqüentemente, sua aplicação para fins bioestratigráficos.

Nas bacias intracratônicas brasileiras, a maior parte dos trabalhos enfocando o Grupo Acritarcha e algas da Divisão Chlorophyta é relativa aos depósitos ordovicianos na Bacia do Solimões (Quadros, 1986); silurianos nas bacias do Parnaíba e Amazonas (Brito, 1967a; Quadros, 1985, Cardoso, 2002) e devonianos nas bacias do Parnaíba, Amazonas e Paraná (Brito, 1965 e 1967a,b; 1969; Quadros, 1982; Quadros, 1985; Oliveira, 1997; Quadros, 1999; Mauller, 2008), uma vez que comportam conjuntos com diversidade e

abundância, tal como em outras bacias coetâneas de outras regiões do Gondwana (Jardiné *et al.*, 1974; Hill & Molyneux, 1988; Le Hérisse, 2002; Quintavalle & Playford, 2008) e da Euroamérica (Li *et al.* 2002; Brück & Vanguestaine, 2004; Mullins *et al.* 2004; Stricanne *et al.*, 2004; Filipiak, 2005; Playford & Wicander, 2006; Wicander & Playford, 2008).

Na Bacia do Paraná, o intervalo Pensilvaniano a Permiano é relativamente rico em palinórfos, especialmente os representantes da vegetação terrestre. Esporos e grãos de pólen são os palinórfos mais comuns, com os quais diversos zoneamentos bioestratigráficos foram efetuados (Daemon & Quadros, 1970; Souza & Marques-Toigo, 2003, 2005; Souza, 2006). Acritarcos são pouco numerosos e restritos a determinados níveis estratigráficos, refletindo preferências ambientais. Os trabalhos realizados concernentes a acritarcos e algas afins para o intervalo são, em sua maioria, referentes à citações, em muitos dos casos, carentes de descrições e ilustrações, e concentrados nos depósitos de carvão do sul do país.

Para este intervalo de tempo poucos estudos sistemáticos desses elementos fitoplanctônicos têm sido empreendidos. Mullins & Servais (2008) contabilizaram um total de noventa e dois trabalhos publicados mundialmente, principalmente para o Mississippiano, com apenas quatro trabalhos publicados para o Pensilvaniano. Contudo, nos últimos anos o número de publicações para este grupo na América do Sul tem aumentado (*e.g.*, di Pasquo & Azcuy, 1997; Souza, 1998; Césari & Gutiérrez, 2001; Quadros, 2002).

Nas considerações relativas aos elementos fitoplanctônicos constata-se que o tratamento taxonômico foi, na maioria das vezes, baseado apenas em diferenças morfológicas que podem, na realidade, refletir variações intraespecíficas. A paleopalínologia possui poucas bases de comparação com espécies viventes, que por sua vez tem utilizado estudos de biologia molecular, análises químicas, ciclos de reprodução e ontogenia e fisiologia na elucidação de muitos questionamentos sistemáticos. Portanto, muitos resultados alcançados apenas com análises morfológicas resultam em grande número de táxons, diferenciados com base no tamanho, natureza e dimensões de estruturas ornamentais, caracteres que muitas vezes não representam autêntica diferença específica.

Os efeitos tafonômicos, principalmente o grau de preservação dos palinórfos, constituem outro elemento de controvérsias taxonômicas. Alguns caracteres diagnósticos considerados nestas análises, como ornamentação de superfícies externas, podem ser mascarados por condições de preservação diferenciadas, não refletindo variação morfológica real.

I.2. Hipótese

Como o modelo de distribuição de acritarcos e algas clorofíceas representa importante ferramenta para a paleogeografia e reconstruções paleoambientais (Vavrdová & Isaacson, 1999; Le Hérisse *et al.*, 1997), uma pesquisa voltada para a análise pormenorizada desses elementos no intervalo entre o Carbonífero e Permiano pode auxiliar na resolução de questões paleoambientais ainda controversas na Bacia do Paraná, como mudanças no nível relativo do mar e delimitação de ambientes deposicionais aquáticos, marinhos ou não.

Considerando que as pesquisas para os acritarcos e clorofíceas, nesta bacia, são limitadas principalmente a regiões de pesquisas de carvão, espera-se, com um estudo taxonômico detalhado do intervalo pensilvaniano-permiano, atingir um maior conhecimento a respeito dos táxons registrados ao longo dos intervalos selecionados. Sistemas tradicionais de classificação taxonômica reúnem os elementos algálicos de acordo com sua morfologia externa, o que não é suficiente para seu reconhecimento. Apesar desse enfoque tradicional produzir respostas satisfatórias para a classificação das espécies, pode se tornar subjetivo na medida em são atribuídos valores diferenciados para os caracteres utilizados na identificação. Sendo assim, não é difícil encontrar classificações diferentes para grupos de organismos muito semelhantes entre si, tais como os gêneros *Pilasporites* e *Brazilea* e, *Circulisporites* e *Elosporites*.

Em outros sistemas de classificação, para as algas modernas, a evidência de parentesco pode ser revelada pelos estudos ultraestruturais de mitose, citocinese e células reprodutivas, bem como através de semelhanças bioquímicas e moleculares (Raven *et al.*, 2007), no entanto, são limitados ou impraticáveis para pesquisas paleontológicas, uma vez que o material preservado no registro geralmente é composto de estruturas mais resistentes, quase sempre partes externas do organismo.

Uma nova abordagem taxonômica vem complementar as pesquisas em trabalhos realizados com algas: a avaliação dos ciclos ontogenéticos, tal como já fôra feito para determinados táxons (Brito, 1967b; Daemon *et al.*, 1967; Guy-Ohlson, 1996; Gonzáles, 2009; Moczydlowska, 2010).

A ontogenia trata do desenvolvimento (total ou parcial) de um organismo. A série de mudanças de forma que cada indivíduo apresenta durante todo o período de seu ciclo reprodutivo pode ter durações distintas dependendo da espécie. As algas atuais têm ciclos de vida relativamente curtos, sendo possível a observação de mais de um estágio do desenvolvimento em curto período. Se essa teoria pode ser aplicada aos fósseis, pode-se encontrar formas semelhantes com pequenas diferenciações morfológicas, denotando possíveis estágios ontogenéticos distintos do mesmo táxon.

Brito (1967b), ao propor um novo subgrupo de *Acritarcha* baseado no gênero *Maranhites* Brito 1965, apresentou também uma revisão geral do táxon, enfatizando que a grande variedade de formas incluídas em *Maranhites brasiliensis* representa características intermediárias entre os espécimes, sendo difícil a proposição de outros novos táxons.

Daemon *et al.* (1967), a partir do estudo do gênero *Maranhites* Brito 1965, observaram uma grande variedade de formas intimamente relacionadas entre si. De acordo com os autores, do ponto de vista biológico apenas uma designação genérica e específica deveria ser usado para este conjunto de espécimes. As variações infraespecíficas seriam então designadas informalmente como sete “formas” principais, apresentando todos os graus de transição entre elas, corroborando as observações de Brito (1967b). Mais recentemente, Gonzáles (2009) apresentou a análise do gênero, destacando controvérsias existentes em nível infragenérico. O material bem preservado do Devoniano Superior, do sudoeste da Espanha possibilitou novos estudos sobre a morfologia e possíveis funções de algumas estruturas. Observações referentes à variabilidade morfológica de formas semelhantes possibilitaram a revisão da categoria sistemática de espécies previamente atribuídas ao gênero. Muitas destas espécies foram consideradas representantes de diferentes estágios ontogenéticos de uma mesma espécie. O reconhecimento de mudanças intraespecíficas produzidas durante o crescimento de *Maranhites* pode facilitar a identificação de variações morfológicas induzidas por fatores paleoambientais.

Segundo Guy-Ohlson (1996), as diferenças e variações encontradas no ficoma e fase móvel (fases do desenvolvimento de uma alga), tais como o tamanho e a superfície de ornamentação, aparentemente dependem do estágio de desenvolvimento no momento da observação. Nos espécimes fósseis, essas variações morfológicas dependem dos estágios de desenvolvimento ocorridos e a seleção durante o processo sedimentar. Essas observações levaram o autor a sugerir que ao invés de diferentes espécies, deve haver, de fato, diversos morfotipos.

Moczydlowska (2010), estudando acritarcos do Cambriano inicial, observou características fenéticas (classificação que oferece rápida identificação das formas sem considerar as relações de parentesco entre elas, apenas baseada na similaridade fenotípica), que permitem uma comparação com microalgas modernas e o reconhecimento de vários estágios de desenvolvimento do seu ciclo de vida. Estas fases compreendem alternância de gerações e várias etapas no crescimento do organismo, que difere não apenas morfológicamente, mas também em seu modo de vida (planctônico ou bentônico). As etapas do desenvolvimento são representadas por diferentes morfotipos que apresentam feições diagnósticas para sua função naquele estágio.

O caráter subjetivo das classificações taxonômicas na paleopalínologia aliado às distintas condições durante a seleção sedimentar e a história tafonômica de cada estrato, limitam as análises baseadas apenas na morfologia. Entretanto, como foi visto nos trabalhos anteriormente citados, uma abordagem diferenciada pode otimizar o processo de classificação de espécimes em uma amostra. A análise detalhada dos caracteres morfológicos em um mesmo horizonte e/ou seção estratigráfica, considerando variações intraespecíficas como diferentes etapas de desenvolvimento no ciclo de vida do organismo pode proporcionar uma visão taxonômica convenientemente mais ordenada. É necessário que esse raciocínio leve em conta as condições de preservação dos fósseis, pois a tafonomia pode mascarar feições importantes na estrutura dos microfósseis. Não obstante todos os trabalhos taxonômicos disponíveis, este novo enfoque pretende somar esforços no sentido de melhorar o entendimento dos táxons aqui selecionados.

I.3. Justificativas e objetivos

Embora haja ocorrências registradas de acritarcos e algas em determinados estratos do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, o estudo paleopalínológico detalhado desses depósitos esteve mais concentrado nos esporomorfos, em virtude de que estes são mais abundantes e profícuos nas propostas palinoestratigráficas.

Os trabalhos realizados para o intervalo Permo-Carbonífero da bacia são, em sua maioria, referentes à citações, em muitos dos casos, carentes de descrições e ilustrações e concentrados nos depósitos de carvão do sul do país.

Embora a controvérsia do ponto de vista de afinidade biológica esteja longe de ser resolvida, a importância do Grupo Acritarcha e algas Clorofíceas em trabalhos de interpretação e reconstituições do paleoambiente é indiscutível.

Tendo em vista as considerações apresentadas e a constatação da necessidade de um reajuste taxonômico em algumas formas, este trabalho tem por objetivo, **através de uma nova abordagem, apresentar uma revisão e análise taxonômica crítica sobre cistos de parede orgânica fósseis, selecionados e identificados como acritarcos (*sensu strictu*) e outros gêneros pertencentes às algas clorofíceas, ocorrentes nos depósitos carboníferos e permianos da Bacia do Paraná.** Este tratamento taxonômico diferenciado considera os ciclos ontogenéticos e os processos tafonômicos dos táxons estudados. Desse modo serão enfocados os principais caracteres morfológicos e modo de classificação, bem como sua distribuição estratigráfica, potencial paleoecológico e prováveis problemas de vinculação biológica quando possível.

Os táxons abordados neste trabalho incluem todos os espécimes registrados na Bacia do Paraná, no intervalo acima citado. A listagem está de acordo com a proposta taxonômica original para os seguintes gêneros:

GRUPO ACRITARCHA

- **Gênero *Micrhystridium*** (Deflandre) Downie & Sarjeant 1963 emend. Sarjeant 1967
- **Gênero *Baltisphaeridium*** (Eisenack 1958) Downie & Sarjeant 1963
- **Gênero *Comasphaeridium*** Staplin, Jansonius & Pocock 1965 emend. Sarjeant & Stancliffe 1994
- **Gênero *Veryhachium*** (Deunff 1954) ex Downie 1959 (Downie & Sarjeant, 1963) emend. Turner 1984
- **Gênero *Portalites*** Hemer & Nygreen 1967
- **Gênero *Spongocystia*** Segroves 1967
- **Gênero *Arabisphaera*** Hemer & Nygreen 1967

ALGAS DA DIVISÃO CHLOROPHYTA

- **Gênero *Botryococcus*** Kützing 1849
- **Gênero *Quadrisporites*** (Hennelly) Potonié & Lele 1961
- **Gênero *Tetraporina*** (Naumova) Naumova emend. Kar & Bose 1976
- **Gênero *Balmeella*** Pant & Mehra 1963
- **Gênero *Circulisporites*** de Jersey emend. Norris 1965
- **Gênero *Elosporites*** Dias Fabrício 1981
- **Gênero *Pilasporites*** (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967
- **Gênero *Brazilea*** Tiwari & Navale 1967
- **Gênero *Kagulubeites (Congoites)*** Bose & Maheshwari 1968
- **Gênero *Cymatiosphaera*** Wetzel 1933 *ex* Deflandre 1954
- **Gênero *Dictyotidium*** Eisenack emend. Staplin 1961
- **Gênero *Leiosphaeridia*** Eisenack 1958
- **Gênero *Maculatasporites*** Tiwari 1964
- **Gênero *Tasmanites*** (Newton) Schopf, Wilson & Bentall 1944
- ***Navifusa multistriata*** (Brito 1965) Combaz *et al.*, 1967
- ***Deusilites tenuistriatus*** Gutiérrez, Césari & Archangelsky 1997

I.4. Métodos e materiais

Sistemas tradicionais de classificação taxonômica reúnem os elementos algálicos de acordo unicamente com sua morfologia externa, sem considerar que determinado caracter pode variar ao longo do ciclo de vida de uma espécie, representando uma adequação aos requerimentos fisiológicos do estágio em que se encontra. Dentre as várias formas resultantes de um ciclo de desenvolvimento, aquelas que apresentarem condições de acordo com a constituição química e física, poderão ser fossilizadas. Portanto, é possível encontrar diferentes fases do desenvolvimento de uma espécie em associação.

A nova abordagem para tratamento taxonômico dos elementos fitoplactônicos, aqui proposta, tem como base a análise morfológica das associações em um mesmo nível

estratigráfico e na vertical, considerando o exame criterioso e detalhado de formas semelhantes, tendo em conta principalmente, variações ontogenéticas e tafonômicas.

Muitas vezes a variação de tamanho, ornamentações na superfície externa e contorno geral da vesícula são características que apresentam pequenas mudanças formando uma linha gradacional na população analisada. As diferenças são discutidas considerando também as condições de preservação do material e os efeitos tafonômicos.

Para esta avaliação fez-se necessário:

- Revisão de todas as descrições e/ou ilustrações disponíveis em trabalhos publicados ou inéditos (dissertações, teses, outras monografias);
- Análise taxonômica crítica e detalhada sobre cistos de parede orgânica fósseis, selecionados e identificados como acritarcos (*sensu strictu*) e algas clorofíceas, ocorrentes nos depósitos carboníferos e permianos da Bacia do Paraná, utilizando nova abordagem;
- Interpretação das diferenças e semelhanças morfológicas encontradas nos diversos espécimes com base no entendimento da ontogenia (ciclo de vida e desenvolvimento) do grupo;
- Avaliação da história tafonômica do material analisado;
- Utilização de técnicas como a microscopia óptica com luz fluorescente, visando obter maior visibilidade na observação das vesículas com paredes muito claras ou transparentes;
- Utilização da microscopia eletrônica de varredura, quando possível (na presença de uma quantidade significativa de espécimes relativos à forma que está sendo estudada na amostra) para análise de detalhes estruturais.

O estudo e as imagens produzidas foram realizadas sob microscopia óptica, luz branca e fluorescência (LPMMT- IG/UFRGS) e microscopia eletrônica de varredura (Centro de Microscopia Eletrônica - CME-UFRGS).

I.4.1. Seleção de material

Para todos os táxons estudados foi realizado (i) uma revisão de todas as descrições e/ou ilustrações disponíveis em trabalhos publicados ou inéditos (relatórios internos, monografias, dissertações de mestrado e teses de doutoramento); (ii) estudos de lâminas depositadas nas principais coleções científicas que compreendem amostras de localidades (afloramentos e testemunhos de sondagem) do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, a saber: Palinoteca do Laboratório de Palinologia Marleni Marques Toigo, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LPMMT- IG/UFRGS, codificação MP-P); Palinoteca do Instituto Geológico da Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo (IG SMA-SP, codificação IG-P); Palinoteca do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (GP-4E); (iii) estudo de novas lâminas confeccionadas a partir de resíduos palinológicos depositados nas palinotecas supramencionadas, referentes a localidades citadas em trabalhos publicados ou inéditos.

Para a análise dos acritarcos, além das ilustrações da literatura, foram reanalisadas todas as lâminas referentes aos trabalhos publicados na Bacia do Paraná que se encontram depositadas no LPMMT- IG/UFRGS (Leipnitz, 1981; Marques-Toigo *et al.*, 1981a, b; Cazzulo-Klepzig & Dias Fabrício, 1987; Picarelli *et al.*, 1987; Sundaram, 1986; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 1989; Dias, 1993).

No estudo das vesículas estriadas dos gêneros *Navifusa* e *Deusilites*, lâminas adicionais foram obtidas de material previamente coletado de Itaporanga (di Pasquo *et al.*, 2003a), Araçoiaba da Serra (Souza, 1998, 2003; Souza *et al.*, 2003), Jundiá (Souza *et al.*, 2000), bem como novos materiais oriundos de determinados depósitos do Paleozóico Superior, em bacias do Gondwana. Os materiais selecionados a partir de novos estratos devonianos foram amostrados das bacias do Parnaíba e do Paraná, no Brasil. Parte dos dados provenientes do Devoniano da Bacia do Parnaíba foram cedidos por Viviane Trindade e Marcelo Carvalho, do Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro.

Além disso, foi realizado o re-exame do holótipo de *Navifusa multistriata* (Brito) Eisenack 1976 com a colaboração da Dra. Norma Maria da Costa Cruz que proporcionou o

acesso ao material tipo, depositado no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), no Rio de Janeiro.

Na análise do gênero *Portalites*, além de lâminas previamente depositadas nas coleções institucionais (LPMMT- IG/UFRGS; IG SMA-SP), relativas a amostras provenientes dos níveis de carvão de Candiota e Quitéria, Formação Rio Bonito, no Estado do Rio Grande do Sul, foram selecionadas e produzidas novas lâminas.

Para facilitar a leitura, as listas completas dos materiais estudados, especificamente dos gêneros *Navifusa* e *Portalites*, são apresentadas nos respectivos capítulos concernentes a estes táxons (cap. IV, tabela IV.1 e IV.2; cap. V, tabela V.1, respectivamente).

Além da literatura pertinente e do material citado acima, como material de apoio, foram selecionadas amostras de testemunhos de sondagem de dois poços perfurados no sul do estado do Rio Grande do Sul, coletados na sede da CPRM-RS em Caçapava do Sul (fig. I.1), com amostragem de alta resolução (métrica à centimétrica), atravessando diversas unidades permianas da Bacia do Paraná. Os testemunhos HN-05-RS e HN-25-RS (fig. I.2) foram selecionados de acordo com estudos prévios realizados pelo grupo de pesquisas (P.A. Souza, R. Iannuzzi, R.C. Lopes). As amostras foram tomadas ao longo de todo o testemunho, com preferência para os níveis pelíticos onde é mais provável a recuperação de microfósseis de parede orgânica. Uma listagem completa das lâminas confeccionadas com o material dos poços acima citados é apresentada na tabela I.1.

Mori (2010) apresentou os resultados bioestratigráficos destes poços, resultando em significativo controle estratigráfico.

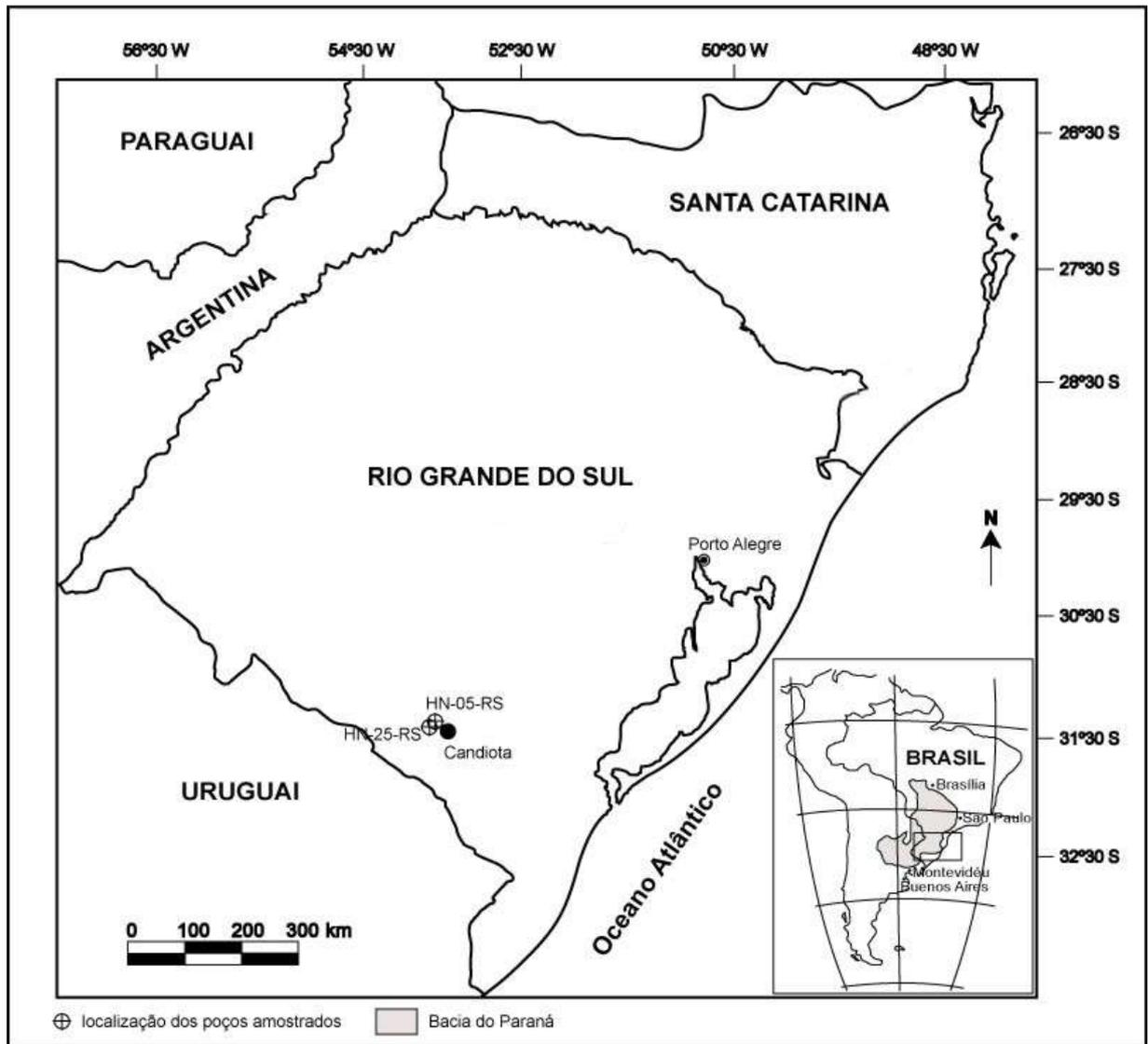


Figura I.1 - Localização dos poços HN-05-RS e HN-25-RS.

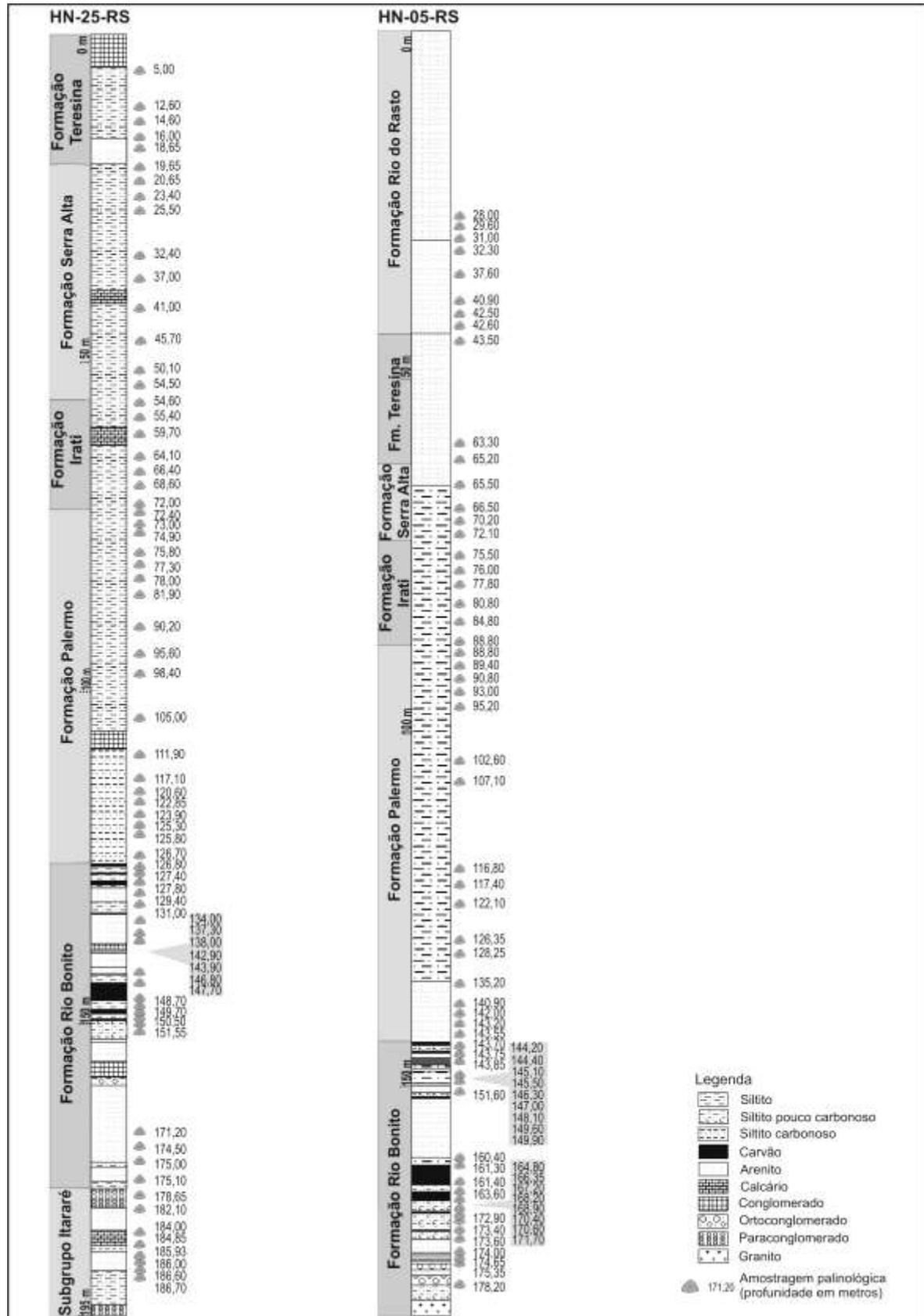


Figura I.2. Perfil litoestratigráfico dos poços HN-05-RS e HN-25-RS, com indicação dos níveis palinológicos utilizados neste estudo (modificado de Mori, 2010).

Tabela I.1. Lista de lâminas analisadas no estudo dos testemunhos HN-05-RS e HN-25-RS, de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, LPMMT-IG/UFRGS).

Poço HN-05-RS

Profundidade	Unidade litoestratigráfica	Lâminas palinológicas 74 amostras e 138 lâminas
28,00 – 42,50 m	Formação Rio do Rasto	MP-P 6147 - 6160
42,60 - 65,20 m	Formação Teresina	MP-P 6145, 6146
		MP-P 6143, 6144
		MP-P 6139, 6140
		MP-P 6137, 6138
65,50 - 75,50 m	Formação Serra Alta	MP-P 6127 - 6136
76,00 m	Formação Irati	MP-P 6125, 6126
77,80 m		MP-P 6123, 6124
80,80 m		MP-P 6121, 6122
84,80 m		MP-P 6119, 6120
88,80 m		MP-P 6141, 6142
88,80 - 143,55 m	Formação Palermo	MP-P 6099 – 6118 MP-P 6520 MP-P 6541 - 6547
143,70 - 178,20 m	Formação Rio Bonito	MP-P 6035 - 6098

Poço HN-25-RS

Profundidade	Unidade litoestratigráfica	Lâminas palinológicas 70 amostras e 112 lâminas
5,00 - 18,65 m	Formação Teresina	MP-P 5806 - 5813
19,65 - 54,50 m	Formação Serra Alta	MP-P 5796 - 5805
54,60 - 72,40 m	Formação Irati	MP-P 5786 - 5795
		MP-P 6558 - 6559
72,00 - 126,70 m	Formação Palermo	MP-P 5768 - 5785 MP-P 6548 - 6557
126,80 - 175,10 m	Formação Rio Bonito	MP-P 5728 - 5767
178,65 - 186,70 m	Subgrupo Itararé	MP-P 5712 - 5727

1.4.2. Recuperação dos palinórfos

Para a análise e interpretação palinológica é necessária a extração dos microfósseis do sedimento. O processamento foi executado conforme tratamento padrão para amostras paleozóicas (Quadros & Melo, 1987):

- Desagregação física das amostras em almofariz;

- Dissolução em ácido, para remoção da fração mineral: ácido clorídrico (HCl) e ácido fluorídrico (HF);
- Lavagem das amostras com água destilada para neutralização do resíduo ácido após cada etapa do tratamento;
- Peneiramento em malhas entre 10-250 µm para concentração do resíduo;
- Confeção de lâminas palinológicas, depositadas na Palinoteca do Laboratório de Palinologia Marleni Marques Toigo, do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LPMMT- IG/UFRGS, codificação MP-P).

I.4.3. Microscopia óptica

Uma leitura prévia das lâminas, em aumentos de 100 e 200 vezes foi realizada sob microscopia óptica (luz branca e luz fluorescente), para identificação e caracterização dos níveis onde ocorrem os acritarcos e clorofíceas.

Nessa primeira leitura constatou-se que parte do material não era visível em luz branca, sendo apenas observado sob luz fluorescente. Essa fração dos palinomorfos é constituída de acritarcos e certas algas clorofíceas que apresentam parede muito delgada, muitas vezes transparente em luz branca comum. Na figura I.3 são apresentadas imagens de microscopia com luz branca e luz fluorescente, do mesmo campo na lâmina, demonstrando a eficácia da técnica para a observação deste grupo de organismos.

Em 1904, descobriu-se que o tecido biológico demonstrava fluorescência quando irradiado por luz ultravioleta, sendo este fenômeno conhecido como autofluorescência ou fluorescência primária. Esta propriedade foi analisada na investigação de bactérias, protozoários, plantas, tecidos animais e em várias substâncias biorgânicas como, por exemplo, a albumina, a elastina, a clorofila, lignina de paredes celulares, colágeno e a queratina (Jameson, 2009). Além de ser uma técnica bem conhecida em outras áreas de pesquisa, pode também ser aplicada com êxito na palinologia.

Esse método resulta da propriedade de algumas substâncias absorverem a energia da radiação ultravioleta emitindo depois radiação dentro do espectro de luz visível, ou seja, é o resultado da emissão rápida de energia luminosa quando os elétrons excitados de um átomo, que têm sido estimulados a ocupar orbitais de energia mais elevados, retornam ao seu estado fundamental.

Conforme Talyzina (1998), o espectro de fluorescência depende da presença e concentração de compostos fluorescentes (por exemplo, fluoróforos e cromóforos) e da intensidade de fluorescência de cada composto. É possível sugerir que a presença/ausência regular de fluorescência entre os acritarcos e elementos algálicos está relacionada à composição química de sua parede, composta de diferentes polímeros de material semelhante à esporopolenina.

De acordo com Van Gijzel (1967) existem três fatores determinantes no fenômeno da fluorescência dos paleopalínóforos: (i) cada forma exibe uma coloração na fluorescência, de acordo com a idade geológica; (ii) para cada tipo, esta coloração muda com o aumento da idade, do verde azulado para a parte alaranjada-vermelha do espectro de cores; (iii) existe uma relação entre a coloração produzida na fluorescência e o “grau de maturação do carvão” (*rank of coal*) no sedimento, sendo esta técnica utilizada como um índice de maturação térmica. A grande variação de cores nos vários tipos diminui com o aumento da idade geológica.

As paredes dos acritarcos são ainda mais resistentes do que de outros microfósseis orgânicos e não demonstram, devido à sua natureza química diferente, nenhuma mudança de cor com o aumento da idade geológica (Van Gijzel, 1967). Este autor concluiu que a fluorescência não pode ser relacionada apenas à idade geológica, pois a composição química das vesículas pode ser exposta a mudanças por processos diagenéticos e fatores paleoecológicos, assertiva que corrobora a idéia de Tyson (1995), pela qual é essencial considerar o fato de que as propriedades de fluorescência são afetadas pelo estado de preservação da matéria orgânica. Na observação microscópica em luz ultravioleta, os representantes do fitoplâncton marinho (algas prasinófitas e acritarcos) destacam-se pela sua alta fluorescência amarelo-esverdeada.

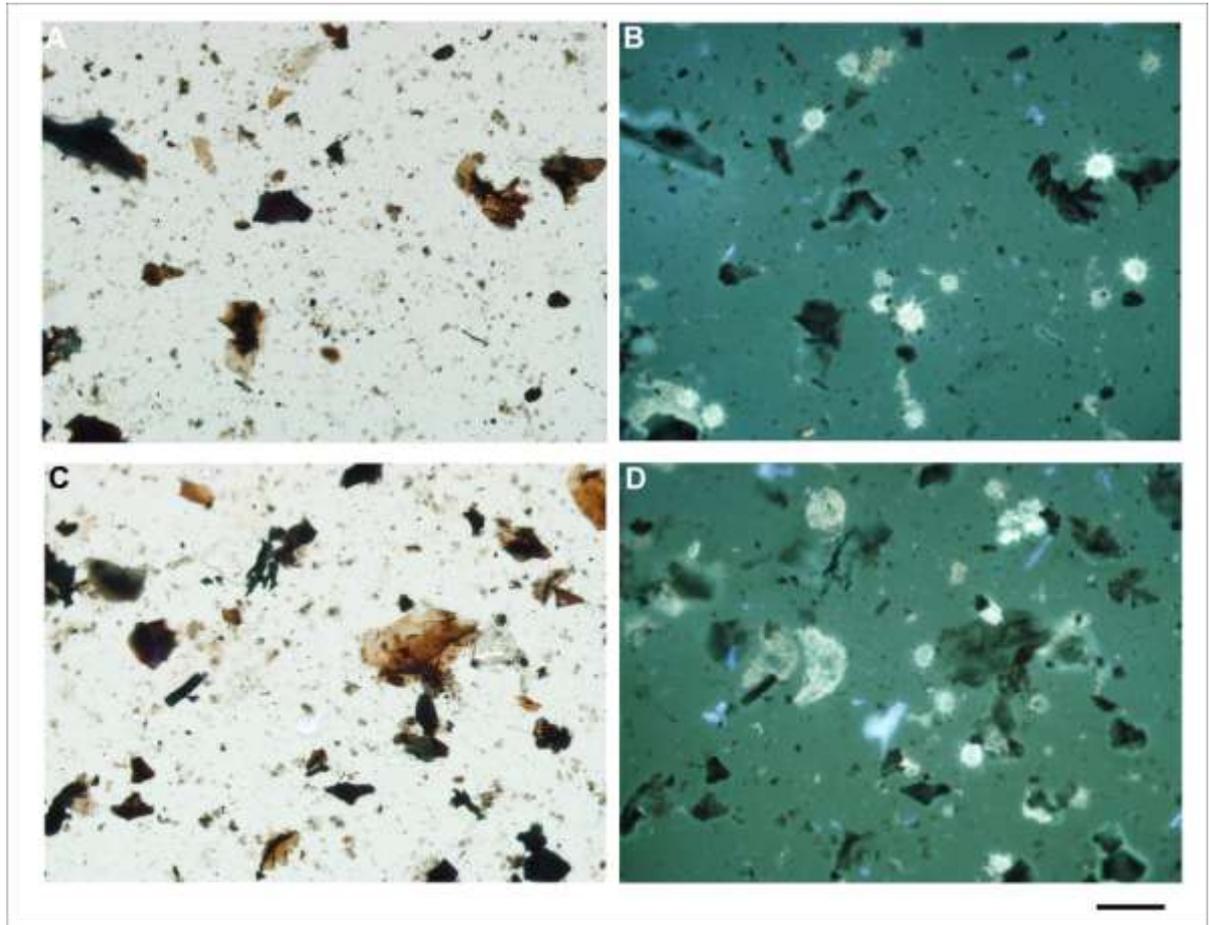


Figura 1.3. Imagens de microscopia óptica revelando área na lâmina palinológica observada sob luz branca e luz fluorescente, simultaneamente. Os dados são provenientes do poço HN-25-RS, no sul do estado do Rio Grande do Sul. **A-B.** MP-P 5782, EF M42; **C-D.** MP-P 5782, EF M36; Formação Palermo. (EF: coordenada *England Finder*, escala 50 μm).

I.5 Contexto geológico e estratigráfico da Bacia do Paraná durante o Pensilvaniano e Permiano

Considerando que a maior parte do material estudado é proveniente da Bacia do Paraná, é aqui apresentada uma síntese da estratigrafia da bacia, bem como seus registros paleontológicos e a palinobioestratigrafia para o intervalo em questão.

I.5.1 Estratigrafia da Bacia do Paraná (Pensilvaniano e Permiano)

A Bacia do Paraná compreende seqüências sedimentares e magmáticas depositadas sobre a porção centro-sudeste da Plataforma Sul-americana, envolvendo áreas no Brasil (*ca.* 1.400.000 km²), Paraguai, Argentina e Uruguai, com comprimento e largura de aproximadamente 1.750 e 900 km, respectivamente (Figura I.4). Fora do Brasil, recebe a denominação de Bacia do “Chacoparaná” ou “Chacoparanense”. Seus depósitos compreendem cerca de 6.800 m de espessura, desenvolvidos entre o Ordoviciano e o Cretáceo e estão relacionados à história sedimentar e tectônica do Gondwana Ocidental.

De acordo com Milani (1997) e Milani & Zalán (1999), seis unidades aloestratigráficas representam o preenchimento sedimentar-magmático desta sinéclise, constituídas por pacotes rochosos que materializam intervalos de tempo, delimitados por superfícies de discordância de caráter inter-regional. Em ordem estratigráfica, são denominadas (Figura I.4): Superseqüência “Rio Ivaí”; com correspondência em termos litoestratigráficos ao Grupo Rio Ivaí (Ordoviciano/Siluriano); “Paraná”, Grupo Paraná (Devoniano); “Gondwana I”, grupos Tubarão e Passa Dois (Carbonífero/Permiano); “Gondwana II”, unidades triássicas; “Gondwana III”, Grupo São Bento (Jurássico/Cretáceo); “Bauru”, Grupo Bauru (Cretáceo).

A Superseqüência Gondwana I (Figura I.5) representa um grande ciclo transgressivo-regressivo e é referente, em termos de nomenclatura estratigráfica, ao Grupo Tubarão (Subgrupo Itararé, formações Aquidauana, Rio Bonito, Palermo), de idade entre o Pensilvaniano (Bashkiriano/Moscoviano) e o Cisuraliano (Artinskiano) e ao Grupo Passa Dois (formações Irati, Serra Alta, Teresina, Corumbataí e Rio do Rastro), de idade entre o Cisuraliano (Artinskiano) e o Lopingiano (?Wuachiapingiano). Esta superseqüência abrange o maior volume de depósitos da bacia (*ca.* 2.500 m), litologicamente heterogêneos, relativos

a processos e ambientes de distinta natureza, vinculados às grandes mudanças paleoambientais do Gondwana, com registros glaciais e pós-glaciais, e termos de origem marinha, continental e transicional.

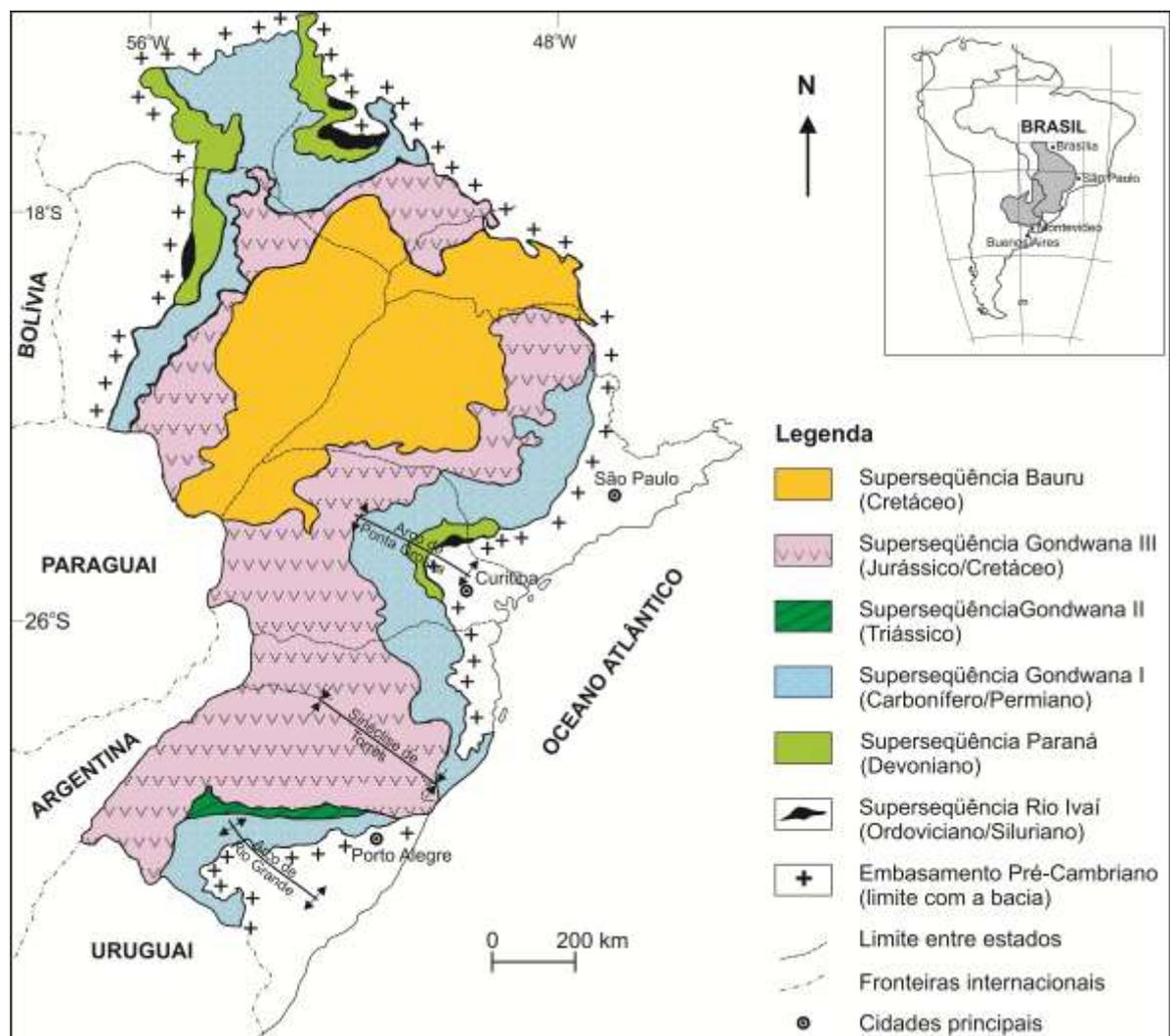


Figura I.4. Localização da Bacia do Paraná e Chacoparaná na América do Sul e distribuição das superseqüências estratigráficas (modificado de Milani, 2004).

O Subgrupo Itararé, base do Grupo Tubarão, apresenta cerca de 1.500 m de espessura, com depósitos associados à glaciação do Permo-Carbonífero, constituídos essencialmente por arenitos, diamictitos, ritmitos, argilitos, siltitos e conglomerados. Distribui-se ao longo de toda a bacia e, na porção norte, é parcialmente cronocorrelata à Formação Aquidauana. A Formação Rio Bonito é predominantemente composta por arenitos fluviais e associações de pelitos e carvões, de ambientes lagunares e deltaicos, enquanto que a Formação Palermo, sobrejacente, é constituída por siltitos e argilitos, sendo representativa de ambiente marinho plataformal. Na porção nordeste da bacia, especialmente no Estado de São Paulo, estas duas últimas unidades são parcialmente cronocorrelatas à Formação Tatuí, no Estado de São Paulo, composta por arenitos, siltitos e calcários, interpretados como de origem marinha, ou à Formação Dourados (predominantemente arenitos), ocorrente ao norte da bacia.

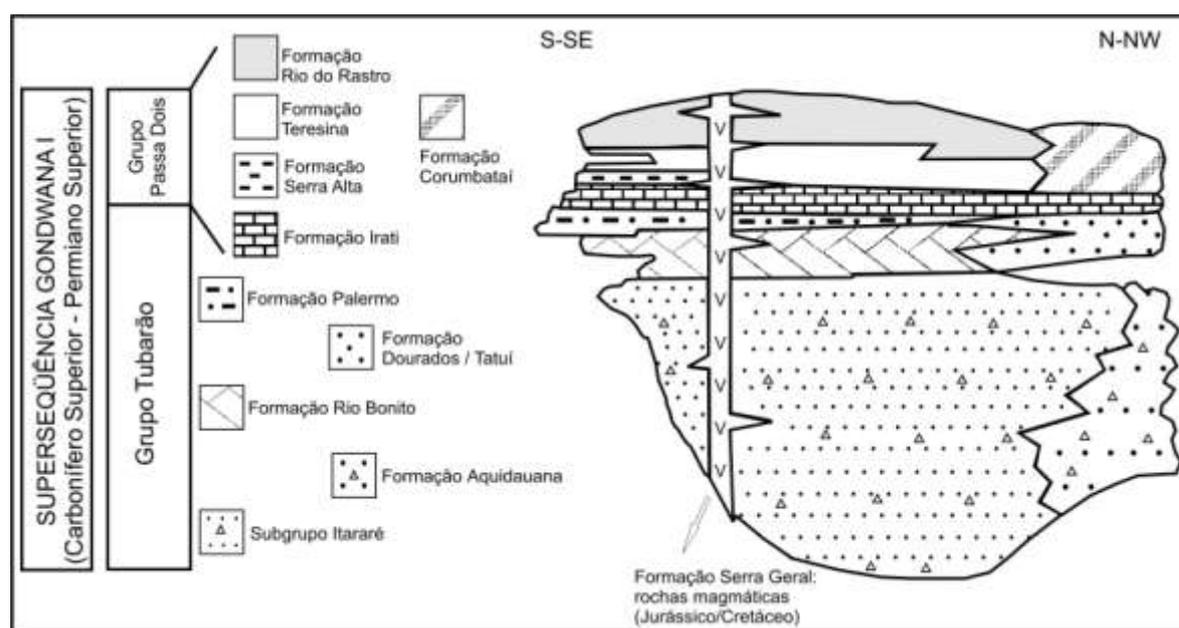


Figura I.5. Coluna estratigráfica da Superseqüência Gondwana I, Bacia do Paraná (modificado de Souza, 2006; a partir de Milani, 1997).

A Formação Irati constitui a base do Grupo Passa Dois, compreendendo depósitos de folhelhos, folhelhos betuminosos, arenitos, margas e anidrita, cuja interpretação paleoambiental é controversa (marinha, lagunar, lacustre). A Formação Serra Alta é predominantemente composta de folhelhos e siltitos relacionados à ambiente marinho,

enquanto a Formação Serra Alta é essencialmente composta por pelitos intercalados com arenitos, também interpretados como de natureza marinha raso, de águas agitadas, dominado por ondas e ação de marés. A Formação Rio do Rastro, topo da superseqüência, é constituída de siltitos esverdeados e arroxeados, arenitos e argilitos (Membro Serrinha) e argilitos e siltitos vermelhos, com intercalações de arenitos finos (Membro Morro Pelado). O intervalo estratigráfico entre as formações Serra Alta e Rio do Rastro é representado, no norte da bacia (São Paulo a Mato Grosso), pela Formação Corumbataí, que é composta por argilitos, folhelhos e siltitos escuros, com bancos carbonáticos, representativos de ambientes marinhos rasos. Informações gerais sobre os aspectos descritivos das unidades supracitadas e suas interpretações ambientais são apresentadas em Rocha-Campos (1967), Schneider *et al.* (1974), Rohn (1994), Milani (1997), Holz & Carlucci (2000), Menezes (2000), dentre outros, com síntese em Milani & Zalán (1999).

1.5.2 Paleontologia (Pensilvaniano e Permiano)

O conteúdo paleontológico encerrado nos depósitos sedimentares da Superseqüência Gondwana I é extremamente abundante e variado, incluindo invertebrados, vertebrados, microfósseis vegetais e palinórfos (Rocha-Campos, 1967; Schneider *et al.*, 1974; Mezzalira, 1989, 2000; Rohn, 1994; Milani, 1997; Holz & De Ros, 2000; Iannuzzi & Souza, 2005). Invertebrados são representados por pelecípodes, braquiópodes, gastrópodes e artrópodes (*e.g.*, Mezzalira, 1956; Simões, 1992), muitos dos quais associados e indicativos dos ambientes transgressivos. Dentre os vertebrados, destacam-se os mesosaurídeos da Formação Irati (ver síntese em Timm *et al.*, 1995), dicinodontes e pareiassaurídeos da Formação Rio do Rastro (*e.g.*, Cisneros *et al.*, 2005), com importância em termos de correlação estratigráfica, além de restos de peixes (*e.g.*, Richter, 2000). Icnofósseis são geralmente encontrados nas unidades do Grupo Tubarão (Fernandes *et al.*, 1987; Balistieri *et al.*, 2002, 2003) e representam atividades de artrópodes, além de danos em impressões foliares relativos à interação inseto-planta (Adami-Rodrigues *et al.*, 2004).

Restos de plantas fósseis são registrados praticamente em toda a Superseqüência Gondwana I (vide Rösler, 1978). A diversidade é particularmente grande, com significativa abundância, especialmente nos níveis associados aos carvões (Subgrupo Itararé e Formação

Rio Bonito). As ocorrências mais antigas deste intervalo são relativas à Flora Pré-*Glossopteris*, de idade pensilvaniana e restrita ao Subgrupo Itararé na porção nordeste da bacia (Rösler, 1978; Iannuzzi & Souza, 2005). De acordo com Iannuzzi & Souza (2005), que sintetizaram as unidades fitoestratigráficas eopermianas da bacia, a sucessão é composta pela Flora *Phyllothea* – *Gangamopteris*, com ocorrência entre o topo do Subgrupo Itararé e a Formação Rio Bonito, seguida pela Flora *Glossopteris* – *Brasilodendron*, relativa à porção média da Formação Rio Bonito, e pela Flora *Polysolenoxylon* – *Glossopteris*, registrada na Formação Irati. Na Formação Teresina ocorre a Zona *Lycopodiopsis derbyi* e na Formação Rio do Rastro, as zonas *Sphenophyllum paranaensis* e *Schizoneura gondwanensis* (Rohn & Rösler, 2000). O conteúdo e a caracterização destas unidades bioestratigráficas, bem como sua distribuição ao longo da bacia são detalhadamente apresentados em Rösler (1978), Cazzulo-Klepzig & Guerra-Sommer (1993), Rohn & Rösler (2000) e Iannuzzi & Souza (2005).

1.5.3. Palinobioestratigrafia

Palinomorfos, especialmente os esporomorfos, são os fósseis mais abundantes da Superseqüência Gondwana I, principalmente no Grupo Tubarão e base do Grupo Passa Dois (Formação Irati), mais raros ou ausentes nas unidades sobrejacentes. O estudo palinológico da bacia foi iniciado na década de 60 do século XX, com trabalhos vinculados à exploração de recursos minerais (carvão e petróleo), dentre os quais Pant & Srivastava (1965), Daemon (1966), Tiwari & Navale (1967) e Nahuys *et al.* (1968). Desde então, vários trabalhos foram realizados, de cunho taxonômico, paleoambiental e bioestratigráfico, aprimorando o arcabouço palinológico conhecido para a bacia. Dentre esses trabalhos podemos citar Daemon & Quadros (1970), Marques-Toigo e Pons (1974), Ybert (1975), Cazzulo-Klepzig *et al.* (1982), Picolli *et al.* (1985), Picarelli *et al.* (1987), entre outros.

De acordo com Souza & Marques-Toigo (2003, 2005) e Souza (2006), quatro zonas de intervalo ocorrem na Bacia do Paraná, da base para o topo: zonas *Ahrensispurites cristatus* (ZAc), *Crucisaccites monoletus* (ZCm), *Vittatina costabilis* (ZVc) e *Lueckispurites virkkiae* (ZLv). Essas unidades representam o aprimoramento de palinozonas previamente publicadas, formais (Marques-Toigo, 1991; Souza, 2006) ou não (Daemon & Quadros, 1970; Marques-Toigo, 1988), e a integração de novos dados de caráter regional (Souza,

1996, 2000) ou local (e.g., di Pasquo *et al.*, 2003; Souza *et al.*, 2003; Souza & Callegari, 2004).

As zonas *Ahrensisporites cristatus* (ZAc) e *Crucisaccites monoletus* (ZCm) foram registradas apenas nas porções inferior e média do Subgrupo Itararé, no nordeste da bacia (Souza, 2006), entre os estados do Paraná e São Paulo, podendo incluir também depósitos em Santa Catarina (vide Daemon, 1974). Essas palinozonas correspondem, a grosso modo, às porções inferior e média do Subgrupo Itararé, materializadas em cerca de 800 m de espessura de rocha. Com distribuição entre o Bashkiriano/Moscoviano e o Gzheliano, são caracterizadas pelo domínio de esporos e grãos de pólen monossacados, com participação subordinada de grãos de pólen bissacados e teniados. Um conjunto de onze espécies é estratigraficamente restrita à ZAc, enquanto que somente uma espécie é confinada à ZCm. Ambas são parcialmente correlacionáveis aos intervalos G-H₂ de Daemon & Quadros (1970), conforme apresentado na Figura I.6.

Os esporomorfos mais comuns da Zona *Vittatina costabilis* (ZVc), subzona *Protohaploxypinus goraiensis*, cuja base é identificada pelo aparecimento de *Illinites unicus*, espécies do gênero *Vittatina* (*V. costabilis*, *V. saccata*, *V. subsaccata*, *V. vittifera*) e *Protohaploxypinus goraiensis*, são os grãos de pólen monossacados radiais e bilaterais (até 50-60% dos conjuntos) e esporos. Grãos de pólen bissacados são dominantes a partir da subzona superior, *Hamiapollenites karrooensis*, incluindo espécies de *Limitisporites*, *Scheuringipollenites* e *Protohaploxypinus*. Esporos que caracterizavam a Subzona *Caheniasaccites ovatus* do zoneamento previamente estabelecido por Marques-Toigo (1988, 1991) são apenas localmente dominantes, atingindo até 80% em alguns níveis, tais como aqueles relacionados aos carvões (Souza & Marques-Toigo, 2003, 2005).

Tendo em vista esse controle paleoecológico dos esporos, a Subzona *Caheniasaccites ovatus* foi posteriormente incorporada à Subzona *Protohaploxypinus goraiensis* por Souza & Marques-Toigo (2003, 2005). A Zona *Vittatina costabilis* foi identificada ao longo de toda a bacia e corresponde aos intervalos H₃-J de Daemon & Quadros (1970). Litoestratigraficamente ocorre desde a porção superior do Subgrupo Itararé até os níveis mais superiores da Formação Rio Bonito.

O limite inferior da sobrejacente Zona *Lueckisporites virkkiae* (ZLv) é definido pelo aparecimento de várias espécies de grãos de pólen teniados e poliplicados, tais como *Lueckisporites virkkiae*, *L. stenotaeniatus*, *L. agoulaensis* e *Weylandites lucifer*, bem como de *Marsupipollenites striatus*, que ocorrem praticamente associados por toda a extensão da

zona. O surgimento dessas espécies representa um significativo *datum* bioestratigráfico para a bacia. Esta palinozona é correlata aos intervalos K-L de Daemon & Quadros (1970), e corresponde desde as porções superiores da Formação Rio Bonito até os depósitos das formações Serra Alta e Teresina, podendo ser estendida à base da Formação Rio do Rasto (Daemon & Quadros, 1970; Neregato *et al.*, 2008). Grãos de pólen monossacados e esporos são menos comuns nessa palinozona.

De acordo com Mori (2010), com relação aos conjuntos palinológicos recuperados dos poços HN-05 e HN-25, a análise qualitativa e quantitativa das amostragens permitiu o estabelecimento de três zonas de associação, informais, designadas em ordem ascendente: (i) Zona *Granulatisporites austroamericanus* – *Vittatina saccata* (GV), correlata ao Subgrupo Itararé ao topo da Formação Rio Bonito; (ii) Zona *Lundbladispora braziliensis* – *Weylandites lucifer* (LW), de ocorrência entre o topo da Formação Rio Bonito e a base da Formação Palermo à sua porção média; e (iii) Zona *Thymospora thiesseni* – *Lueckisporites virkkiae* (TL), entre a porção média da Formação Palermo até a Formação Rio do Rasto. Na Bacia do Paraná, as zonas GV e LW são correlatas à Zona *Vittatina costabilis*, enquanto a Zona TL corresponde à Zona *Lueckisporites virkkiae*, de modo geral.

A temática sobre as idades absolutas das biozonas ainda é um assunto controverso. Na figura I.6 as biozonas são posicionadas de acordo com as últimas contribuições geocronológicas para o intervalo em questão.

Geocronologia			Palinoestratigrafia						
Período	Época	Estágio	Idade (Ma)	Daemon e Quadros (1970)	Marques-Toigo (1988, 1991)	Souza & Marques-Toigo (2003, 2005), Souza (2006) e Neregato <i>et al.</i> (2008)	Principais características palinológicas		
PERMIANO	Lopingiano	Changhsingiano	251.0 ± 0.4						
		Wuchiapingiano	253.8 ± 0.7						
		Guadalupiano	Capitaniano	260.4 ± 0.7	L	Zona <i>Lueckisporites virkkiae</i>	Zona <i>Lueckisporites virkkiae</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Aparecimento de <i>Lueckisporites</i> • Domínio de grãos de pólen teniados e poliplicados (<i>Lueckisporites</i>, <i>Lunatisporites</i>, <i>Weylandites</i>) • Raros grãos de pólen monossacados e esporos (<i>Laevigatosporites</i>, <i>Thymospora</i>, <i>Convolvitispora</i>) 	
			Wordiano	265.8 ± 0.7					L ₃
			Roadiano	268.0 ± 0.7					L ₂
	Cisuraliano	Kunguriano	270.6 ± 0.7	L ₁					
		Artinskiano	275.6 ± 0.7						
			284.4 ± 0.7		K				
					J				
		Sakmariano			I	Zona <i>Cannanoropollis korbaensis</i>	Zona <i>Vittatina costabilis</i>	<ul style="list-style-type: none"> • Aparecimento de <i>Vittatina</i> e <i>Illinites</i> • Frequência variada de grãos de pólen teniados e poliplicados • Domínio local de esporos triletes (camadas de carvão no RS e SC) 	
CARBONIFERO SUPERIOR	Pensilvaniano	Asseliano	294.6 ± 0.8						
		Gzheliano	299.0 ± 0.8						
			303.9 ± 0.9						
		Kasimoviano	306.5 ± 1.0						
		Moscoviano	311.7 ± 1.1						
	318.1 ± 1.3								

Figura 1.6. Palinobioestratigrafia do Carbonífero (Pensilvaniano) e Permiano da Bacia do Paraná (geocronologia de acordo com Gradstein *et al.*, 2009; ✦ datação absoluta da Formação Irati, conforme Santos *et al.*, 2006; ★ datação absoluta da Formação Rio Bonito, conforme Mori *et al.*, 2012; modificado de Souza, 2006).

1.5.4. Registro de Acritarcos e elementos algálicos da Bacia do Paraná (Pensilvaniano e Permiano)

A maior parte dos estudos dos acritarcos e elementos algálicos na Bacia do Paraná foi feita com base nos carvões e fácies associadas, em amostras da Formação Rio Bonito, com pesquisas reduzidas para as outras unidades na Superseqüência Gondwana I.

Na tabela I.2 estão relacionados os trabalhos envolvendo acritarcos e algas clorofíceas no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná. Uma análise preliminar permitiu dividir estas contribuições em três categorias de acordo com a proposta e o modo de abordagem.

Há aqueles artigos que apresentam basicamente os registros ou uma síntese/revisão palinológica, sem análise taxonômica ou paleoambiental pormenorizada: Cauduro (1970); Marques-Toigo & Pons (1974); Kemp (1975); Marques-Toigo *et al.* (1975); Cazzulo-Klepzig *et al.* (1982); Saad (1977); Arai & Rösler (1980); Corrêa da Silva *et al.* (1982); Dias Fabrício (1983); Corrêa da Silva *et al.* (1984); Marques-Toigo & Correa da Silva (1984); Marques-Toigo *et al.* (1984); Piccoli *et al.* (1985b); Corrêa da Silva & Marques-Toigo (1985); Sundaram (1986); Guerra-Sommer *et al.* (1991); Piccoli *et al.* (1991); Dias (1993); Guerra-Sommer *et al.* (1984); Weschenfelder *et al.* (1994); Corrêa da Silva *et al.* (1996); Cazzulo-Klepzig & Marques-Toigo (1998); Meyer & Marques-Toigo (2000); Souza *et al.* (2000); Longhim *et al.* (2002); Souza *et al.* (2006); Mori & Souza (2010).

Tabela I.2. Relação de contribuições referentes a gêneros de acritarcos e algas clorofíceas ocorrentes em depósitos do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, listados de acordo com suas espécies e respectivas unidades litoestratigráficas, aqui enumeradas em ordem cronológica. Os destaques são referentes a dissertações de mestrado e teses de doutoramento. **1.** Tiwari & Navale (1967); **2.** Nahuys *et al.* (1968); **3.** Cauduro (1970); **4.** Daemon & Quadros (1970); **5.** Marques-Toigo & Pons (1974); **6.** Kemp (1975); **7.** Marques-Toigo *et al.* (1975); **8.** Ybert (1975); **9.** Burjack (1976); **10.** Pons (1976); **11.** Saad (1977); **12.** Bortoluzzi *et al.* (1978); **13.** Arai & Rösler (1980); **14.** Dias Fabrício (1981); **15.** Leipnitz (1981); **16.** Marques-Toigo *et al.* (1981a); **17.** Marques-Toigo *et al.* (1981b); **18.** Cazzulo-Klepzig *et al.* (1982); **19.** Corrêa da Silva *et al.* (1982); **20.** Marques-Toigo *et al.* (1982); **21.** Dias Fabrício (1983); **22.** Burjack (1984); **23.** Corrêa da Silva *et al.* (1984); **24.** Guerra-Sommer *et al.* (1984); **25.** Marques-Toigo & Correa da Silva (1984); **26.** Marques-Toigo *et al.* (1984); **27.** Piccoli *et al.* (1985a); **28.** Piccoli *et al.* (1985b); **29.** Corrêa da Silva & Marques-Toigo (1985); **30.** Picarelli & Marques-Toigo (1985); **31.** Sundaram (1986); **32.** Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabrício (1987); **33.** Picarelli *et al.* (1987); **34.** Cazzulo-Klepzig *et al.* (1989); **35.** Guerra-Sommer *et al.* (1991); **36.** Piccoli *et al.* (1991); **37.** Daemon *et al.* (1992); **38.** Dias (1993); **39.** Picarelli *et al.* (1993); **40.** Weschenfelder *et al.* (1994); **41.** Corrêa da Silva *et al.* (1996); **42.** Souza (1996); **43.** Cazzulo-Klepzig & Marques-Toigo (1998); **44.** Holz & Dias (1998); **45.** Souza (1998); **46.** Meyer & Marques-Toigo (2000); **47.** Souza (2000); **48.** Souza *et al.* (2000); **49.** Cazzulo-Klepzig (2001); **50.** Longhim *et al.* (2002); **51.** Quadros (2002); **52.** di Pasquo *et al.* (2003a, b); **53.** Souza (2003); **54.** Souza *et al.* (2003); **55.** Souza & Callegari (2004); **56.** Cazzulo-Klepzig *et al.* (2005); **57.** Jasper *et al.* (2006); **58.** Smaniotto *et al.* (2006); **59.** Souza *et al.* (2006); **60.** Longhim (2007); **61.** Cazzulo-Klepzig *et al.* (2009); **62.** Mori & Souza (2010); **63.** Souza *et al.* (2010).

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

	Táxons		Litoestratigrafia				
	Gêneros	Espécies	Subgrupo Itararé	Formação Rio Bonito	Formação Palermo	Formação Irati	
Acritarcos	<i>Baltisphaeridium</i>	<i>B. sp.</i>	(38) (39)				
	<i>Comasphaeridium</i>	<i>C. daemoni</i>			(51)		
	<i>Dactylofusa</i>	<i>D. sp.</i>	(38)				
	<i>Deusilites</i>	<i>D. tenuistriatus</i>	(45) (47) (48) (50) (51) (52) (53) (54) (55) (60) (63)	(60)			
		Cf. <i>D. sp.</i>	(6)				
	<i>Michrhystridium</i>	<i>M. espinhos curtos</i>				(32)	
		<i>M. espinhos longos</i>				(32)	
		<i>M. processos cônicos</i>				(32)	
		<i>M. breve</i>				(51)	
		<i>M. echinosum</i>	(31)				
		<i>M. toigae</i>				(51)	
		<i>M. fragile</i>				(33)	(33)
		<i>M. cf. inconspicuum</i>				(33)	(33)
	<i>M. sp.</i>	(38) (39)	(17) (44)	(15) (32) (44)	(35)		
	<i>Navifusa</i>	<i>N. sp.</i>	(37) (38) (39) (42) (47)	(46) (56)			
<i>Veryhachium</i>	<i>V. sp.</i>	(38) (39)	(17) (44)	(15) (32) (44)			
	Cf. <i>V.</i>			(34)			
<i>Portalites</i>	<i>P. gondwanensis</i>	(10) (38) (40) (53) (55) (58) (60)	(2) (5) (8) (9) (13) (14) (21) (23) (24) (28) (30) (33) (35) (36) (46) (49) (56) (57) (58) (60) (61) (62)	(15) (62)			
	<i>P. sp.</i>		(7) (16) (18) (19) (20) (25) (26) (27) (29) (41) (43)				
Ordem Chlorococcales	<i>Botryococcus</i>	<i>B. braunii</i>	(36) (38) (47) (50) (49) (55) (59) (60) (63)	(20) (33) (34) (46) (49) (56) (60) (61)	(32) (33) (35) (62)	(22) (33) (34)	
		<i>B. sp.</i>	(44)	(16) (18) (23) (44)	(18) (44)		
	<i>Quadrisporites</i>	<i>Q. horridus</i>	(31) (58)	(1) (8) (9) (14) (21) (30) (49) (56) (62)			
		<i>Q. lobatus</i>		(8) (9) (14) (49) (62)	(62)		
		<i>Q. sp.</i>		(18) (20) (25) (27) (28)			
Classe Prasinophyceae	<i>Cymatiosphaera</i>	<i>C. sp.</i>	(39)	(46)			
	<i>Dictyotidium</i>	<i>D. souzae</i>		(51)			
	<i>Leiosphaeridia</i>	<i>L. cf. plicata</i>	(38)				
		<i>L. sp.</i>	(39) (58) (60) (63)	(60) (62)			
<i>Tasmanites</i>	<i>T. spp.</i>	(4) (11) (31) (38) (39) (47) (51) (60) (63)		(51)			
Algas Clorofíceas	<i>Brazilea</i>	<i>B. crassa</i>		(1)			
		<i>B. helby</i> forma gregata	(58)				
		<i>B. plurigenus</i>		(46)			
		<i>B. punctata</i>	(38)	(1) (9)			
		<i>B. scissa</i>	(31) (38) (52) (58) (62)	(21) (49) (56) (62)			
		<i>B. sp.</i>		(20) (25) (28)			
	<i>Congoites</i>	<i>C. conatus</i>		(1)			
		<i>C. microbaculosus</i>		(1) (8) (9)			
		<i>C. spinosus</i>		(1)			
		<i>C. sp.</i>		(62)			
	<i>Pilasporites</i>	<i>P. calculus</i>	(38)	(1) (8) (9) (23) (49) (62)	(15)		
		<i>P. plurigenus</i>		(1) (23) (28)	(15)		
		<i>P. sp.</i>	(41)	(18) (20) (26) (25) (27)			
	<i>Circulisporites</i>	<i>C. bianularis</i>	(31)				
		<i>C. parvus</i>		(49)			
	<i>Elosporites</i>	<i>E. conjugatus</i>		(14)			
	<i>Maculatasporites</i>	<i>M. gondwanensis</i>		(33) (49) (56) (61)			
		<i>M. sp.</i>		(1) (20) (26)			
		<i>M. cf. M. minimus</i>		(9)			
	<i>Tetraporina</i>	<i>T. horologia</i>	(53)	(9) (29) (49) (56)	(3)		
		<i>T. cf. horologia</i>		(8)			
		<i>T. punctata</i>	(36) (38) (40) (50) (60)	(35) (36) (49) (56) (57) (60) (62)			
		<i>T. tetragona</i>		(46) (61)			
		<i>T. sp.</i>	(31) (58) (63)	(18) (20) (25) (27) (28) (58)			
	<i>Balmeella</i>	<i>B. densicorpa</i>		(1) (9) (12)			
		<i>B. minuta</i>		(1) (8) (14) (21)			
		<i>B. punctata</i>		(1) (9) (14)	(15)		
<i>B. tetrágona</i>			(8)				
<i>B. sp.</i>			(1) (7)				

Com relação às pesquisas envolvendo interpretações paleoambientais e/ou paleoecológicas podemos citar Burjack (1976); Bortoluzzi *et al.* (1978); Dias-Fabício (1981); Leinnitz (1981); Marques-Toigo *et al.* (1981a); Marques-Toigo *et al.* (1981b); Marques-Toigo *et al.* (1982); Burjack (1984); Piccoli *et al.* (1985a); Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabício (1987); Picarelli *et al.* (1987); Cazzulo-Klepzig *et al.* (1989); Daemon *et al.* (1992); Picarelli *et al.* (1993); Souza (1996); Holz & Dias (1998); Souza (1998); Souza (2000); Cazzulo-Klepzig (2001); di Pasquo *et al.* (2003a, b); Souza (2003); Souza *et al.* (2003); Souza & Callegari (2004); Cazzulo-Klepzig *et al.* (2005); Jasper *et al.* (2006); Smaniotto *et al.* (2006); Longhim (2007); Cazzulo-Klepzig *et al.* (2009) e Souza *et al.* (2010).

A última categoria é composta por um reduzido número de trabalhos enfocando análise taxonômica mais detalhada para os táxons analisados neste trabalho: Tiwari & Navale (1967); Nahuys *et al.* (1968); Daemon & Quadros (1970); Ybert (1975); Burjack (1976); Pons (1976); Dias-Fabício (1981); Picarelli & Marques-Toigo (1985); Souza (1998) e Quadros (2002).

CAPÍTULO II. ANÁLISE TAXONÔMICA DO GRUPO ACRITARCHA

Este capítulo apresenta o Grupo Acritarcha abordando suas características principais, modos de classificação e distribuição estratigráfica com ênfase no “*blackout*” do fitoplâncton, um período de declínio acentuado da diversidade de espécies. Além disso, foi realizada uma avaliação do potencial bioestratigráfico e paleoambiental do grupo, bem como sua importância nos estudos paleogeográficos. Após as considerações gerais é apresentada uma revisão e avaliação detalhada dos táxons registrados no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná, com novas proposições taxonômicas.

1. Considerações gerais
 - Generalidades
 - Classificação
 - Distribuição estratigráfica
 - *Blackout* do fitoplâncton
 - Potencial bioestratigráfico
 - Potencial paleoambiental
 - Paleogeografia
2. Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná
 - Gênero *Micrhystridium* (Deflandre) Downie & Sarjeant 1963 emend. Sarjeant 1967
 - Gênero *Baltisphaeridium* (Eisenack 1958) Downie & Sarjeant 1963
 - Gênero *Comasphaeridium* Staplin, Jansonius & Pocock 1965 emend. Sarjeant & Stancliffe 1994
 - Gênero *Veryhachium* (Deunff 1954) ex Downie 1959 (Downie & Sarjeant, 1963) emend. Turner 1984
3. Nova abordagem taxonômica
 - Complexo *Micrhystridium*
 - Complexo *Veryhachium*
4. Conclusões

CAPÍTULO II. ANÁLISE TAXONÔMICA DO GRUPO ACRITARCHA

II.1 Considerações gerais

II.1.1. Generalidades

Acritarcos* são protistas unicelulares, constituídos por cistos de parede orgânica, considerados como o grupo mais antigo de organismos marinhos com organização celular eucariótica. De nome cunhado por William Evitt em 1963 (*akritos* = incerto, *arche* = origem), o grupo é fitoplanctônico, morfologicamente variado e de provável origem polifilética. Sua similaridade com as algas modernas, seja pela ultra-estrutura da parede com alta resistência, ou pelos diferentes meios de excistamento (abertura do cisto para liberação das formas que vão reproduzir o ciclo de vida), levou vários autores a considerarem os acritarcos como representantes fósseis do estágio de cisto do ciclo de vida das algas.

Os cistos consistem de uma cavidade central simples ou de múltiplas camadas (vesícula oca), podendo comportar processos, membranas em forma de septos ou alas, além de simetria, forma, estrutura e ornamentação muito variadas. A parede é de composição predominantemente orgânica, fechada ou com comunicação com o exterior de diversas maneiras (poros, ruptura irregular ou em forma de fenda estreita e abertura circular ou piloma). A forma do corpo pode ser esférica, fusiforme, estrelada ou prismática. Os processos podem ser simples ou complexos, sólidos ou ocos.

Em termos sistemáticos, os acritarcos, assim como as algas, são considerados vegetais e, por isso, subordinados ao Código Internacional de Nomenclatura Botânica. É geralmente aceito que eles são provavelmente os cistos do fitoplâncton marinho e por isso representam só uma etapa de um ciclo de vida, dentre vários estágios. As estruturas de abertura simples podem ser divididas em dois grupos: suturas lineares que variam em posição e forma, e pilomas que são pequenos orifícios circulares completos na vesícula,

* O termo “acritarco(s)” é o aportuguesamento do substantivo relativo aos organismos que constituem a categoria sistemática “Grupo Acritarcha” Evitt 1963, também mencionado como “acritarca(s)” por diversos autores na literatura brasileira.

chamados opérculo. Essas características são fortemente sugestivas de um organismo muito parecido com dinoflagelados (Divisão Pyrrophyta).

Um importante aspecto do estudo da morfologia do grupo é o arranjo geométrico ou topologia dos elementos componentes, que destaca a posição dos processos e a esculturação da vesícula, bem como as camadas que constituem as paredes. São muito variáveis em tamanho, podendo atingir, segundo Downie & Sarjeant (1963), de 5 a 240 μm (micrometros). Devido ao fato desses organismos representarem cistos de fitoplâncton, as estruturas de excistamento são consideradas na análise e caracterização morfológica.

A ultraestrutura e a composição da parede dos acritarcos são importantes na análise taxonômica. Para Strother (1996), a ultraestrutura da parede dos acritarcos pode refletir diferenças taxonômicas importantes. Contudo, sua análise requer o uso de equipamentos como microscopia eletrônica de varredura, que não é disponibilizada em todos os laboratórios de pesquisa. A composição da parede é, basicamente, material semelhante à esporopolenina (a forma estrutural como se apresenta a esporopolenina é muito diversa nos diferentes palinómorfs) composto de politerpenos (Martin, 1993). Teoricamente, a análise química da estrutura da parede também seria caráter morfológico diagnóstico, mas esta técnica requer uma quantidade mínima de espécimes da mesma espécie em uma amostra, condição difícil de ser preenchida, além de estrutura laboratorial específica.

Segundo Strother (1996), o grupo representa o registro fóssil da base da cadeia alimentar global durante o Proterozóico e o Paleozóico e, juntamente com as cianobactérias, fazem parte da reconstrução da história dos organismos autótrofos (produtores de oxigênio), com efeito na constituição da composição da atmosfera e subsequente evolução da vida na Terra.

II.1.2. Classificação

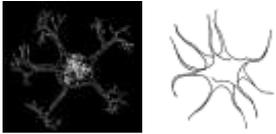
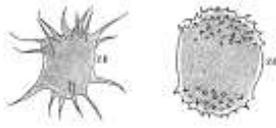
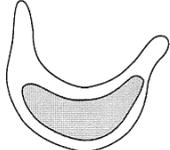
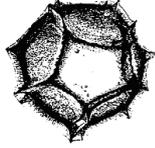
Antes de 1963, eram denominados “hystrichosphaerídeos” (Wetzel, 1933), divisão que incluiu dinoflagelados e outras formas de origem incerta. Evitt (1963) propôs que o termo “hystrichosphaera” deveria ser restrito aos dinoflagelados, enquanto o termo “acritarch” poderia ser utilizado para microfósseis com corpo semelhante àquelas formas, mas que não pudessem ser identificados como tal.

Na tentativa de organizar a situação taxonômica vigente em 1961, quando alguns autores usavam a classificação zoológica para o grupo (*e.g.* Wetzel, 1933), e outros a classificação botânica (*e.g.*, Deflandre, 1947b), Downie *et al.* (1961) propuseram que os fósseis de dinoflagelados e os hystriosphaeídeos (*sensu lato*, incluindo acritarcos), fossem classificados de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Botânica. Em 1963, Evitt propôs que os acritarcos fossem simplesmente designados como “Grupo”. O termo expressa o conceito de associação de formas similares sem um foco definido e sem afinidades biológicas comuns. Downie *et al.* (1963) sugeriram o uso da divisão deste grupo em subgrupos, tendo como base feições morfológicas características. Os subgrupos propostos, constituintes do Grupo Acritarcha Evitt 1963, são apresentados na figura II.1, com uma breve descrição das formas que os integram e, indicação dos respectivos gêneros ocorrentes no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná.

Dos subgrupos listados alguns tiveram gêneros removidos para as algas da Divisão Chlorophyta, tais como os gêneros *Cymatiosphaera* Wetzel 1933 ex Deflandre 1954 e *Dictyotidium* Eisenack emend. Staplin 1961, pertencentes ao subgrupo Herkomorphitae; gêneros do subgrupo Pteromorphitae, como por exemplo, *Pterospermella* e *Tasmanites* (Newton) Schopf, Wilson & Bentall 1944 e gêneros do subgrupo Sphaeromorphitae, como *Leiosphaeridia* Eisenack 1958, os quais foram transferidos para a classe Prasinophyceae.

Embora ainda sujeito à controvérsias, esse arranjo parataxonômico é o mais utilizado atualmente.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

Subgrupo	Descrição	Esquema(s) Ilustrativo(s)	Gêneros
Acanthomorphytae	Acanthomorphytae. (Akantha: espinho) Compreendem acritarcos de forma esférica a sub-esférica, processos isolados, simples ou ramificados, sólidos ou vazios, distribuídos regular ou irregularmente e possuindo piloma simples.		<i>Baltisphaeridium</i> <i>Micrhystridium</i> <i>Comasphaeridium</i>
Diacromorphytae	Diacromorphytae. (di-Akron: dois pólos) Acritarcos de vesícula elipsoidal a esférica. A zona equatorial apresenta-se lisa ou ligeiramente enrugada; as zonas polares ornamentadas com pontos, tubérculos ou espinhos. Não se observam aberturas.		<i>Acanthodiacrodium</i>
Dinetromorphytae	Dinetromorphytae. (di-netron: dois fusos) Acritarcos de corpo fusiforme a alongado, algumas vezes amplamente curvados, contendo corpo interno, esférico a elipsoidal. Geralmente sem cristas ou processos, ou com processos simples fechados distalmente. Aberturas, quando presentes, são em forma de piloma circular simples, em posição polar.		<i>Diplofusa</i>
Disphaeromorphytae	Disphaeromorphytae. (di-Sphaira: duas esferas) Acritarcos esféricos a ovóides, com um corpo central interno. Superfície da vesícula e do corpo interno, lisa ou granular. Sem cristas ou processos, sem abertura ou com piloma simples circular.		<i>Disphaeria</i> <i>Archaeosacculina</i>
Herkomorphytae	Herkomorphytae. (Herkos: muros) Acritarcos de corpo esférico a elipsoidal ou subpoligonal. Superfície subdividida por cristas, em campos poligonais de forma regular ou irregular, lisa, pontuada ou tuberculada. Aberturas de encistamento, quando presentes, são pilomas simples ou circulares.		<i>Cymatiogalea</i>
Netromorphytae	Netromorphytae. (Netron: fuso) Acritarcos de forma alongada, fusiforme. Superfície lisa, raramente granular, com um ou mais espinhos, fechados distalmente e posicionados nos pólos. Não se observam aberturas de encistamento.		<i>Dactylofusa</i> <i>Navifusa</i> <i>Deusilites</i>

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

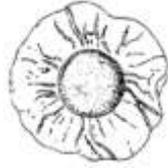
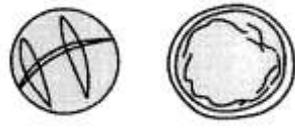
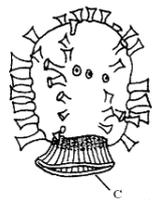
Oomorphytae	Oomorphytae. (<i>Oon</i> : ovo) Acritarcos de corpo esférico a elipsoidal, com superfície lisa ou granulosa, um pólo ornamentado. Não se observam mecanismos de encistamento.		<i>Oodinium</i>
Platymorphytae	Platymorphytae. (<i>Platys</i> : plano) Acritarcos com uma vesícula planar, de contorno circular, oval ou triangular, com um corpo interno de forma similar, sem cristas ou processos. Superfície lisa a granular, sem aberturas.		<i>Halophoridia</i> <i>Platycystidia</i>
Polygonomorphytae	Polygonomorphytae. (<i>Poly-gonia</i> : muitos ângulos) Acritarcos de contorno poligonal. Poucos processos isolados, ou fusionados na base, geralmente simples e raramente ramificados.		<i>Veryhachium</i>
Prismatomorphytae	Prismatomorphytae. (<i>Prisma</i> : prisma) Acritarcos de forma geral poligonal a prismática, com extremidades mais ou menos pontiagudas, freqüentemente resultando em uma borda, geralmente inteira ou denteada. Superfície lisa, granular ou reticulada. Não é observada nenhuma abertura nas paredes.		<i>Polyedrixium</i>
Pteromorphytae	Pteromorphytae. (<i>Ptero</i> : alas) Acritarcos esféricos a elipsoidais, ou poligonais. Franja equatorial suportada por pilares ou dobras radiais. Não se observam outros processos ou cristas. Superfície lisa ou granular. Sem abertura na vesícula.		<i>Duvernaysphaera</i>
Sphaeromorphytae	Sphaeromorphytae. (<i>Sphaira</i> : esfera) Acritarcos com a morfologia geral esférica a elipsoidal. Superfície granular, lisa, pontuada ou perfurada, sem processos, cristas ou abas. Possui abertura do tipo piloma circular simples ou rompimento da parede.		<i>Portalites</i>
Stephanomorphytae	Stephanomorphytae. (<i>Stephanos</i> : coroa) Acritarcos de corpo esférico a ovóide, sem corpo interior. Apresentam um apêndice num dos pólos (nas formas ovóides) e, distalmente desenvolvem um processo tubular de arranjos variados. A superfície é lisa ou granular. Sem aberturas de encistamento.		<i>Stelomorpha</i>

Figura II.1. Subgrupos de acritarcos (Downie *et al.*, 1963), com descrição sumária, ilustração representativa (Pereira, 2004) e exemplos de gêneros compreendidos, incluindo aqueles ocorrentes no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná (em destaque).

Loeblich (1970) sugeriu um método de organização dos gêneros e espécies em ordem alfabética, pois um sistema de classificação mais detalhado só seria possível à medida que o grupo fosse melhor estudado e conhecido.

Por outro lado, alguns autores, tais como Downie (1973) tentaram arranjar as espécies de acritarcos segundo as semelhanças entre os gêneros que os abrigam, o que refletiria origens e relações entre os mesmos, sem precisão na classificação sistemática. Como exemplo cita-se aqui o grupo informal “*Michrystridium* – *Veryhachium*”, os quais, por sua vez também foram tratados como “complexos” morfológicos distintos por Sarjeant & Stancliffe (1994).

Sarjeant & Stancliffe (1994) listaram várias diagnoses e emendas para enfatizar distintas concepções quanto às características de classificação das espécies dos gêneros *Michrystridium* e *Veryhachium*, com importância taxonômica, tais como tamanho, morfologia dos espinhos, processos e modo de abertura. Com base em revisões e reavaliações em relação aos gêneros morfológicamente similares, dois gêneros-forma de acritarcos foram descritos:

- *Michrystridium*, constituído por formas com uma vesícula esférica, sem modificação ocasionada pelos espinhos ou processos (Fig. II.2);
- *Veryhachium*, incluindo formas cujo contorno da vesícula pode ser modificado ou controlado pelo número e posição dos espinhos ou processos. Dentro deste gênero-forma ocorre ainda uma subdivisão, com um conjunto que mantém uma forma distinta para a vesícula (Fig. II.3), e um segundo com processos muito amplos, onde as bases se fundem mudando o contorno da vesícula (Fig. II.4).

Os problemas taxonômicos ocorrem, não apenas entre gêneros diferentes, mas também dentro de um único gênero ou mesmo entre formas de uma mesma espécie. Para tentar esclarecer esses problemas é necessário considerar, separadamente, cada fator envolvido na classificação sistemática, de modo a prover uma base para distinção dos espécimes.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

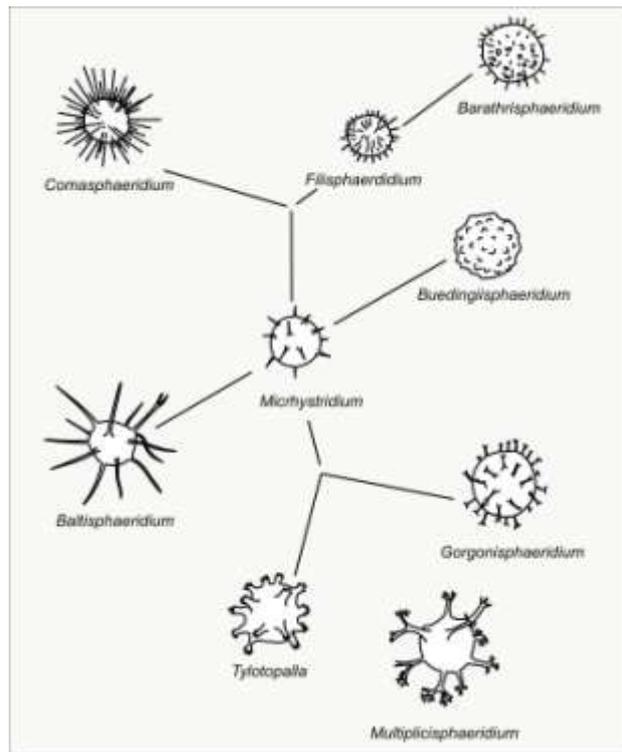


Figura II.2. Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma *Micrhystridium*. As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).

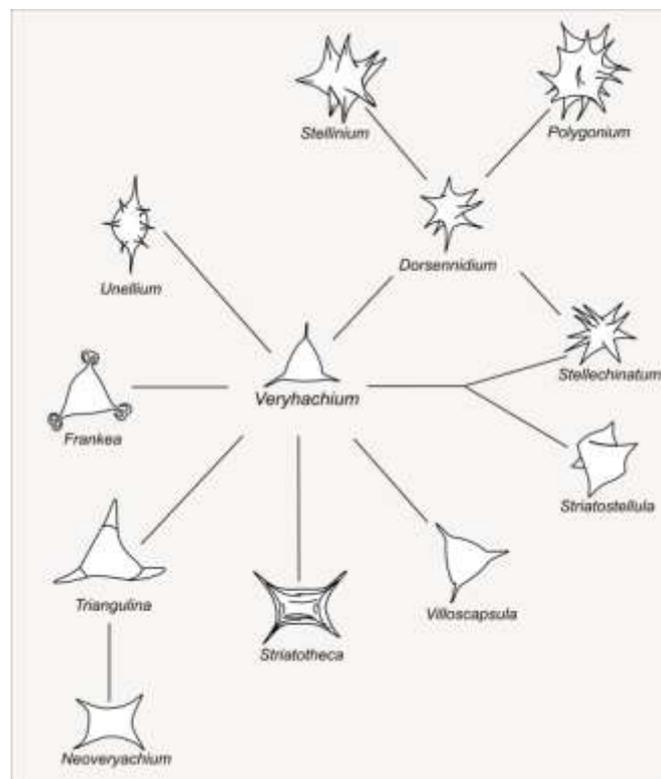


Figura II.3. Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma *Veryhachium*. As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).

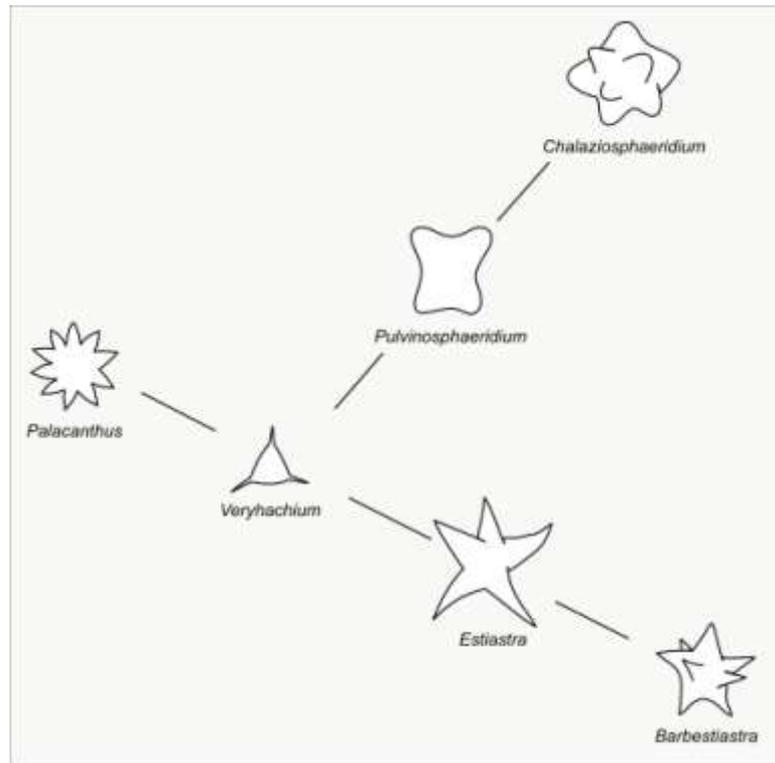


Figura II.4. Esquema ilustrativo de comparação das morfologias de alguns gêneros que constituem o gênero-forma *Veryhachium*, com processos de bases amplas. As conexões das linhas não implicam em relações de evolução (modificado de Sarjeant & Stancliffe, 1994).

Autores como Armstrong & Brasier (2005) e Dorning (2005) apresentaram uma ordenação em três conjuntos, que incluem um ou mais subgrupos de Downie *et al.* (1963), descritos abaixo:

Acritarcos sem processos e sem cristas ou alas. Inclui o subgrupo *Sphaeromorphitae*.

Acritarcos com cristas ou alas, mas sem processos. Inclui os subgrupos *Herkomorphitae* e *Pteromorphitae*.

Acritarcos com processos, com ou sem cristas ou alas. Inclui os subgrupos *Acanthomorphitae*, *Diacromorphitae*, *Netromorphitae*, *Oomorphitae*, *Polygonomorphitae* e *Prismatomorphitae*.

Verifica-se que na ordenação de Armstrong & Brasier (2005) não foram incluídos todos os subgrupos de Downie *et al.* (1963).

II.1.3. Distribuição estratigráfica

II.1.3.1 “Blackout” do fitoplâncton

Os acritarcos apresentam registro desde o Pré-Cambriano até o Recente (Fig. II.5), e ampla distribuição mundial. São abundantes e muito diversificados nas rochas sedimentares paleozóicas, com relativa dominância entre o Cambriano e o Devoniano. A partir do Mississipiano, o grupo sofre acentuado declínio, o que é denominado na literatura mais moderna como “blackout” do fitoplâncton (Riegel, 2008), como será visto mais adiante.

Segundo Riegel (2008), entre o Cambriano e o Devoniano, o microplâncton marinho teve uma grande irradiação e diversificação de táxons, especialmente entre os acritarcos, os quais foram pontuados por uns poucos eventos de extinção, possivelmente associados a mudanças climáticas. O microplâncton marinho é a mais importante fonte de alimento do qual todos os outros organismos marinhos dependem.

No limite entre o Devoniano e o Carbonífero ocorreu uma redução drástica da diversidade do grupo, coincidindo com os processos tectônicos durante o processo de formação do Pangea e a simultânea irradiação das plantas terrestres no final do Devoniano. Com isto, podem ter ocorrido alterações na disponibilidade de nutrientes nos oceanos, importante fator controlador do *blackout* dos acritarcos no final do Paleozóico (Fig. II.6).

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinomorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

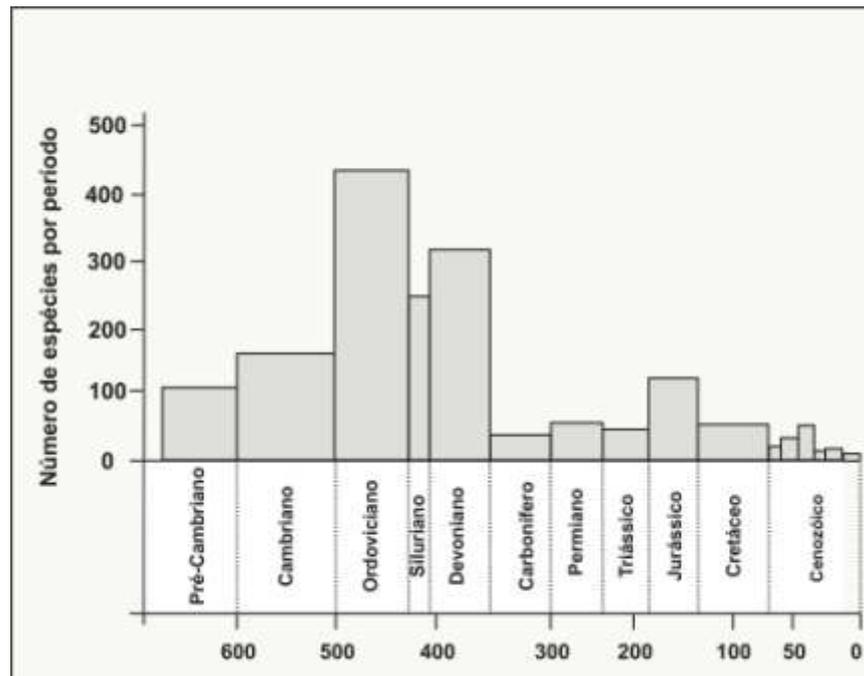


Figura II.5. Diversidade das espécies de acritarcos através do tempo geológico, com escala em milhões de anos (modificado de Cruz, 2004).

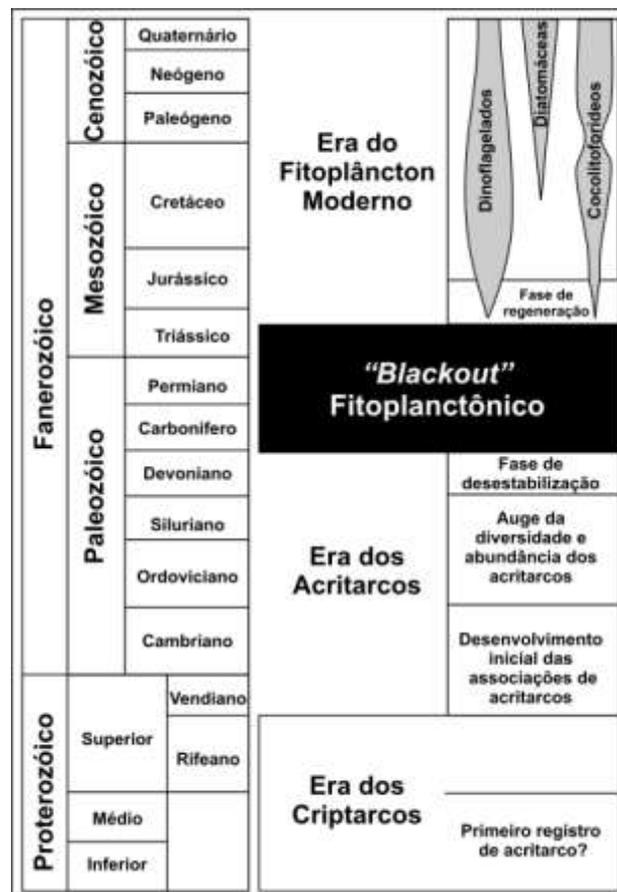


Figura II.6. Distribuição do fitoplâncton (de parede orgânica) marinho durante o Proterozóico Superior e o Fanerozóico, conforme terminologia e conceitos de Riegel (2008), com modificações.

Nas últimas décadas, com o incremento das pesquisas e informações sobre os requerimentos nutricionais de algas eucarióticas modernas, e sua aplicação também aos grupos fósseis, foi possível ampliar as correlações e as interpretações sobre este processo.

De acordo com Riegel (2008), alguns fatores associados aos eventos tectônicos do Pangea e acontecimentos sucessivos foram responsáveis pelo colapso da produtividade marinha primária do limite Devoniano-Carbonífero:

- Retenção de nutrientes na superfície com a expansão da flora terrestre;
- Significativa redução de nutrientes devido à formação de extensos depósitos de folhelhos negros no Devoniano Médio e Superior,
- Fechamento dos oceanos nas baixas latitudes;
- Mudanças no clima e na circulação oceânica e propagação das camadas de baixa salinidade associadas ao derretimento das camadas de gelo do final do Devoniano;
- Considerável retenção de carbono orgânico e de nutrientes em depósitos de carvão no Pensilvaniano e Permiano Inferior;
- Propagação do clima glacial entre o Mississipiano e o Permiano Médio seguido do clima continental quente e seco com amplos depósitos de *red beds* e evaporitos durante o Permiano Superior e Triássico Inferior;
- Retenção de sedimentos em extensas bacias continentais;
- Flutuações glacio-eustáticas do nível do mar e consistente redução do nível de base durante a longa glaciação do Permo-Carbonífero e o auge da formação do Pangea;
- Transferência de sedimentos carregados de nutrientes para o mar profundo durante o nível de mar baixo, quando a linha de costa está localizada na margem continental.

Para Strother (2008), de todos os organismos marinhos, o grupo dos acritarcos foi o mais sensível a certas condições químicas do oceano uma vez que seu metabolismo fotoautotrófico requer luz, bem como nutrientes inorgânicos e uma fonte de carbono inorgânico, rápida e acessível. O conceito de crescimento limitado pelos nutrientes tem sido difundido no estudo da ecologia do fitoplâncton com resultado sobre o controle da sua

distribuição no tempo e espaço. Em geral, “explosões” desses organismos são associadas com regiões de ressurgência de nutrientes no oceano, estimuladas por fatores climáticos.

A diversidade do fitoplâncton durante o Fanerozóico é mais intimamente relacionada com mudanças em larga escala na química das águas do oceano, do que com modelos de fluxo trófico.

Com base nisso conclui-se que a dominância relativa, a abundância e a diversidade do fitoplâncton marinho são controladas pela transferência de nutrientes dos continentes para o oceano, pelo estado de oxigenação do oceano e, conseqüentemente, pela disponibilidade de nitrogênio reduzido e ferro, além da estratificação termal. O *blackout* que ocorreu após o Devoniano pode ser considerado como uma fase de baixa produtividade dos acritarcos.

Algumas correntes de pesquisadores se opuseram ao conceito de *blackout*, com o argumento que uma preservação seletiva ou deficiência na formação de cistos pelo fitoplâncton de parede orgânica, poderia ser responsável pela sua diminuição no registro sedimentológico a partir do Carbonífero. Para Riegel (2008), uma preservação seletiva não pode ser considerada causa significativa para o desaparecimento dos acritarcos no limite Devoniano-Carbonífero, visto que o contínuo registro de algas prasinoíceas, bem como de pólenes e esporos de plantas terrestres em várias seções, demonstram que existiram condições apropriadas de manutenção deste grupo durante o período em questão.

Para entender o significado das mudanças na distribuição de acritarcos e algas prasinoíceas ao longo do tempo geológico, é necessário definir com clareza que táxons devem ser incluídos nessas algas e, quais representam o fitoplâncton marinho “normal” (acritarcos *sensu stricto*). Montenari & Leppig (2003) e Riegel (2008), analisando a grande diversidade destes organismos no Paleozóico, optaram por usar um conceito amplo para a classe Prasinophyceae, incluindo todos os representantes dos subgrupos Sphaeromorphytae, Pteromorphytae, Prismaticomorphytae, e a maioria do subgrupo Herkomorphytae (*Cymatiosphaera*, *Dictyotidium* e *Pterosphaeridia*). No grupo dos acritarcos *sensu stricto* restaram aqueles gêneros pertencentes aos subgrupos Acanthomorphytae, Polygonomorphytae, Netromorphytae, Diacromorphytae, Oomorphytae e os acritarcos galeados do subgrupo Herkomorphytae (*Cymatiogalea*). Entretanto, o assim chamado “complexo *Micrhystridium* – *Veryhachium*” exibiu um padrão de distribuição semelhante ao das algas prasinoíceas, subsistindo ao *blackout*, embora com número reduzido.

Para Vecoli & Lé Hérisse (2004), o complexo *Micrhystridium* – *Veryhachium* representa as formas ecologicamente mais tolerantes e resistentes do fitoplâncton, que podem suportar grandes mudanças paleoecológicas.

Após um intervalo de aproximadamente 130 milhões de anos, a diversidade do fitoplâncton foi gradualmente restaurada, durante o Triássico Superior, com o aparecimento dos dinoflagelados e, um pouco mais tarde, dos coccolitoforídeos e das diatomáceas. Evidências do fitoplâncton recente sugerem que os grupos dominantes diferem daqueles do Paleozóico em seus requerimentos nutricionais e que mudanças fundamentais na composição química dos oceanos são papel importante neste processo.

II.1.3.2. Potencial bioestratigráfico

Como já citado anteriormente, os acritarcos aparecem no registro desde o Pré-Cambriano (diversificam-se rapidamente no Cambriano), até o Recente, sendo muito utilizados para correlação em larga escala de rochas entre o Pré-Cambriano e o Devoniano.

Segundo Playford (2003), a ampla distribuição, a diversidade e a história de especiações e extinções durante um longo tempo na coluna geológica fazem dos acritarcos um grupo com alto potencial para zoneamentos bioestratigráficos, especialmente para o Cambriano, Ordoviciano, Siluriano e o Devoniano.

De acordo com Molyneux *et al.* (1996), diversos esquemas de zoneamentos bioestratigráficos, formais e informais, são propostos para seções do Cambriano Inferior, Cambriano Médio e Superior, Ordoviciano, Siluriano e Devoniano, baseados principalmente em zonas de associação e intervalo.

As pesquisas feitas no Brasil apontam os acritarcos como excelentes guias bioestratigráficos para o Ordoviciano na Bacia do Solimões (Quadros, 1986); Siluriano nas bacias do Parnaíba e Amazonas (Brito, 1967a; Quadros, 1985, Cardoso, 2002) e Devoniano nas bacias do Parnaíba, Amazonas e Paraná (Brito, 1967b, 1969; Quadros, 1982; Quadros, 1985; Oliveira, 1997; Quadros, 1999; Mauller, 2008).

II.1.4. Potencial paleoambiental

De acordo com Cardoso (2005), com exceção de alguns registros de acritarcos de água doce no Permiano Superior das montanhas Príncipe Charles na Antártica, em turfas do Pleistoceno na Inglaterra e em depósitos lacustres do Holoceno da Austrália, todos os demais foram encontrados em sedimentos marinhos ou em águas salobras. Nos sedimentos marinhos os acritarcos ocorrem em folhelhos, siltitos e argilitos, mas também podem ser encontrados em carbonatos e raramente em sedimentos arenosos.

Em combinação com palinóforos de origem continental (esporos e grãos de pólen), os acritarcos podem ser utilizados para a determinação da proximidade da linha de costa. Isoladamente não são bons indicadores de profundidade, pois requerem fatores fisiológicos para realização de fotossíntese, limitando seu hábitat à zona fótica (Williams & Sarjeant, 1967).

Embora apenas conhecidos por modelos ecológicos generalizados, a distribuição dos acritarcos é condicionada às massas d'água, de modo que o estudo das associações pode indicar ambientes proximais à costa, plataformais e de águas profundas.

Segundo Wall (1965), as variações na composição das associações de acritarcos coincidem com ciclos deposicionais. Conjuntos com menor diversidade ocorrem em depósitos clásticos grosseiros, característicos de fases regressivas de deposição, enquanto grupos mais diversificados ocorrem em margas (calcários impuros, argilosos) e argilas finas, fácies características de depósitos transgressivos.

Essas associações são controladas tanto por parâmetros ecológicos como sedimentológicos, e divididas em quatro tipos característicos: fácies costeiras de águas rasas, fácies plataformais proximais, fácies plataformais distais e fácies bacinais de águas profundas (Fig. II.7).

Staplin (1961), com base em assembléias devonianas do Canadá, observou o padrão de distribuição dos acritarcos em relação à distância da linha de costa. Segundo o autor, os acritarcos com espinhos longos são representantes de ambiente marinho raso, de águas calmas, enquanto aqueles com espinhos curtos representariam ambiente marinho também raso, mas de águas mais agitadas.

Montenari & Leppig (2003) observaram que a ocorrência dos acritarcos varia de forma diretamente dependente da granulometria do sedimento. Na fácies costeira de águas rasas, caracterizada por eventos de maior energia, predominam os representantes do subgrupo Sphaeromorphite. Na fácies plataformal proximal à costa observa-se um aumento na diversidade e uma correspondente diminuição da dominância de uns poucos táxons. Nesta fácies, os sedimentos são de granulometria mais fina, predominando dois subgrupos: Polygonomorphitae e Netromorphitae, com uns poucos representantes de Sphaeromorphitae. Já na fácies plataformal distal, a dominância alcança seu mínimo, e a diversidade, por outro lado, atinge seu ponto máximo. As associações ocorrem como na fácies proximal. Em fácies bacinais de águas profundas ocorre uma pequena diversidade, como na fácies de águas rasas.

O uso deste modelo pode ser limitado pela similaridade entre as associações de águas rasas e águas profundas. O estudo de palinofácies é utilizado para a distinção das associações e seu ambiente deposicional. Nestes estudos são identificados os componentes palinológicos individuais (fitoclastos, palinómorfos e matéria orgânica amorfa) e suas proporções relativas nas amostras observando seu tamanho, estrutura, fluorescência, forma e estado de preservação, conforme define a metodologia desenvolvida por Tyson (1995).

Em uma amostra palinológica de sedimentos marinhos, associações que apresentam abundância e elevado grau de preservação de esporómorfos (esporos e grãos de pólen) e poucos elementos fitoplanctônicos, indicam ambientes próximos à costa, com uma maior participação de palinómorfos vinculados a vegetação continental. No entanto, os conjuntos com maior representatividade do fitoplâncton demonstram condições de águas mais profundas, afastadas da costa.

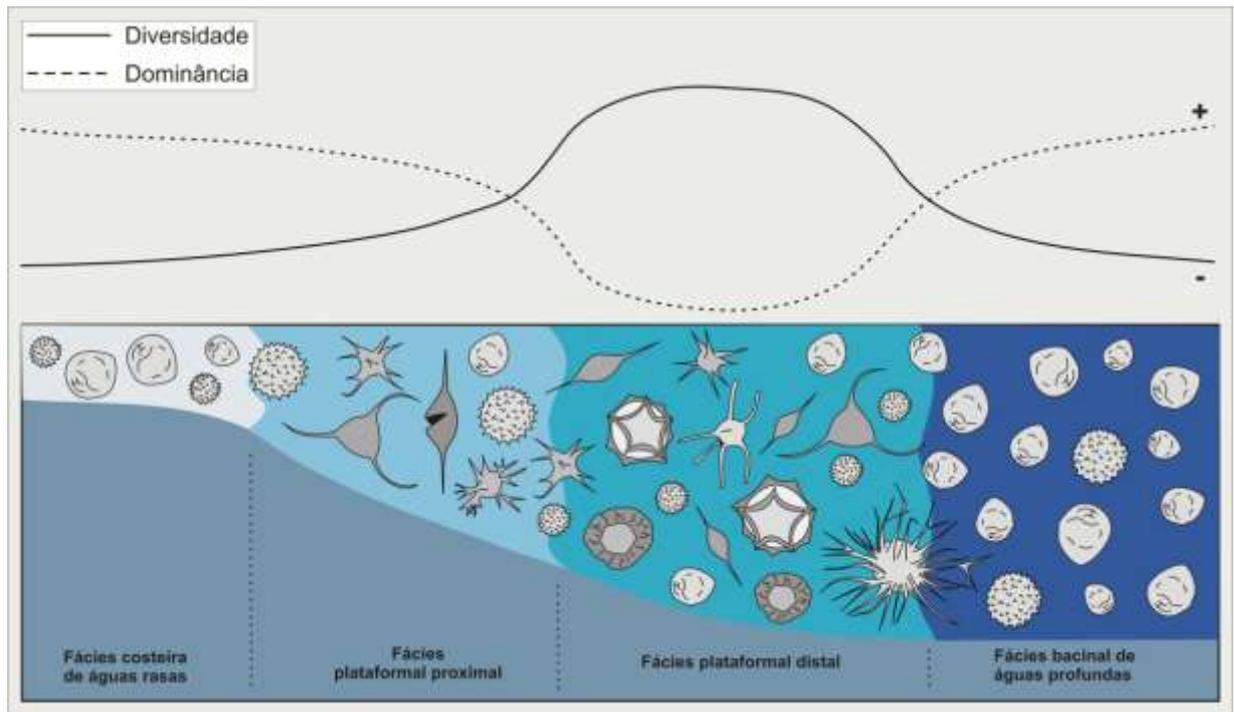


Figura II.7. Distribuição dos acritarcos nos ambientes plataformais e sua relação de dominância e diversidade (modificado de Montenari & Leppig, 2003).

II.1.5. Paleogeografia

O modelo de distribuição de acritarcos e algas prasinofíceas representa importante ferramenta para a paleogeografia e reconstruções paleoclimáticas. Hoje é amplamente aceito que temperaturas frias, e áreas de águas quentes podem ser distinguidas no Ordoviciano (Servais *et al.*, 2003), Siluriano (Le Hérissé & Gourvenec, 1995) e Devoniano (Le Hérissé *et al.*, 1997, 2000), baseadas em comunidades de acritarcos.

A distribuição dos representantes recentes do fitoplâncton é base para estudo dos processos que ocorreram nos seus análogos fósseis, e está relacionada a fatores como temperatura, disponibilidade de nutrientes, turbidez, temperatura, salinidade, luz, profundidade, entre outros. A maioria das comunidades atuais mostra claro controle latitudinal.

De acordo com Molyneux *et al.* (1996), existem duas correntes simultâneas considerando a distribuição dos elementos do fitoplâncton, que podem ser designadas por (a) *inshore-offshore* e (b) latitudinal.

Bioprovíncias de acritarcos têm sido demonstradas no Ordoviciano (Li Jun, 1987; Tongiorgi *et al.*, 1995), no Siluriano (Cramer, 1968; Cramer & Diez, 1972; Vavrdová, 1974) e no Devoniano (Vavrdová & Isaacson, 1999).

Segundo Vavrdová & Isaacson (1999), o reconhecimento de províncias, baseado em morfotipos sensíveis a determinadas temperaturas, pode ajudar no reconhecimento de posições dos paleocontinentes e paleolatitudes. No estudo realizado pelos autores foi proposto um modelo baseado na distribuição do acritarco *Umbellasphaeridium saharicum*, para o Devoniano Superior, que diferenciou e caracterizou uma comunidade de micropalâncton de altas latitudes, no Frasniano e Famenniano, em regiões representadas atualmente pela Bolívia e Peru. A Bioprovíncia *Umbellasphaeridium saharicum* está inserida no Reino Malvinokafrico.

Le Hérisse *et al.* (1997) observaram que os processos de provincialismo são dependentes do arranjo continental, das flutuações climáticas globais e, provavelmente, mudanças geoquímicas e na circulação oceânica. Os autores constataram que os principais aspectos da paleogeografia do intervalo Siluriano-Devoniano, entre eles o fechamento do Oceano Iapetus, e conseqüentes mudanças ambientais, foram suficientemente fortes para refletir na distribuição das associações do fitoplâncton. Durante o Siluriano Superior, assembléias muito diferenciadas, em ambientes plataformais, têm sido reconhecidas, e são basicamente controladas pela posição latitudinal e temperatura da água.

II. 2 Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná

Embora haja ocorrências registradas de acritarcos em determinados estratos do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, o estudo paleopalínológico detalhado desses depósitos esteve mais concentrado nos esporómorfos, em virtude de que estes são mais profícuos em termos bioestratigráficos. Acritarcos foram relatados em análises de associações palínológicas com detalhamento taxonômico limitado (Leipnitz, 1981), ou em trabalhos de síntese (Cazzulo-Klepzig, 1987). Somente mais recentemente é que esses palinómorfos passaram a merecer estudos de ordem taxonômica e paleoecológica mais aprofundados (Souza, 1998; Quadros, 2002).

A grande variedade morfológica dos acritarcos, o tamanho reduzido para observação em microscopia ótica e, em muitos casos, o estado deficiente na preservação são algumas das dificuldades para a análise de determinados acritarcos. Além disso, alguns espécimes só são visíveis sob luz fluorescente. A microscopia eletrônica de varredura é bastante eficaz na análise taxonômica; entretanto, é técnica inviável em trabalhos de rotina.

Dentre os acritarcos registrados nos depósitos pensilvanianos e permianos da Bacia do Paraná, espécimes pertencentes aos gêneros *Micrhystridium* e *Veryhachium* são os mais abundantes. Seus registros foram assinalados desde o Subgrupo Itararé até a Formação Irati, muitos deles com nomenclatura aberta, sem designação de espécie.

Gênero *Micrhystridium* (Deflandre) Downie & Sarjeant 1963 emend. Sarjeant 1967

Espécie tipo. *Micrhystridium inconspicuum* Deflandre 1937

Hystrichosphaera inconspicua Deflandre 1935

O gênero *Micrhystridium* foi erigido com base em material do Cretáceo Superior da França, por Deflandre (1937), e inclui espécimes de forma esférica ou elipsoidal, sem corpo interno, com processos isolados simples ou ramificados, cônicos, retos ou curvos, sólidos ou ocos, de base estreita e, distribuídos de forma irregular; não apresentam abertura aparente ou apenas um simples piloma circular. Segundo Sarjeant (1967) ocorre desde o Ordoviciano ao Holoceno.

De acordo com a diagnose original (Deflandre, 1937), o gênero *Micrhystridium* reúne “*des organismes globuleux, ornés d’appendices varies, et dont la taille, généralement inférieure à 20 µm, peut descendre jusqu’à moins de 8/10*”(tradução livre da autora: vesículas esféricas, ornadas com apêndices variados, cujo tamanho é geralmente menor que 20 µm, podendo chegar até 8-10 µm).

Downie & Sarjeant (1963) aprimoraram a diagnose do gênero, que passou a compreender “*Hystrichospheres with spherical or oval shells not divided into fields or plates, bearing processes with closed tips, most often simple, rarely branching or ramifying, without distal connections of any kind. The processes are generally of one type only. Mean and modal diameter of shell less than 20 µm*” (tradução livre da autora: vesículas de

contorno esférico a oval, sem divisões, possuindo processos com extremidades fechadas, frequentemente simples, raramente ramificados, sem nenhum tipo de conexão distal. Os processos são de um único tipo. A média do diâmetro é geralmente menor que 20 μm .

Posteriormente, novas feições foram incorporadas à diagnose por Sarjeant (1967): “*Acritarchs with spherical to oval shells not divided into fields or plates, bearing processes with closed tips, most often simple, rarely branching or ramifying, without distal connections of any kind. The processes are generally of one type only. Size small, mean and modal diameter of shell generally less than 20 μm . Release of shell contents by formation of a crescentic to horse-shoe shaped opening or by loss of an irregularly shaped portion of one surface; exceptionally up to 1/3 of the shell is lost. Pylomes are not developed*” (tradução livre da autora: vesículas de contorno esférico a oval, sem divisões, possuindo processos com extremidades fechadas, frequentemente simples, raramente ramificados, sem nenhum tipo de conexão distal. Os processos são de um único tipo. A média do diâmetro é geralmente menor que 20 μm . A vesícula pode apresentar aberturas em forma de ferradura ou por perda de parte da superfície, excepcionalmente acima de 1/3 da parede pode ser perdida. Não apresenta piloma ou arqueópilo desenvolvidos).

Segundo Deflandre (1937), essas vesículas certamente representam protistas, talvez em estado vegetativo ou, provavelmente, formas encistadas. O tamanho reduzido torna seu estudo bastante complexo. O autor designou, para este novo gênero, uma espécie tipo cujos processos apresentavam extremidades fechadas, contudo ressaltou que a diferença entre *Micrhystridium* (até 20 μm) e *Hystrichosphaeridium* (acima de 20 μm), descrito no mesmo trabalho, seria apenas a dimensão da vesícula. Em 1958 Eisenack separou esse último gênero de acordo com as terminações dos processos ou espinhos, restando em *Hystrichosphaeridium* as formas com processos tubulares, abertos distalmente e, em um novo gênero, *Baltisphaeridium*, as formas com espinhos fechados distalmente. Staplin (1961) propôs suprimir o limite superior de tamanho para *Micrhystridium* e redefinir o gênero com base nos espinhos (processos) de sua espécie tipo, o que passaria a corresponder exatamente ao gênero *Baltisphaeridium*. Com base nesta proposta, o último gênero seria abandonado e suas espécies atribuídas ao gênero *Micrhystridium*. De acordo com Downie & Sarjeant (1963), a emenda de Staplin (1961), embora legalmente válida com base no código de nomenclatura, remove da diagnose original de *Micrhystridium* uma característica diagnóstica do gênero, tornando-o um sinônimo de *Hystrichosphaeridium*. Assim, segundo esses autores, *Micrhystridium* e *Baltisphaeridium* deveriam ser mantidos respeitando o

limite de tamanho entre os dois. Essa questão foi discutida na reunião do Grupo 9 (Acritarcha) da “Commission Internationale de Microflore du Paléozoïque”, em Paris, em 1963, ocasião em que a proposta de Staplin (1961) foi rejeitada e a emenda de Downie & Sarjeant (1963) foi aceita (Oyen, 1963).

Em Deflandre & Deflandre (1965a, b) foi apresentada uma emenda para o gênero *Micrhystridium* levando em consideração a ausência de uma abertura/piloma na parede das vesículas. Staplin *et al.* (1965) reanalisaram a proposta de Staplin (1961) e consideraram a inclusão de limite de tamanho e vagas considerações sobre a estrutura da parede das vesículas, na descrição, mas não propuseram emendas. Sarjeant (1967) considerou insatisfatória a redefinição de *Micrhystridium* proposta por Staplin, *et al.* (1965), e sugeriu nova emenda para incorporar observações complementares àquela anteriormente realizada por Downie & Sarjeant (1963).

Dentre as formas do gênero *Micrhystridium* que foram registradas na Bacia do Paraná cinco delas são descritas com designação específica (*M. breve* Jansonius 1962, *M. echinosum* Staplin 1961, *M. toigae* Quadros 2002, *M. fragile* Deflandre 1947a e *Micrhystridium* cf. *M. inconspicuum* Deflandre 1937), sendo as demais nomeadas com nomenclatura aberta de acordo com suas características morfológicas particulares (*Micrhystridium* “com espinhos curtos”, “com espinhos longos”, “com esparsos processos cônicos”) ou como *Micrhystridium* sp.

Foram reanalisadas todas as lâminas disponíveis na palinoteca do Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo, referente aos trabalhos citados para a Bacia do Paraná nos depósitos pensilvanianos e permianos, quais sejam: Leipnitz, 1981; Marques-Toigo *et al.*, 1981b; Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabrizio, 1987; Picarelli *et al.*, 1987 e Dias, 1993. A partir do exame morfológico minucioso, são apresentadas algumas considerações sobre estes registros.

***Micrhystridium breve* Jansonius 1962**

De acordo com a descrição original, *Micrhystridium breve* Jansonius 1962 exibe uma vesícula circular a poliangular, com numerosos espinhos/processos (30-50) de aproximadamente 2 µm na base e 3-5 µm de comprimento, relativamente curtos, pontiagudos e ocos. O diâmetro da vesícula atinge entre 15 e 25 µm. Na Bacia do Paraná essa espécie foi reconhecida por Quadros (2002, p. 43 e 45, est. 2, figs. 17-20), cuja

descrição está em consonância com a original. O autor considerou a forma descrita por Marques-Toigo *et al.* (1981b) como *Micrhystridium* Tipo 1 (p. 207, est. 1, fig. 1) como sinônimo da espécie. Pela análise da ilustração e constatação de formas semelhantes nas ilustrações de Jansonius (1962), esta atribuição é aqui confirmada.

***Micrhystridium echinosum* Staplin 1961**

Micrhystridium echinosum compreende, originalmente, vesículas subcirculares ornamentadas com espinhos de aproximadamente 4 µm de comprimento e menos de 1 µm de diâmetro, com distância de 2 – 4 µm entre eles. As terminações dos espinhos são arredondadas ou ligeiramente alargadas e o diâmetro da vesícula varia entre 17 – 22 µm. Sundaram (1986) registrou a espécie no Subgrupo Itararé. Embora a descrição do autor esteja de acordo com a original, a esparsa distribuição dos espinhos difere da diagnose e ilustração do holótipo (Staplin 1961, p. 408, est. 48, fig. 16). Contudo, a ilustração fornecida (est. X, fig. 7) não possibilita uma análise mais detalhada dessas características.

***Micrhystridium toigae* Quadros 2002**

Conforme descrição original, esta espécie inclui vesículas esféricas, de contorno circular a subcircular, finas, lisas e transparentes, com diâmetro entre 13 e 20 µm. A superfície é coberta por processos (20-30) flexíveis, de extremidade afilada e fechada, podendo atingir entre 10 e 20 µm. A largura da base dos processos pode variar entre 1,5 e 4 µm. Esta espécie foi descrita pela primeira vez para a Bacia do Paraná na Formação Palermo, com base em cinco espécimes. Através das ilustrações do holótipo (Quadros, 2002: est. 3, fig. 21) e parátipos (est. 3, figs. 22-24) é possível observar que os processos são mais longos do que aqueles conhecidos em outras espécies do gênero na Bacia do Paraná, Quadros (2002) acrescentou na lista sinonímica os exemplares de Marques-Toigo *et al.* (1981b) descritos como *Micrhystridium* Tipo 3 (p. 207, est. 1, figs. 6, 7, 8) e *Veryhachium* Tipo 3 (p. 207, est. 1, fig. 11). A primeira espécie parece estar de acordo com a descrição de Quadros (2002). No entanto o espécime ilustrado na estampa 1, figura 11 deve ser, de fato, alocado no gênero *Veryhachium*, tal como originalmente. A releitura das lâminas referentes à Marques-Toigo *et al.* (1981b) exhibe espécimes com características semelhantes a espécie *Micrhystridium toigae*.

***Micrhystridium fragile* Deflandre 1947 e *Micrhystridium* cf. *M. inconspicuum* Deflandre 1937**

Picarelli *et al.* (1987) ilustraram duas espécies ocorrentes na Formação Palermo e base da Formação Irati classificadas como *Micrhystridium fragile* (est. 6, figs. 1-4) e *Micrhystridium* cf. *M. inconspicuum* (est. 6, figs. 5-6). Entretanto, a ausência de descrição das respectivas espécies limita uma melhor comparação com as descrições originais, e as ilustrações disponíveis não possibilitam um exame mais detalhado ou inferência taxonômica precisa. Com exceção da figura 5, em que não é possível fazer qualquer inferência, o espécime da figura 2 parece estar dobrado ou deformado de maneira que não se pode identificar ao certo sua forma e tamanho. Os espécimes 1, 4 e 5 possuem tamanho aproximado entre 11 e 13,6 μm , sendo que na figura 1 os processos medem entre 4 e 6 μm . A figura 3 apresenta as características mais bem preservadas, com um diâmetro de aproximadamente 15 μm , com mais de 25 processos com cerca de 6 μm de comprimento.

Espécimes encontrados na observação direta das lâminas provenientes do trabalho de Picarelli *et al.* (1987) revelam formas de acritarcos com significativa variedade entre o tamanho e a quantidade dos processos, caracteres que podem posicionar estes espécimes tanto em *M. fragile* como em *M. inconspicuum*.

***Micrhystridium* com espinhos curtos, espinhos longos e processos cônicos**

Espécies do gênero *Micrhystridium*, sem designação de espécie, mas com denominação de características morfológicas (espinhos curtos, espinhos longos, processos cônicos), foram registradas por Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabrizio (1987) na Formação Palermo. Não são apresentadas descrições para as espécies e, embora as ilustrações não sejam factíveis de análise mais detalhada, os espécimes comportam os caracteres citados para o gênero. Os espécimes com espinhos curtos exibem um diâmetro entre 10 e 16 μm aproximadamente, sendo o comprimento dos processos entre 3 e 4 μm . Já aqueles com espinhos longos apresentam um diâmetro em torno de 16 μm , com processos medindo entre 6 e 8,5 μm de comprimento. A ilustração que mostra um exemplar de *Micrhystridium* com esparsos processos cônicos (fig. 9) não permite avaliação adequada. Com relação ao material original analisado pelas autoras acima citadas, apenas em uma lâmina foi possível reconhecer formas de acritarcos com as características descritas, onde foi constatada a presença de espécimes com processos de tamanho variável.

***Micrhystridium* tipo 1, tipo 2, tipo 3**

Em Marques-Toigo *et al.* (1981b), as espécies do gênero em questão são identificadas como *Micrhystridium* tipo 1, 2 e 3. Na publicação não é apresentada descrição taxonômica. A delimitação de diferenças na morfologia, através da análise das ilustrações, é prejudicada pela qualidade do material, que não exhibe boa preservação. Contudo, Quadros (2002) considerou adequado inserir uma das formas de *Micrhystridium* tipo 1 na sinonímia de *Micrhystridium breve* e, as formas de *Micrhystridium* tipo 3 na sinonímia de *Micrhystridium toigae*. Os demais espécimes, figuras 2, 4 e 5, exibem diâmetro próximo a 13 μm e processos com cerca de 6 μm . O espécime da figura 3 tem, aproximadamente, 22 μm e processos com 10 μm da base ao topo, o que poderia também incluí-lo em *Micrhystridium toigae* Quadros 2002.

***Micrhystridium* spp.**

Leipnitz (1981) descreve três formas de acritarcos do gênero *Micrhystridium* na Formação Palermo. As espécies foram nomeadas *Micrhystridium* sp. A, B e C, com características muito semelhantes, diferindo mais significativamente no tamanho dos processos. As vesículas apresentaram diâmetros entre 9,76 e 20 μm , exibindo entre 9 e 20 processos de tamanhos variados (*Micrhystridium* sp. A, com processos de tamanho entre 11 e 41 % do diâmetro da vesícula, *Micrhystridium* sp. B, com processos de tamanho entre 50 e 70 % do diâmetro da vesícula, *Micrhystridium* sp. C, com processos de tamanho entre 80 e 90 % do diâmetro da vesícula).

Em trabalhos de cunho palinológico e estratigráfico, como Dias (1993, est. 5, figs. 17-18) e Cazzulo-Klepzig *et al.* (1989, est. I, figs. 1, 2, 3 e 5), as autoras mencionaram a presença do gênero *Micrhystridium* em suas amostras sem descrição ou designação específica e tão pouco alguma distinção morfológica entre os espécimes, tratando apenas com *Micrhystridium* sp. ou spp. Do mesmo modo que em trabalhos anteriormente citados, as ilustrações não permitem uma análise mais detalhada das formas apresentadas.

Gênero *Baltisphaeridium* (Eisenack 1958) Downie & Sarjeant 1963

Espécie tipo. *Ovum hispidum longispinosum* (Eisenack, 1931)

Baltisphaeridium longispinosum (Eisenack, 1958)

Deflandre (1937), ao propor o gênero *Micrhystridium*, designou uma espécie tipo cujos processos apresentavam extremidades fechadas, e diâmetros até 20 µm, permanecendo em *Hystrichosphaeridium* os espécimes com mais de 20 µm. Eisenack (1958) separou esse último gênero de acordo com as terminações dos processos ou espinhos, situando em *Hystrichosphaeridium* as formas com processos tubulares, abertos distalmente e erigindo um novo gênero, *Baltisphaeridium*, para as formas com espinhos fechados distalmente.

De acordo com Downie & Sarjeant (1963) as formas atribuídas ao gênero *Baltisphaeridium* apresentavam vesícula esférica, sem corpo interno, com processos isolados, simples ou ramificados, ocos ou sólidos, distribuídos irregularmente, não conectados distalmente e com tendência à extremidade distal fechada e afilada. A média do diâmetro da vesícula é superior a 20 µm. Eisenack (1969) observou diâmetros em geral entre 30 e 70 µm, podendo superar 300 µm. Ainda, segundo estes autores, na maioria dos casos é extremamente difícil separar formas com processos ocos ou sólidos, sendo que um simples espécime pode apresentar processos ou espinhos parcialmente ocos e parcialmente sólidos.

Na Bacia do Paraná ocorre apenas um registro deste gênero, de uma espécie não determinada, no Subgrupo Itararé, na porção centro-sul do Estado do Rio Grande do Sul (Dias, 1993, est. 5, fig. 20). Analisando a ilustração, o estado de preservação do espécime é insuficiente para um exame mais detalhado, mas de acordo com a descrição este exemplar comporta as características do gênero em questão.

Gênero *Comasphaeridium* Staplin, Jansonius & Pocock 1965 emend. Sarjeant & Stancliffe 1994

Espécie tipo. *Micrhystridium cometes* (Valensi, 1948)

Comasphaeridium cometes (Staplin, Jansonius & Pocock 1965)

O gênero exibe espécimes com vesícula originalmente esférica; contorno circular a subcircular, com parede lisa, fina, transparente, coberta por mais de 50 espinhos tênues, mais ou menos flexíveis, de altura entre 3 a 5 μm e base de 1,5 a 3 μm . Entre um par de espinhos há espaço para interpor-se um ou até dois espinhos. Não são observadas estruturas de encistamento. A concentração e fina espessura dos espinhos são características marcantes.

A diagnose original “*Vesicle spherical to ellipsoidal, sometimes of large size; with densely crowded, thin, solid, usually simple, more or less flexible hair-like spines*” (tradução livre da autora: “Vesículas esféricas a elipsoidais, às vezes de grandes dimensões, densamente coberta com espinhos finos, sólidos, geralmente simples, mais ou menos flexíveis”), foi depois emendada por Sarjeant & Stancliffe 1994 “*Vesicle spherical to ellipsoidal. Eilyma smooth to granular, thin, with a dense covering of spines. Spines solid or apparently so, thin and often hairlike and undulose. Proximally, the spines join the body at a sharp angle. Distally they are closed and normally do not branch. The spine length is over 25% of the body diameter and their number exceeds 35*” (tradução livre: “Vesículas esféricas a elipsoidais, lisa a granular, fina, com uma densa cobertura de espinhos, que aparentam ser sólidos, frequentemente delgados e ondulados. Proximalmente, os espinhos se juntam ao corpo em um ângulo agudo. Distalmente eles são fechados e não ramificados, seu número pode ser superior a 35 e o comprimento pode ser ultrapassar 25% do diâmetro do corpo”).

Ocorre apenas um registro na Bacia do Paraná, *Comasphaeridium daemoni* Quadros 2002, na Formação Palermo (Quadros, 2002, p. 40, est. 1, fig. 1-6). Esta espécie diferencia-se das demais por apresentar a parede lisa.

Gênero *Veryhachium* (Deunff 1954) ex Downie 1959 (Downie & Sarjeant, 1963) emend. Turner 1984

Espécie tipo. *Veryhachium trisulcum* Deunff 1951 ex Deunff 1959.

O gênero *Veryhachium* foi proposto por Deunff (1954) para um grupo de microfósseis do Ordoviciano, descritos em sedimentos da França. Seus representantes apresentam forma triangular, alongada ou poligonal, com processos isolados simples ou

fusionados a base, cônicos, retos ou curvos, de bases largas ou estreitas, em pequeno número e raramente bifurcados.

A espécie tipo então designada em 1954 (*Veryhachium trisulcum*) não apresentava descrição, bem como a ilustração apresentada por Deunff (1951), o que invalidava o novo gênero de acordo com o código de nomenclatura. O autor não atribuiu formalmente nenhuma categoria sistemática superior ao gênero, tratando como “hystrichosphaera” (Família Hystrichosphaeridae O. Wetzel 1933), um grupo de micro-organismos de posição sistemática incerta, que poderiam ser considerados tanto como animais ou plantas. Deunff (1959) descreveu e ilustrou *V. trisulcum*, mas na discussão genérica esta espécie não foi indicada como espécie tipo, ou mesmo referida à citação de 1954 da espécie tipo. O gênero continuava inválido. O impasse estava em como avaliar a validade do gênero: pelo ICBN (Código Internacional de Nomenclatura Botânica) ou ICZN (Código Internacional de Nomenclatura Zoológica). Loeblich & Tappan (1976) sustentaram que uma vez que o sufixo taxonômico adotado foi o de uma família zoológica, o último código deveria ser aplicado e, considerando a citação de Downie (1959) da espécie tipo, aceitaram a proposta de Downie & Sarjeant (1963). Esses últimos autores descreveram e emendaram *Veryhachium*, citando a espécie tipo e assim validando o gênero pela primeira vez. Sarjeant & Stancliffe (1994) discutiram a legitimidade desta emenda argumentando que os autores violaram ambos os códigos de nomenclatura, pois não apresentaram nenhuma descrição da espécie tipo, nem ilustração. Para estes autores o gênero foi validamente publicado em 1954, uma vez que nenhum dos dois códigos exige que, para que o nome genérico seja validamente publicado, a espécie tipo deva também ser validamente publicada (Sarjeant & Stancliffe, 1994: p. 8).

A primeira emenda proposta para o gênero (Downie & Sarjeant, 1963) teve como maior objetivo diferenciar *Veryhachium* de *Micrhystridium*, visto que enfatizou o maior número de processos apresentados pelo último gênero, sendo que a forma geral era similar. Em 1969, Loeblich & Tappan comentaram que o gênero *Veryhachium* apresentava processos maiores encontrados em um plano simples, mas também poderia possuir processos acessórios, menores, em outras posições na vesícula. Neste mesmo trabalho também foi proposto um termo para caracterizar uma abertura na parede, como uma estrutura de excistamento.

A segunda emenda válida só foi publicada por Turner (1984), que adotou a visão de Loeblich & Tappan (1969) restringindo o gênero para espécimes apenas com processos em um plano simples. Sarjeant & Stancliffe (1994) propuseram a terceira emenda para o gênero,

que de acordo com Mullins (2001) estava em contradição com sua própria discussão sobre as características morfológicas do gênero e, portanto, altamente problemática (ver discussão em Servais *et al.*, 2007: p. 192-193).

Servais *et al.* (2007) propuseram o uso de *Veryhachium* como no conceito amplamente aceito de Turner (1984).

Sarjeant (1967), Loeblich & Tappan (1969) e Servais *et al.* (2007) observaram diferenças na morfologia de populações do gênero *Veryhachium* entre o Ordoviciano e o Devoniano e aquelas oriundas do Permiano ao Jurássico. A maioria dos morfotipos do Ordoviciano, Siluriano e Devoniano tem três ou quatro espinhos. No entanto, espécimes do Permiano, Triássico e Jurássico geralmente têm um maior número de espinhos (oito ou mais) que não estão todos em mesmo plano, e as vesículas são normalmente pequenas (cerca de 20 µm de diâmetro). Essas características tornam os morfotipos muito semelhantes ao gênero *Micrhystridium*, sendo complexa a tarefa de distinção entre eles. Alguns autores, por esse motivo, preferiram utilizar o termo “complexo *Micrhystridium-Veryhachium*” no Paleozóico e Mesozóico (*e.g.* Wall & Downie, 1963).

Gênero abundante e diversificado nas associações do Paleozóico, os registros pós-Paleozóicos incluem apenas duas espécies do Cretáceo e três do Terciário (Cardoso & Rodrigues, 2005). A longa amplitude estratigráfica da maioria das espécies de *Veryhachium* resulta por lhe conferir um caráter secundário nos zoneamentos bioestratigráficos. Contudo, seu primeiro aparecimento é de grande importância para a estratigrafia do Ordoviciano, com o primeiro morfotipo ocorrendo no Tremadociano, tornando-o um importante marcador bioestratigráfico para este período (Servais *et al.*, 2007). Segundo Staplin (1961), Dorning (1981) e Cramer (1971), sua distribuição paleogeográfica seria controlada pelo paleoambiente e paleolatidade.

Na Bacia do Paraná, o gênero ocorre do Subgrupo Itararé até a base da Formação Irati, contudo é mencionado com nomenclatura aberta, embora com relativa diversidade verificada a partir das ilustrações, refletindo carência de aprofundamento taxonômico.

A diagnose original proposta por Deunff (1954) “*Microorganismes planctoniques fossiles conservés à l’état de matière organique, le plus souvent de couleur jaune ou brune parfois noire. Coque à paroi lisse ou granuleuse. Forme générale dépendant du nombre de processus (de 1 à 8), non globuleuse, sauf lorsqu’il n’y a qu’une seule corne. Processus presque toujours pointus, généralement longs ou très longs, souvent recourbés. Diamètre du corps de la coque 10 à 40 µm, rarement inférieur ou supérieur. Envergure total pouvant*

atteindre 100 µm et plus” (tradução livre: "Microorganismos planctônicos fósseis, preservados na matéria orgânica, geralmente de coloração amarela ou marrom, às vezes preto. Parede da vesícula lisa ou granulada. Forma geral, dependendo do número de processos (a partir de 1 a 8), geralmente afilado, longo, muitas vezes curvo. Diâmetro entre 10 e 40 microns, raramente menor ou maior. Envergadura total de até 100 microns ou mais”) foi invalidada e posteriormente emendada por Turner (1984) “*Vesicle thin-walled, polygonal, with processes from the angles forming an integral part of the vesicle, major processes in a single plane, commonly with accessory processes at various positions on the vesicle, processes distally closed and simple. Surface may be ornamented with grana or may be smooth. Excystment is by the formation of an epytiche*” (tradução livre: "Vesículas de paredes finas, poligonais, com processos localizados nos ângulos, como parte integral da vesícula, sendo que os processos maiores estão em um único plano e os acessórios, em várias posições na vesícula. Processos distalmente fechados e simples. A superfície pode ser ornamentada com grânulos. O excistamento se dá através de um epitico").

Na Bacia do Paraná, o gênero foi descrito sem designação específica, ora como *Veryhachium* sp. (Leipnitz, 1981, est. VII, figs. 7-14, p. 97-99; Marques-Toigo *et al.*, 1981b, est. I, figs. 9, 10 e 11; Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabricio, 1987, est. I, fig. 4; Picarelli *et al.*, 1987; Dias, 1993, est. 5, fig. 19), ora como cf. *Veryhachium* (Cazzulo-Klepzig *et al.*, 1989, est. I, fig. 4), com ocorrência no Subgrupo Itararé e nas formações Rio Bonito e Palermo. Da mesma forma que o gênero *Micrhystridium*, as descrições e ilustrações, quando presentes nos trabalhos realizados para esta bacia, não apresentam requisitos para uma análise aprofundada, embora os espécimes possam ser reconhecidos como pertencentes ao gênero *Veryhachium*. Igualmente neste gênero foram realizadas releituras nas lâminas originais (quando disponíveis).

II.3 Nova abordagem taxonômica

De acordo com Van Der Zwan (1979), o comportamento dos padrões morfológicos utilizados na taxonomia palinológica é muitas vezes inadequado para expressar as variações das assembléias de acritarcos. O termo “*Morphon*” foi introduzido pelo autor para designar um grupo de espécies palinológicas reunidas comportando uma contínua variação de características morfológicas. Esse termo complementa a abordagem tipológica (uma expressão pertencente à taxonomia que estuda as características das diferenças entre os

espécimes) e (i) enfatiza a continuidade das características morfológicas em vez da descontinuidade, (ii) pode revelar a conexão entre características morfológicas aparentemente não relacionadas, (iii) facilita o reconhecimento da variação morfológica que infringe a rígida delimitação da forma gênero, (iv) pode facilitar o reconhecimento das tendências morfológicas dependentes do paleoambiente, da biogeografia e de um determinado intervalo de tempo, (v) pode facilitar a interpretação das variações morfológicas como resultado da variação natural. Um *Morphon* pode ser informalmente o nome de uma ou mais de suas espécies constituintes; a espécie pode ser diagnosticada pelo conjunto das características morfológicas comuns e variáveis.

Sarjeant & Stancliffe (1994) listaram várias diagnoses e emendas para enfatizar a amplitude das distintas concepções com relação à classificação das espécies dos gêneros *Micrhystridium* e *Veryhachium*, ressaltando a importância taxonômica do tamanho, morfologia dos espinhos e processos e modo de abertura. Com base em revisões e reavaliações dos gêneros morfológicamente similares, dois gêneros-forma de acritarcos foram descritos pelos autores: (i) *Micrhystridium*, constituído por formas com uma vesícula esférica, sem modificação ocasionada pelos espinhos ou processos e (ii) *Veryhachium*, incluindo formas cujo contorno da vesícula pode ser modificado ou controlado pelo número e posição dos espinhos ou processos. Dentro deste gênero-forma ocorre ainda uma subdivisão, com um conjunto que mantém uma forma distinta para a vesícula e um segundo com processos muito amplos, onde as bases se fundem mudando o contorno da vesícula. No entanto, Servais *et al.* (2007) enfatizaram a necessidade de aprofundamento no tema, rejeitando as emendas de Sarjeant & Stancliffe (1994).

Considerando os gêneros e suas respectivas espécies registrados na Bacia do Paraná, observa-se:

- (i) os trabalhos, incluindo teses e dissertações sobre o tema resultaram de análises morfológicas baseadas em um número reduzido de espécimes (entre 3 e 8), com exceção de Picarelli *et al.* (1987) que baseou sua avaliação em 40 espécimes;
- (ii) as associações são constituídas por espécimes com grande variação morfológica, incluindo pequenos detalhes dos processos, espinhos e forma geral. Dentre esses palinóforos é possível observar formas transicionais que tornam difícil a segura inserção em um gênero ou espécie;

- (iii) o valor do diâmetro da vesícula atribuído aos diferentes espécimes (entre 10 e 25 μm , aproximadamente) não indica que esta seja uma característica diagnóstica na distinção entre espécies;
- (iv) o número e comprimento dos processos não é característica de fácil observação, seja pelo tamanho ínfimo das vesículas ou pela condição da preservação. Nas medidas de comprimento apresentadas nos trabalhos nota-se uma transição gradual onde podem ser observados espécimes com processos/espinhos desde curtos até longos numa progressão sucessiva, em uma mesma amostra (Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabrcio, 1987; Quadros 2002). O tamanho dos processos foi também expresso em porcentagem do diâmetro da vesícula (Leipnitz, 1981), diferenciando três tipos desde mais curtos, médios à longos, e quantidade similar em todos os espécimes, sendo que para a maioria das publicações não é apresentada a contagem do número de processos;
- (v) alguns autores já citaram anteriormente a grande variação morfológica entre as espécies (Sarjeant & Stancliffe, 1994) e dentro de uma mesma espécie (Valensi, 1953) do gênero *Micrhystridium*.

Considerando a análise taxonômica realizada, constata-se dificuldade em atribuir uma classificação adequada aos gêneros estudados, uma vez que os acritarcos, considerados possíveis cistos algálicos, podem ser preservados nos sedimentos em fases diversas do ciclo ontogenético, de acordo com o grupo ao qual estão inseridos. Sendo assim, pode-se estar observando uma única espécie em condições morfológicas diferenciadas, referente a diferentes etapas de desenvolvimento, desde o encistamento, passando por várias fases, até a formação de novos cistos.

Diferentemente dos esporómorfs (que não apresentam ciclos ontogenéticos paleontologicamente visíveis, pois são liberados do esporângio já completamente formados), as algas percorrem etapas variadas, têm ciclos relativamente curtos, podem exibir mais de uma fase de desenvolvimento em um curto período de tempo, deixando no registro fóssil formas diversas que terminam sendo classificadas como espécies e até gêneros diferentes.

Após a análise das lâminas disponíveis, referentes aos trabalhos apresentados para o intervalo em foco da Bacia do Paraná, fica evidente a grande variação morfológica de caracteres diagnósticos como quantidade e tamanho dos processos, observados em publicações de localidades diferentes nesta bacia. Essas feições apresentam uma

variabilidade constante, por exemplo, o tamanho dos processos, com populações apresentando desde processos curtos à longos, com formas intermediárias, na mesma associação.

O conceito de gênero-forma ou *Morphon* (Van Der Zwan, 1979) é a alternativa aceita na tentativa de adequar as formas registradas aos caracteres morfológicos diagnósticos, não apenas “agrupando” formas semelhantes eventualmente, mas levando em consideração características com importância taxonômica como diâmetro da vesícula, morfologia e tamanho dos espinhos e processos, suas conexões e relação com o paleoambiente.

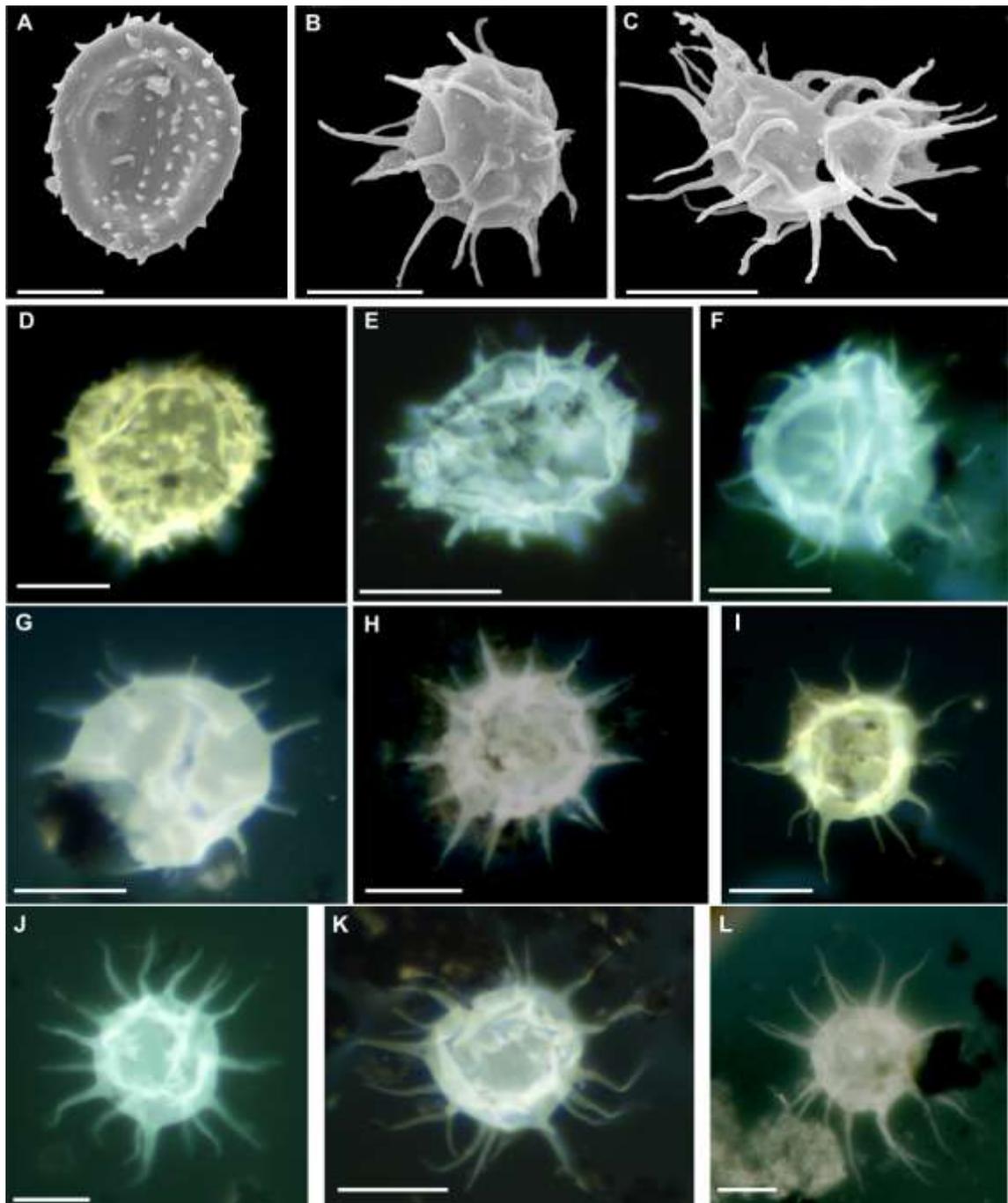
Neste trabalho, como material de apoio, foram selecionadas amostras de testemunhos de sondagem dos poços HN-05-RS e HN-25-RS, relacionadas no capítulo anterior. A análise destas amostras permitiu observar associações palinológicas diferenciadas no intervalo designado. Com referência ao grupo *Acritarcha* foi possível considerar os seguintes tópicos:

1. As formas mais comuns deste grupo, relativas aos gêneros *Micrhystridium* e *Veryhachium*, foram registradas nas formações Palermo e Irati.
2. Espécimes do gênero *Micrhystridium* foram diferenciados, basicamente, em dois grupos: com espinhos curtos e com espinhos médios a longos (figura II.8). Apresentaram diâmetros (medida da vesícula sem os processos) entre 10 e 20 μm , sendo que vesículas de mesmo diâmetro podem exibir tanto processos curtos como longos. Os espécimes portando espinhos curtos estão presentes em número reduzido em relação àqueles com espinhos maiores.
3. Como citado anteriormente, a quantidade e comprimento dos processos/espinhos são características passíveis de serem mascaradas pelas condições tafonômicas. Além disso, os acritarcos registrados no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná apresentam coloração muito clara e a maioria só é visível sob luz fluorescente, o que dificulta a observação morfológica mais detalhada. Entretanto, é possível perceber uma graduação quanto ao tamanho dos processos no gênero *Micrhystridium*, de forma que não se pode diferenciar conjuntos baseando-se no comprimento exato, mas sim populações de diâmetros similares e uma progressão quanto ao tamanho destes processos. Não foi observada variação morfológica significativa dos espécimes na passagem de uma unidade litoestratigráfica para outra.

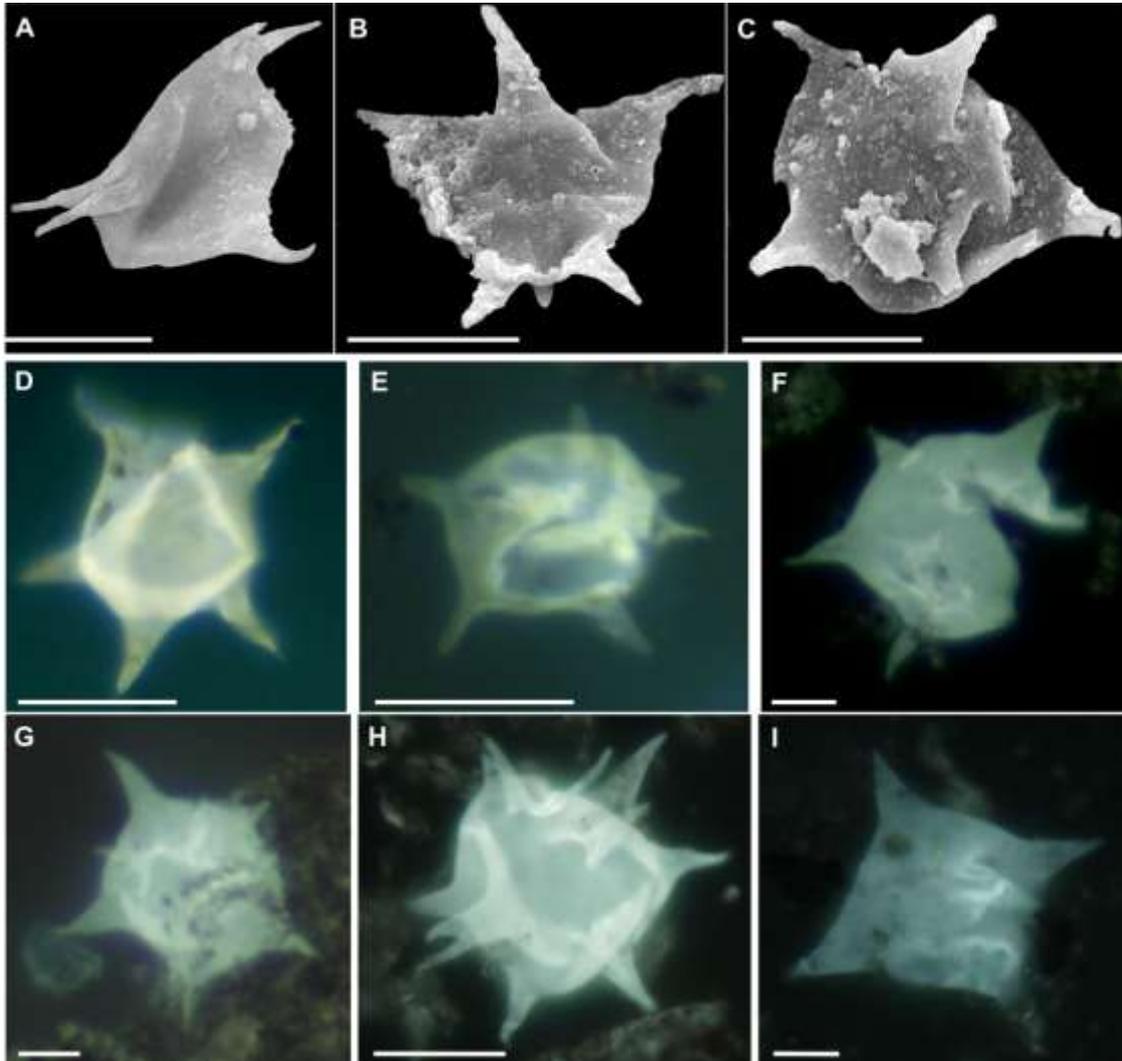
4. Quanto ao gênero *Veryhachium*, as formas são muito semelhantes morfológicamente, variando apenas no tamanho, que aumenta consideravelmente nos registros da Formação Irati, passando de vesículas com diâmetros entre 10 e 15 μm da Formação Palermo para vesículas com mais de 30 μm (figura II.9).
5. O que se pode perceber é uma inversão no aspecto quantitativo dos gêneros, ocorrendo diminuição das formas referentes ao gênero *Micrhystridium* e aumento de espécimes do gênero *Veryhachium* na transição entre as formações Palermo e Irati.

Sendo assim, no “Complexo *Micrhystridium*”, seriam incluídos os gêneros *Micrhystridium*, *Baltisphaeridium* e *Comasphaeridium*, enquanto os espécimes pertencentes ao gênero *Veryhachium* no “Complexo *Veryhachium*”.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.



Figuras II. 8. *Complexo Micrhystridium*. **A-C.** Espécimes observados em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do poço HN-25-RS (profundidade de 73,00 m), Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul. **D-L.** Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná. **D.** Poço HN-25-RS, MP-P 5776, E.F. J30; **E.** Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. H32; **F.** Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. L41-3; **G.** Poço HN-25-RS, MP-P 5786, E.F. D47; **H.** Poço HN-05-RS, MP-P 6069, E.F. K48-2; **I.** Poço HN-25-RS, MP-P 5776, E.F. R32-3; **J.** Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. O31; **K.** Poço HN-25-RS, MP-P 5777, E.F. G43; **L.** Poço HN-25-RS, MP-P 5783, E.F. F45-2. As lâminas referentes às ilustrações **D-L** estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.



Figuras II. 9. Complexo *Veryhachium*. A-C. Espécimes observados em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do poço HN-25-RS (profundidade de 73,00 m), Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul. D, E. Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Palermo, Permiano da Bacia do Paraná. D. Poço HN-25-RS, MP-P 5783, E.F. X46; E. Poço HN-25-RS, MP-P 6554, E.F. U35; F-I. Espécimes observados em microscopia óptica com luz fluorescente, provenientes da Formação Irati, Permiano da Bacia do Paraná. F. Poço HN-25-RS, MP-P 5788, E.F. R37-2; G. Poço HN-25-RS, MP-P 5788, E.F. E57; H. Poço HN-25-RS, MP-P 5789, E.F. P36-3; I. Poço HN-25-RS, MP-P 5790, E.F. M46. As lâminas referentes às ilustrações D-I estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm.

II. 3.1 Propostas taxonômicas

De acordo com o que foi discutido no ítem anterior, todas as ocorrências de gêneros e espécies relativos ao Grupo Acritarcha, registrados para o Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná, são listadas a seguir, como sugestão de um novo arranjo taxonômico.

Grupo ACRITARCHA Evitt 1963

Subgrupo Acanthomorphae Downie, Evitt & Sarjeant 1963

“Complexo *Micrhystridium*”

Inclui espécimes de forma esférica ou elipsoidal, sem corpo interno, com processos isolados simples ou ramificados, cônicos, retos ou curvos, sólidos ou ocos, de base estreita e, distribuídos de forma irregular; não apresentam abertura aparente ou apenas um simples piloma circular.

Gênero *Micrhystridium* (Deflandre) Downie & Sarjeant 1963 emend. Sarjeant 1967

1981 *Micrhystridium* sp. A, in Leipnitz, est. VII, figs. 1-2, p. 95-96.

1981 *Micrhystridium* sp. B, in Leipnitz, est. VII, figs. 3-4, p. 96.

1981 *Micrhystridium* sp. C, in Leipnitz, est. VII, figs. 5-6, p. 96-97.

1981b *Micrhystridium* tipo 1, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 1-2.

1981b *Micrhystridium* tipo 2, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 3-5.

1981b *Micrhystridium* tipo 3, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 6-8.

1986 *Micrhystridium echinosum* Staplin 1961, in Sundaram, est. X, fig. 7, p. 264-265.

1987 *Micrhystridium fragile* Deflandre 1947a, in Picarelli *et al.*, est. 6, figs 1-4.

1987 *Micrhystridium* cf. *M. inconspicuum* Deflandre 1937, in Picarelli *et al.*, est. 6, figs 5, 6.

1987 *Micrhystridium* com espinhos curtos, in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabrizio, est. I, figs. 1, 2, 3 e 8.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinómorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

1987 *Micrhystridium* com espinhos longos, in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabício, est. I, figs. 5 e 7.

1987 *Micrhystridium* com esparsos processos cônicos, in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabício, est. I, fig. 9.

1987 *Micrhystridium* sp., in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabício, est. I, fig. 9.

1989 *Micrhystridium* sp., in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. I, figs. 1, 2, 3 e 5.

1993 *Micrhystridium* sp., in Dias, est. 5, fig. 17-18.

2002 *Micrhystridium breve* Jansonius 1962, in Quadros, est. 2, figs. 17-20, p. 43 e 45.

2002 *Micrhystridium toigae* Quadros, est. 3, figs. 21-24, p. 45.

Gênero *Baltisphaeridium* (Eisenack 1958) Downie & Sarjeant 1963

1993 *Baltisphaeridium* sp., in Dias, est. 5, fig. 20.

Gênero *Comasphaeridium* Staplin, Jansonius & Pocock 1965 emend. Sarjeant & Stancliffe
1994

2002 *Comasphaeridium daemoni* Quadros, est. 1, figs. 1-6. p. 40.

Subgrupo Polygonomorphae Downie, Evitt & Sarjeant 1963

“Complexo *Veryhachium*”

Vesículas de paredes finas, poligonais, com processos localizados nos ângulos, como parte integral da vesícula, sendo que os processos maiores estão em um único plano e os acessórios, em várias posições na vesícula. Processos distalmente fechados e simples. A superfície pode ser ornamentada com grânulos.

Gênero *Veryhachium* (Deunff 1954) ex Downie 1959 (Downie & Sarjeant, 1963) emend. Turner 1984

- 1981 *Veryhachium* sp. A, in Leipnitz, est. VII, figs. 7-8, p. 97.
- 1981 *Veryhachium* sp. B, in Leipnitz, est. VII, figs. 9-10, p. 97-98.
- 1981 *Veryhachium* sp. C, in Leipnitz, est. VII, figs. 11-12, p. 98.
- 1981 *Veryhachium* sp. D, in Leipnitz, est. VII, figs. 13-14, p. 99.
- 1981b *Veryhachium* sp. tipo 1, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 9.
- 1981b *Veryhachium* sp. tipo 2, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 10.
- 1981b *Veryhachium* sp. tipo 3, in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 11.
- 1987 *Veryhachium* sp., in Picarelli *et al.*, p.366.
- 1987 *Veryhachium* sp., in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabricao, est. I, fig. 4.
- 1989 Cf. *Veryhachium*, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. I, fig. 4.
- 1993 *Veryhachium* sp., in Dias, est. 5, fig. 19.

II.4 Conclusões

Demonstra-se aqui uma grande variação morfológica de caracteres diagnósticos dos acritarcos, tais como quantidade e tamanho dos processos, que apresentam uma modificação constante. Com relação ao tamanho dos processos, verifica-se associações apresentando desde processos curtos à longos, com formas intermediárias nos mesmos níveis estratigráficos.

Utilizando o conceito de gênero-forma ou *Morphon* (Van Der Zwan, 1979) é aqui proposta uma tentativa de adequar as formas registradas aos caracteres morfológicos diagnósticos levando em consideração características com importância taxonômica como diâmetro da vesícula, morfologia e tamanho dos espinhos e processos, suas conexões e relação com o paleoambiente.

Sugere-se a inclusão das formas relativas ao gênero *Micrhystridium*, *Baltisphaeridium* e *Comasphaeridium* no “Complexo *Micrhystridium*” e, os espécimes do gênero *Veryhachium* no “Complexo *Veryhachium*”.

Para a Bacia do Paraná, Cazzulo-Klepzig *et al.* (1989) observaram o início de um período transgressivo, abrangendo o topo da Formação Palermo até a base da Formação Irati, com base em associações do fitoplâncton marinho, especialmente dos gêneros *Micrhystridium* e *Veryhachium*, intervalo considerado um marco estratigráfico na bacia. Holz & Dias (1998) estudaram o significado do microplâncton e das algas nos depósitos do Permiano Inferior do sul do Brasil, verificando o padrão de distribuição destas formas em comparações com o modelo de estratigrafia de seqüências. Acritarcos dos gêneros *Micrhystridium* e *Veryhachium* foram registrados em tratos de sistema de mar alto, relacionados com a maior extensão de águas marinhas e à maior profundidade, condição paleoecológica ideal para o desenvolvimento deste grupo. Constata-se que esses estudos foram realizados utilizando os gêneros de acritarcos sem designação específica. Neste caso, a resposta paleoambiental fornecida por estes elementos fitoplactônicos não apresentou limitações pela falta de subdivisão sistemática, corroborando a proposta de tratamento destes gêneros como “complexo”.

Como material de apoio, foram selecionadas amostras de testemunhos de sondagem de dois poços perfurados no sul do estado do Rio Grande do Sul (HN-05-RS e HN-25-RS). A análise realizada para o Grupo Acritarcha, nestes testemunhos, revelou:

1. Os registros de acritarcos para o Subgrupo Itararé resumiram-se em poucos espécimes, mal preservados, com forma semelhante aos do complexo *Michrystridium*, porém apresentando terminações bifurcadas (semelhante ao gênero *Gosgonisphaeridium* Staplin *et al.*, 1965), que não é característica das formas registradas para o intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná. Dessa maneira considera-se aqui como formas retrabalhadas.
2. Os complexos *Michrystridium* e *Veryhachium* são registrados em associação, em níveis das formações Rio Bonito, Palermo e Irati;
3. O maior número de espécimes é observado na transição entre o topo da Formação Palermo e a base da Formação Irati;
4. Na Formação Rio Bonito são menos abundantes e estão associados com esporórfos (em número reduzido e bom estado de preservação) e grande quantidade de fitoclastos;
5. A Formação Palermo apresenta um número maior de representantes do Complexo *Michrystridium*. Na passagem desta unidade para a Formação Irati constata-se uma diminuição em abundância das formas do Complexo *Michrystridium* e um aumento das formas do Complexo *Veryhachium*. Não há significativas mudanças morfológicas, mas sim inversão das formas predominantes.
6. No topo da Formação Palermo os acritarcos encontram-se associados a raros esporos, algas do gênero *Botryococcus* em número reduzido e fitoclastos. O complexo *Michrystridium* é mais abundante e diversificado.
7. Na Formação Irati o número de representantes de Complexo *Veryhachium* aumenta e os espécimes tendem a ser maiores que os mesmos da unidade anterior. A associação mostra também representantes de algas prasinofíceas, poucos espécimes de *Botryococcus*, fragmentos de esporórfos, fitoclastos e matéria orgânica amorfa.

Espécies dos complexos *Michrystridium* e *Veryhachium*, reunidos em associação com outros palinórfos, fitoclastos, e matéria orgânica amorfa, podem demonstrar as condições paleoambientais da localidade de estudo. Pelas investigações realizadas, estas formas anunciam uma ingressão marinha no Palermo que torna-se mais evidente na transição com a Formação Irati, quando os esporórfos estão reduzidos a fragmentos e a

matéria orgânica amorfa é mais abundante. O tratamento taxonômico dado às espécies de acritarcos neste trabalho proporciona uma visualização mais ordenada das associações, enquanto assegura uma interpretação paleoambiental satisfatória, fundamentada nas características ecológicas das espécies agrupadas nos *complexos*. Constata-se que não há divergências dessas características ecológicas relacionadas às variações morfológicas cuidadosamente selecionadas para o agrupamento das formas.

CAPÍTULO III. ANÁLISE TAXONÔMICA DAS ALGAS CLOROFÍCEAS

O capítulo III apresenta considerações gerais sobre as algas da Divisão Chlorophyta, especialmente os grupos presentes no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná. Dando seguimento aos conceitos gerais é apresentada uma revisão e avaliação detalhada dos táxons registrados no intervalo supramencionado, relacionados de acordo com a classe na qual estão inseridos: *Chlorophyceae*, *Zygnemaphyceae* e *Prasinophyceae*.

Classe *Chlorophyceae*

Características gerais

Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná

- Gênero *Botryococcus* Kützing 1849
- Gênero *Quadrisporites* (Hennelly) Potonié & Lele 1961

Classe *Zygnemaphyceae*

Características gerais

Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná

Nova abordagem taxonômica

Nova proposta taxonômica

- Gênero *Tetraporina* (Naumova) Naumova emend. Kar & Bose 1976
- Gênero *Balmeella* Pant & Mehra 1963
- Gênero *Circulisporites* de Jersey emend. Norris 1965
- Gênero *Elosporites* Dias-Fabrizio 1981
- Gênero *Pilasporites* (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967
- Gênero *Brazilea* Tiwari & Navale 1967
- Gênero *Kagulubeites* (*Congoites*) Bose & Maheshwari 1968

Classe *Prasinophyceae*

Características gerais

Revisão e avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná

Nova abordagem taxonômica

- Gênero *Cymatiosphaera* Wetzel 1933 *ex* Deflandre 1954
- Gênero *Dictyotidium* Eisenack emend. Staplin 1961
- Gênero *Leiosphaeridia* Eisenack 1958
- Gênero *Maculatasporites* Tiwari 1964
- Gênero *Tasmanites* (Newton) Schopf, Wilson & Bentall 1944

CAPÍTULO III. ANÁLISE TAXONÔMICA DAS ALGAS CLOROFÍCEAS

III.1 Considerações gerais

Constituindo um grupo biológico bastante heterogêneo, as algas podem ser unicelulares ou pluricelulares, microscópicas ou macroscópicas. Nos ecossistemas aquáticos são os principais organismos fotossintetizantes e constituem a base nutritiva que garante a manutenção de praticamente todas as cadeias alimentares desses ambientes.

Dentre as unicelulares, ocorrem organismos flagelados como as algas verdes e os dinoflagelados, e organismos aflagelados como as diatomáceas. Seus membros vivem principalmente em água doce; poucas espécies unicelulares planctônicas ocorrem em águas marinhas costeiras.

As algas incluídas na Divisão Chlorophyta possuem organização celular eucariótica, podem ser unicelulares, coloniais ou multicelulares, e suas dimensões variam de micrometros a metros. As algas verdes, como são mais conhecidas, estão presentes nos mais diversos ambientes. A grande maioria das espécies, aproximadamente 90%, é de água doce, e geralmente apresentam distribuição cosmopolita, enquanto a maior parte das formas marinhas ocorre em águas tropicais e subtropicais. Apresentam clorofila **a** e **b** e carotenóides. A substância de reserva é sempre o amido, pelo que são consideradas ancestrais das plantas terrestres. A parede celular é composta principalmente de celulose em associação com outros polissacarídeos. São notáveis as variações observadas na estrutura fibrilar da parede celular, sendo essas algas as que apresentam um maior grau de organização da estrutura da parede (camadas de microfibrilas paralelas). De acordo com Traverse (2008), a esporopolenina é provavelmente o componente comum na estrutura básica das paredes das células da maioria dos palinómorfos (grãos de pólen, esporos, algas, acritarcos e dinoflagelados).

Normalmente, num ecossistema equilibrado, o crescimento das algas é controlado pelas condições do ambiente, como temperatura, alimento disponível, etc. As algas apresentam reprodução vegetativa por divisão celular simples conhecida como fragmentação. Podem também se reproduzir através da formação de esporos (zoósporos ou

aplanósporos) ou gametas que podem ser móveis (zoogametas) ou imóveis (aplanogametas). Durante as fases vegetativas e/ou reprodutiva podem apresentar flagelos. O ciclo de vida das algas verdes é extremamente variável.

Neste trabalho é adotada a opinião de Colbath (1996), pela qual as algas das classes Zygnemaphyceae Round 1961, Chlorophyceae Kützing 1843 (Ordem Chlorococcales Marchand 1895) e Prasinophyceae Christensen 1962 são incluídas na Divisão Chlorophyta. Algumas considerações sobre essas classes são apresentadas a seguir, tendo em vista estarem presentes nos depósitos do Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, associadas ou não aos acritarcos.

III.2 Classe Chlorophyceae (ordem Chlorococcales)

As algas Chlorococcales são algas verdes que incluem tanto espécimes unicelulares como também coloniais. É um grupo morfológicamente muito variado, que apresenta hábitos e habitats distintos, com registro paleontológico a partir do Pré-Cambriano até os dias atuais (Colbath & Grenfell, 1995).

Existem formas similares às algas da Ordem Chlorococcales que são apenas conhecidas no registro fóssil, entre elas o gênero *Quadrisporites* Hennelly 1959 ex Potonié & Lele 1961 que, embora com reservas, é atribuído à família atual Scenedesmaceae Oltmanns 1904 (Batten, 1996).

Outro gênero pertencente a esta classe é *Botryococcus* Kützing 1849, incluído na família Botryococcaceae Wille 1909, com distribuição do Pensilvaniano até os dias atuais.

Para Batten (1996), a maioria dos táxons desta classe de algas é de baixo valor bioestratigráfico, no entanto, o autor destacou sua utilidade como indicadores de condições paleoambientais. Os representantes desta classe podem ser abundantes em corpos d'água doce, enriquecidos com nutrientes e a sua ocorrência é fortemente relacionada ao grau de penetração de luz, com maior ou menor sensibilidade. O aumento de salinidade pode retardar ou diminuir o crescimento e reprodução dos indivíduos.

A maioria do registro fóssil das algas *Chlorococcales* deriva de sedimentos que foram acumulados em ambientes de água doce ou sob forte influência desta. Aqueles

espécimes encontrados em depósitos marinhos podem ter sido transportados por correntes fluviais ou de ambientes lacustres.

III.2.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e propostas taxonômicas

Gênero *Botryococcus* Kützing 1849

O gênero *Botryococcus* Kützing 1849, de algas coloniais, apresenta grande variedade de formas e tamanhos. A colônia é irregularmente lobada, aproximadamente esférica e de tamanho variável, com muitos indivíduos unicelulares, densa e concentricamente dispostos.

Colônias dessas algas verdes ocorrem no Pré-Cambriano e através de todo o Fanerozóico, até o presente (Combaz, 1980; Tappan, 1980, Batten & Grenfell, 1996).

Apresenta um ciclo de vida representado em doze etapas (fig. III.1): 1. Autosporia simples; 2. Autosporia simples com o primeiro cálice secretado; 3. Primeira divisão longitudinal do autósporo (célula individual); 4. Segunda divisão longitudinal, mas perpendicular à primeira; 5. Ramificação simples constituindo colônias; 6. Ramificação constituindo colônias; 7. Velha matriz com anéis de crescimento e colônias já separadas por fragmentação; 8. Colônias simples, obtidas por fragmentação; 9. Matriz esqueletal com cálices vazios; 10. Autósporos dispersos; 11. Complexo de colônias conservadas juntas por fios de mucilagem; 12. Constituição simples de colônias. A colônia, depois de formada é envolvida em uma bainha mucilaginosa composta de ácidos graxos. Uma quantia abundante de líquidos acumulados dentro da bainha dá fluatibilidade à colônia.

Do ponto de vista paleoambiental, são amplamente dispersas em regiões temperadas e tropicais e têm sido interpretadas como indicadores de ambientes de água doce ou sob influência destes.

Os representantes modernos são encontrados em ambientes de água doce, como pântanos e lagos, mas considerável número pode ser observado em ambientes de salinidade variada (Wake & Hillen, 1980). As colônias fósseis são comumente registradas em associação com vestígios de organismos marinhos, mas, por analogia com as preferências de ambiente das algas atuais, essa informação é usada como indicativa de influência de água

doce nesses depósitos, e não como interpretação de origem marinha (Batten & Grenfell, 1996).

Picarelli *et al.* (1987) observaram que *Botryococcus* está presente em ambientes de águas salobras e de baixa salinidade. Nos níveis ricos em acritarcos, essa espécie tende a desaparecer do registro.

Os espécimes atribuídos a esse gênero têm apresentado poucas mudanças morfológicas ao longo do tempo, revelando uma adaptação bem sucedida aos ambientes aquáticos onde se desenvolveram.

De acordo com Guy-Ohlson (1992), as variações morfológicas exibidas por colônias de algas viventes podem ser relativas a mudanças ambientais, com conjuntos refletindo baixas temperaturas, condições úmidas e outros, altas temperaturas e condições secas. Quando todos os tipos diferentes são encontrados em uma mesma amostra, pode ser interpretado como mudanças sazonais durante o intervalo de deposição. O gênero *Botryococcus* também é conhecido como fonte de hidrocarbonetos em depósitos sedimentares, resultado de diversos graus de alteração bacteriana e outras alterações pós-deposicionais, e tem estimulado muitas pesquisas com os seus representantes atuais (Guy-Ohlson, 1992).

De acordo com Ottone & Mancuso (2006), vários autores enfatizaram o valor paleoecológico de *Botryococcus braunii* Kützing 1849 na avaliação de parâmetros como níveis de nutrientes presentes nos corpos d'água (nível trófico) e profundidade.

Ottone *et al.* (2005) destacaram a preferência desta espécie por corpos d'água oligotróficos (ambientes com escassez de nutrientes minerais), chegando a ser dominante em extremos oligotróficos ou até distróficos (diminuição excessiva dos nutrientes no corpo d'água), onde outras algas Chlorococcales não sobreviveriam (Jankovská & Komarék, 2000).

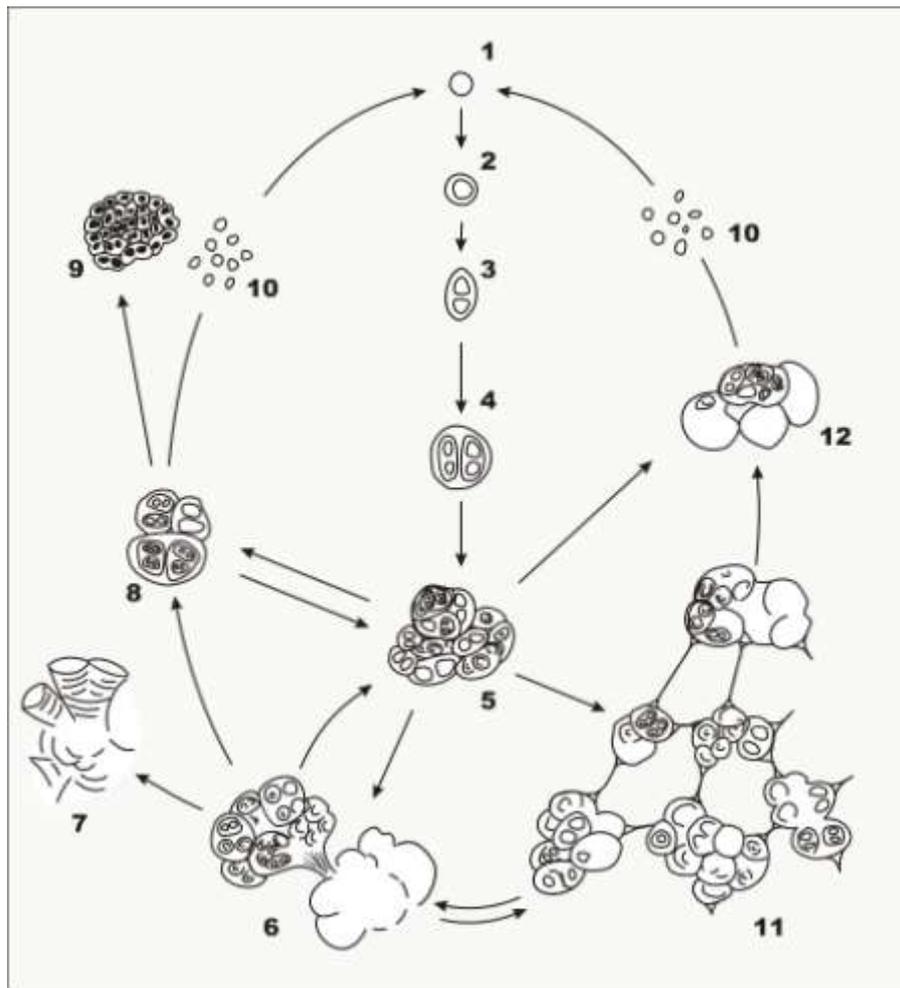


Figura III.1. Os principais estágios de desenvolvimento do ciclo de vida das algas do gênero *Botryococcus*: **1.** Autosporia simples; **2.** Autosporia simples com o primeiro cálice secretado; **3.** Primeira divisão longitudinal do autósporo (célula individual); **4.** Segunda divisão longitudinal, mas perpendicular à primeira; **5.** Ramificação simples constituindo colônias; **6.** Ramificação constituindo colônias; **7.** Velha matriz com anéis de crescimento e colônias já separadas por fragmentação; **8.** Colônias simples, obtidas por fragmentação; **9.** Matriz esqueletal com cálices vazios; **10.** Autósporos dispersos; **11.** Complexo de colônias conservadas juntas por fios de mucilagem; **12.** Constituição simples de colônias (Modificado de Guy-Ohlson 1992).

Para Smittenberg *et al.* (2003), a diminuição ou o desaparecimento da espécie, no ambiente, poderiam ser usados como índice de eutrofização (aumento excessivo de nutrientes na água, especialmente fosfato e nitrato).

Os registros para a Bacia do Paraná estão distribuídos desde o Subgrupo Itararé até a Formação Irati (fig. III.2, E e F), geralmente associadas a outras algas Chlorococcales e zignematáceas nos depósitos de carvão.

Gênero *Botryococcus* Kützing 1849

Espécie tipo. *Botryococcus braunii* Kützing 1849

***Botryococcus braunii* Kützing 1849**

- 1987 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Cazzulo-Klepzig & Dias-Fabré, est. I, fig. 6.
 1987 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Picarelli *et al.*, est. 6, figs. 7 e 8.
 1989 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 1, fig. 8.
 1991 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Piccoli *et al.*, est. 2, fig. F.
 1993 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Dias, est. 5, fig. 13.
 2000 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Meyer & Marques-Toigo, est. 1, fig. 21.
 2000 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Souza, est. XIV, figs. 9 e 10.
 2001 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Cazzulo-Klepzig, figs. 9a e 9b, p. 92-93.
 2002 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Longhim *et al.*, est. V, fig. 4.
 2003a *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in di Pasquo *et al.*, est. 4, fig. R, p. 291.
 2004 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Souza & Callegari, est. 2, fig. 15.
 2005 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. J.
 2006 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Souza *et al.*, est. 2, fig. 12.
 2007 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Longhim, est. 14, fig. K.
 2010 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Mori & Souza, p. 67.
 2010 *Botryococcus braunii* Kützing 1849, in Souza *et al.*, est. 2, fig. 10.
 1981a *Botryococcus* sp., in Marques-Toigo *et al.*, est. I, figs. 26 e 27.
 1982 *Botryococcus* sp., in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. II, fig. 16.
 1982 *Botryococcus* sp., in Marques-Toigo *et al.*, p. 63.
 1984 *Botryococcus* sp., in Correa da Silva *et al.*, est. I, fig. 16.

Gênero *Quadrisporites* (Hennelly) Potonié & Lele 1961

Este gênero inclui espécimes coloniais constituídos por uma tétrade de corpos justapostos, sem superposição, de contorno quadrangular a romboidal ou lobulado, com linhas de união bem marcadas. A exina pode ser lisa, pontuada ou composta por grãos, cones, espinhos e báculas. Não foi observada marca ou abertura germinal.

Os registros fósseis indicam ambientes deposicionais de água-doce, ou de forte influência desta. Quando encontrados em ambientes marinhos podem ter sido transportados por correntes fluviais ou de habitats lacustres.

As espécies representantes no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná são *Quadrisporites lobatus* (fig. III.2, A e B) e *Quadrisporites horridus* (fig. III.2, C e D), espécies diferenciadas pela ornamentação da parede, juntamente com espécimes indeterminados.

A espécie tipo do gênero *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961 foi originalmente descrita para a transição do Permiano-Triássico, na Austrália, e tem sido registrada em rochas do Permiano de outras localidades do Gondwana (Foster, 1979). A ornamentação da exina é composta por grãos, cones, espinhos e báculos. Foi registrado na Bacia do Paraná, no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito. Já *Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert 1975 distingue-se de *Q. horridus* por apresentar um perímetro lobulado; a exina pode ser lisa ou pontuada. No intervalo estudado constam registros apenas para a Formação Rio Bonito (fig. III.2).

Os espécimes descritos para o gênero sem designação específica (*Quadrisporites* sp.), podem ser alocados na espécie *Q. horridus* ou *Q. Lobatus*, de acordo com suas características morfológicas. A análise realizada permite propor as seguintes assinalações taxonômicas dos espécimes registrados no intervalo Pensilvaniano-Permiano da Bacia do Paraná.

Gênero *Quadrisporites* (Hennelly) Potonié & Lele 1961

Espécie tipo. *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961

***Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961**

1967 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Tiwari & Navale, est. IV, figs. 73-74, p. 597.

1975 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Ybert, est. 7, figs. 129-131, p. 203.

1981 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Dias Fabrício, est. XI, fig. 9.

1983 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Dias Fabrício, est. I, fig. 24.

1985 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Picarelli & Marques-Toigo, est. 1, fig. 18, p. 417.

1986 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Sundaram, est. X, fig. 9, p. 267-268.

2001 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Cazzulo-Klepzig, figs. 6a e 6b, p. 91.

2005 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. I.

2006 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Smaniotto *et al.*, fig. 5L.

2010 *Quadrisporites horridus* (Hennelly) Potonié & Lele 1961, in Mori & Souza, fig. 6.8.

1982 *Quadrisporites* sp., in Marques-Toigo *et al.*, est. II, fig. 19.

1984 *Quadrisporites* sp., in Marques-Toigo & Côrrea da Silva, est. 2, fig. 14.

1985a *Quadrisporites* sp., in Piccoli *et al.*, est. 1, fig. 25.

1985b *Quadrisporites* sp., in Piccoli *et al.*, est. I, fig. 18.

***Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert 1975**

1975 *Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert, est. 8, figs. 132-133, p. 203.

1981 *Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert 1975, in Dias Fabrício, est. XI, fig. 10.

2001 *Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert 1975, in Cazzulo-Klepzig, fig. 7, p. 91.

2010 *Quadrisporites lobatus* (Tiwari & Navale) Ybert 1975, in Mori & Souza, p. 67.

1982 *Quadrisporites* sp., in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. II, fig. 14.

1982 *Quadrisporites* sp., in Marques-Toigo *et al.*, est. II, fig. 18.

1984 *Quadrisporites* sp., in Marques-Toigo & Correa da Silva, est. 2, fig. 15.

1985a *Quadrisporites* sp., in Piccoli *et al.*, est. 1, fig. 26.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórmfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

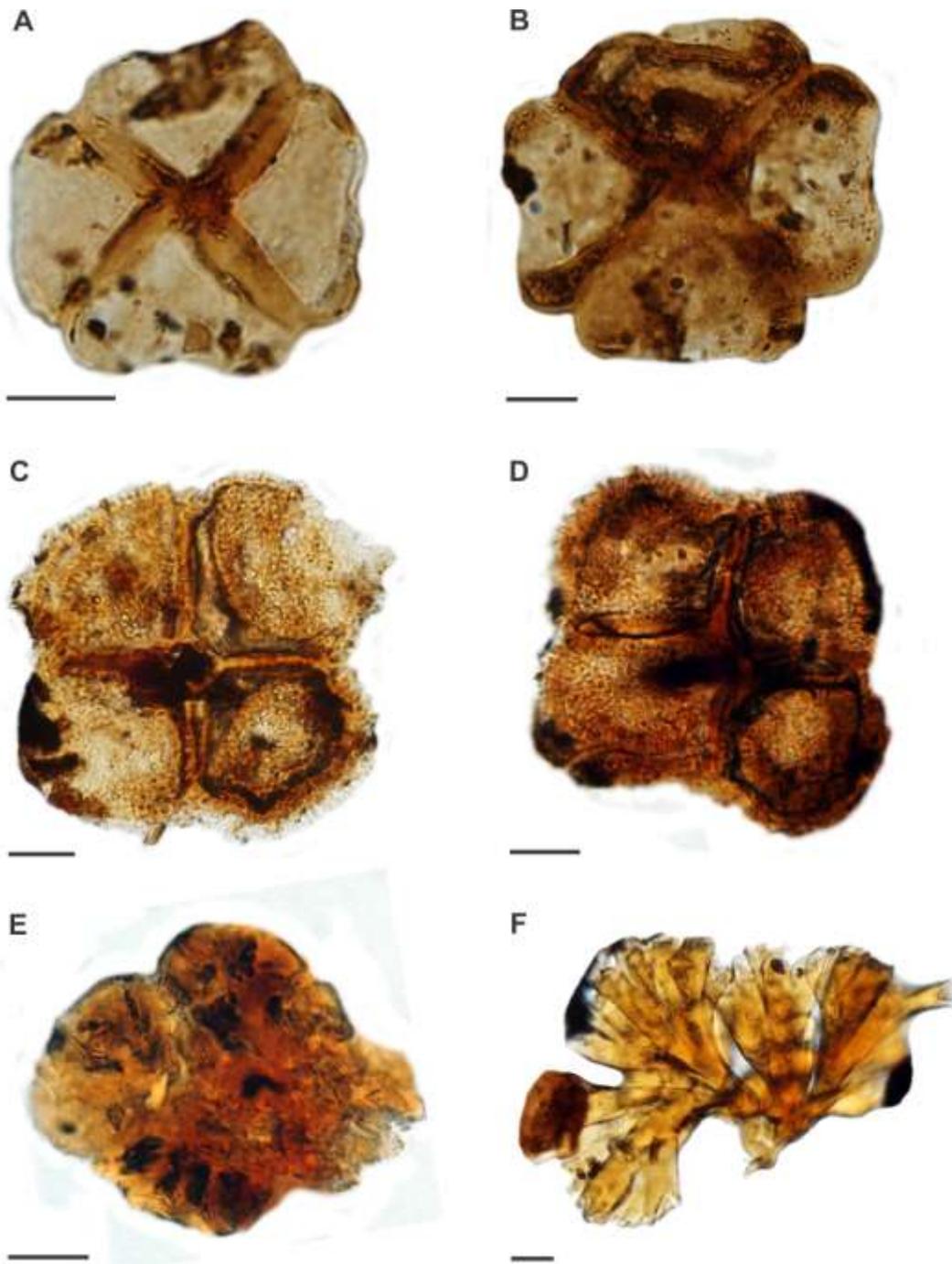


Figura III.2. Classe Chlorophyceae (ordem Chlorococcales): **A-D** Gênero *Quadrisporites* (**A.** *Quadrisporites lobatus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. W49; **B.** *Quadrisporites lobatus*, poço HN-25-RS, MP-P 5751, E.F. G45; **C.** *Quadrisporites horridus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. T47-1; **D.** *Quadrisporites horridus*, poço HN-25-RS, MP-P 5750, E.F. D35-1. **E-F** Gênero *Botryococcus* (**E.** *Botryococcus braunii*, poço HN-25-RS, MP-P 5754, E.F. T37-2; **F.** *Botryococcus braunii*, poço HN-05-RS, MP-P 6105, E.F. O34-3). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.

III.3 Classe Zygnemaphyceae

Esta classe de algas é caracterizada pela presença de cloroplastos com clorofila, carotenos e xantofilas. A parede celular contém celulose. De acordo com Colbath & Grenfell (1995), ocorrem freqüentemente em sedimentos a partir do Carbonífero até o Holoceno. O grupo é considerado como tendo relações polifiléticas com outros grupos de algas verdes. Segundo Grenfell (1995), representam uma família sobrevivente de algas verdes filamentosas que produzem esporos ácido-resistentes, únicas estruturas passíveis de preservação.

As evidências de afinidade de alguns gêneros de acritarcos com as algas zignematáceas consistem na morfologia geral, na presença de completa ruptura equatorial (para algumas espécies), indicação de conjugação e ocorrência frequente em sedimentos não marinhos.

Grenfell (1995) atribuiu alguns gêneros fósseis dessa classe a análogos entre os representantes atuais do fitoplâncton (Tabela III.1).

Tabela III.1. Listagem de prováveis representantes fósseis de algas zignematáceas e seus respectivos análogos modernos, com destaque para os gêneros registrados no intervalo Pensilvaniano-Permiano da **Bacia do Paraná** (modificado de Grenfell, 1995).

Gêneros fósseis	Possíveis análogos atuais
<i>Tetraporina</i>	<i>Mougeotia</i>
<i>Peltacystia</i>	<i>Debarya</i>
<i>Lecaniella</i>	<i>Debarya</i>
<i>Circulisporites</i>	<i>Debarya</i>
<i>Concentricystes</i>	<i>Debarya</i>
<i>Aleteverrucosispora</i>	<i>Debarya</i>
<i>Schizosporis</i>	<i>Debarya</i>
<i>Brazilea</i>	<i>Spirogyra</i>
<i>Kagulubeites/Congoites</i>	<i>Spirogyra</i>
<i>Ovoidites</i>	<i>Spirogyra</i>
<i>Lacunalites</i>	<i>Zygnema</i>
<i>Singraulipollenites</i>	<i>Zygnema</i>
<i>Maculatasporites</i>	<i>Zygnema, Zygnemopsis, Zigogonium</i>

De acordo com Colbath & Grenfell (1995), esse grupo de algas vive em uma grande variedade de ambientes exclusivamente de água doce, como pântano, águas paradas, frias, quentes, solos úmidos, ácidos e turfas. Sua presença e abundância são indicadores potenciais de paleoambiente.

A Classe Zygnemaphyceae é a única, entre as algas verdes, que não apresenta estágio flagelado durante o ciclo de vida. Se reproduzem utilizando quatro tipos de formação de esporos: 1. reprodução sexuada pelo processo de conjugação (com zigósporos formados por gametas isogâmicos ou heterogâmicos), que é a troca ou transferência de material genético entre duas células ou organismos, precedida por uma série de divisões transversais, continuando os dois organismos a existir separadamente; 2. reprodução por aplanósporos (esporos imóveis, sem flagelos ou cílios), formados diretamente das células vegetativas; 3. reprodução por parthenósporos, que são aqueles formados pelos gametas, de modo semelhante a conjugação, quando esta é interrompida ou incompleta; 4. reprodução por akinetes, que são esporos assexuais, não-móveis, formado dentro da célula mãe, de parede espessa para proteção do conteúdo gametofítico da dessecação.

A formação de zigósporos e aplanósporos é de interesse para a micropaleontologia, pois eles são resistentes aos ácidos e podem ser preservados no registro fóssil.

Em esporos fósseis de algas zignematáceas recentes, o tamanho e características da parede são importantes na identificação dos táxons. A maioria das espécies tem esporos de forma mais ou menos constante, divididos em quatro tipos básicos: globoso, oval, elipsóide ou quadrangular, os quais exibem ainda algumas variações entre eles.

A análise da tabela III.1 indica que treze gêneros de algas fósseis são relacionados a quatro gêneros de algas recentes. Os estudos com representantes das classes de algas atuais demonstram que algumas diferenças morfológicas dentro de um táxon podem ser atribuídas às diferentes fases do ciclo de vida de uma mesma espécie. No registro fóssil, porém, dificilmente é encontrado em uma amostra material suficiente para distinguir várias fases ontogenéticas de uma mesma espécie, levando à criação de novas espécies e até gêneros.

III.3.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e proposta taxonômica

Gêneros *Tetraporina* (Naumova) Naumova emend. Kar & Bose 1976 e *Balmeella* Pant & Mehra 1963

O gênero *Tetraporina* foi descrito por Naumova (1939), com base em material do Cretáceo, mas a primeira espécie só foi descrita em 1950 pela mesma autora, para depósitos do Mississippiano de Moscou. Grenfell (1995) relatou que alguns autores (*e.g.* Jansonius & Hills, 1977, 1981) questionaram a validade do gênero com o argumento de que, conforme o ICBN (International Code of Botanical Nomenclature) – Artigo 34.1b, a publicação de Naumova não era válida. Contudo Farr *et al.* (1979) e Lündgren (1980) optaram pela validade de *Tetraporina* Naumova 1939, pois gêneros publicados antes de 1958, não necessitavam ter indicação de uma espécie tipo (ICBN – Artigo 37), e mesmo o gênero sendo descrito para o Cretáceo e a espécie tipo para o Carbonífero, ainda estava sob a regulamentação do ICBN.

São incluídos no gênero *Tetraporina*, vesículas lisas, com grânulos ou infraestruturada, de contorno geral quadrangular a retangular, podendo raramente ocorrer formas subcirculares, ovaladas ou elípticas. Quando presentes, as aberturas são semelhantes a poros, em número de um a quatro, localizados nos ângulos da vesícula.

Na Bacia do Paraná, ocorrem três espécies: *Tetraporina horologia*, *Tetraporina punctata* e *Tetraporina tetragona*, que se distribuem do Subgrupo Itararé a Formação Palermo, além de espécimes indeterminados incluídos no gênero.

Tetraporina horologia (Staplin) Playford 1963 apresenta vesículas de contorno geral quadrangular a retangular, com diâmetro de aproximadamente 44 a 71 μm e exina fina e levemente granulada, os dois lados são côncavos, sem sinal aparente de aberturas e com a presença de pregas sobre a área dos ângulos, representando invaginações da exina, semelhantes a poros. Na Bacia do Paraná esta espécie tem registro no Subgrupo Itararé e nas formações Rio Bonito e Palermo.

Tetraporina punctata (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976 é caracterizada por exibir vesícula de contorno geral subquadrangular a retangular, com diâmetro de aproximadamente 75 a 110 μm e com os lados retos a côncavos e ângulos arredondados, sem sinal aparente de

aberturas. Uma estrutura tipo fenda pode ser encontrada em alguns espécimes. A espessura da exina pode ficar em torno de 3 μm , pontuada/punctada com pontos esparsamente distribuídos e intramicropontuações entre eles. Formas com as características diagnósticas desta espécie foram observadas no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito.

Ainda, no mesmo intervalo da Bacia do Paraná, ocorre *Tetraporina tetragona* (Pant & Mehra) Kar & Bose 1976, que apresenta vesículas de contorno geral subquadrangular a retangular, com os lados retos a côncavos, sem sinal aparente de aberturas. Uma estrutura tipo fenda pode ser encontrada em alguns espécimes. A espessura da exina pode ficar em torno de 3 μm , lisa ou intrapunctada.

A forma cf. *Tetraporina horologia* com apenas um registro na Bacia do Paraná, na Formação Rio Bonito (Ybert, 1975, est. 8, fig. 141, p. 203), comporta as características diagnósticas da espécie *T. horologia*, podendo ser considerada como tal.

Os trabalhos que apresentam espécimes referentes ao gênero *Tetraporina* sem designação de espécie, *Tetraporina* sp. (Marques-Toigo *et al.*, 1981a; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 1982, est. II, fig. 13; Marques-Toigo *et al.*, 1982, est. II, figs. 15, 16 e 17; Marques-Toigo & Correa da Silva, 1984, est. 2, fig. 13; Piccoli *et al.*, 1985a, est. 1, figs. 27 e 28; Piccoli *et al.*, 1985b, est. I, fig. 17; Sundaram, 1986, est. X, fig. 11, p. 269; Smaniotto *et al.*, 2006, fig. 50; Souza *et al.*, 2010, est. 2, fig. 13) não fornecem descrições das formas e, as ilustrações referentes são insuficientes para uma análise mais detalhada e segura. Sendo assim, esses registros não são passíveis de análise para reposicionamento taxonômico.

O gênero *Balmeella* Pant & Mehra 1963, que tem como espécie tipo *Balmeella tetragona* Pant & Mehra 1963, foi estabelecido para agrupar vesículas lisas ou finamente granuladas, de contorno geral tetragonal a subcircular, sem abertura ou indício desta. Na Bacia do Paraná, são conhecidas quatro espécies: *Balmeella tetragona* Pant & Mehra 1963; *Balmeella punctata* Tiwari & Navale 1967; *Balmeella densicorpa* Tiwari & Navale 1967; *Balmeella minuta* Tiwari & Navale 1967, além de *Balmeella* sp.

As espécies *Balmeella tetragona* e *Balmeella punctata* apresentam as mesmas características de *Tetraporina tetragona* e *Tetraporina punctata*. Em *Balmeella densicorpa* Tiwari & Navale 1967 as vesículas têm contorno geral oval a retangular, com os lados retos a côncavos, sem sinal aparente de aberturas. Uma estrutura tipo fenda pode ser encontrada em alguns espécimes. O diâmetro do corpo é aproximadamente 80 a 120 μm e exina lisa ou intramicropunctada. A parede pode alcançar até 2,5 μm de espessura.

Balmeella minuta Tiwari & Navale 1967 comporta vesículas de contorno geral subquadrangular a retangular, com os lados retos a côncavos e ângulos arredondados, sem sinal aparente de aberturas. A exina é pontuada/punctada, sendo o diâmetro menor uma característica que difere esta espécie das outras (18-32 μm).

De forma geral, os dois gêneros acima descritos (*Tetraporina* e *Balmeella*) estão restritos ao Subgrupo Itararé, à Formação Rio Bonito e à Formação Palermo, com maior expressão nos níveis de carvão e fácies associadas (pelitos carbonosos).

Kar & Bose (1976) trataram o gênero *Balmeella* como sinônimo de *Tetraporina*. Para esses autores, Pant & Mehra (1963) instituíram o gênero *Balmeella* para acomodar microfósseis tetragonais a subcirculares, sem marca característica ou aberturas e camadas lisas. Provavelmente devido à escassez do material analisado, os autores não puderam estudar toda a amplitude de variações morfológicas do gênero. Em Kar & Bose (1976), as amostras são ricas nestes microfósseis e foram observados espécimes com uma, duas, três ou quatro aberturas ocorrendo simultaneamente com aqueles sem nenhuma abertura, tal como em *Balmeella*.

De acordo com Lindgren (1980), diferentes conjuntos de espécies de algas modernas podem variar em relação à morfologia e composição da parede celular. A morfogênese das algas é influenciada por modificações ambientais. Por esta razão certas algas podem ser pleomórficas (ocorrência de duas ou mais formas estruturais durante o ciclo de vida que pode depender de determinadas condições ambientais), o que pode dificultar a identificação e classificação.

Tendo em vista as considerações anteriores é provável que *Balmeella* e *Tetraporina* representem diferentes estágios de desenvolvimento de um mesmo complexo, sendo que o gênero *Tetraporina* tem prioridade nomenclatural.

Em *Balmeella* sp. (Tiwari & Navale, 1967, est. 3, figs. 37, p. 592; Marques-Toigo *et al.*, 1975, est. III, figs. 21 e 22), as ilustrações referentes são insuficientes para uma análise mais detalhada e segura, o que prejudica o reposicionamento taxonômico.

Após a análise dos dois gêneros é possível propor as seguintes considerações:

1. A classificação das algas fósseis é mais complexa do que a das algas modernas devido ao fato dos caracteres diagnósticos nem sempre serem preservados. É necessário ter em conta que diferentes tipos morfológicos da mesma espécie, resultado de variações

ontogenéticas, podem se desenvolver durante o ciclo de vida e permanecerem no registro fóssil.

2. Segundo Grenfell (1995), a maioria das espécies de algas zignematáceas recentes apresentam esporos de forma mais ou menos constante, divididos em quatro tipos básicos: globoso, oval, elipsóide ou quadrangular, os quais exibem ainda algumas variações entre eles. Observando o gênero *Tetraporina*, o autor considera a grande variabilidade morfológica nesta espécie, em parte como reflexo de diferentes estágios de desenvolvimento do ciclo de vida, que pode ser exemplificado na figura III.3. As ilustrações exibidas em B, C e D mostram etapas do processo de conjugação em células de *Mougeotia capucina*, *M. Calcareia* e *M. Desmioides* (o gênero *Mougeotia* é um possível análogo atual do gênero *Tetraporina*). Os filamentos alinham-se e são formados tubos entre as células correspondentes. A célula masculina torna-se então amebóide e atravessa o tubo (por vezes as duas células atravessam). As células encontram-se e sofrem fusão, formam um zigoto, que mais tarde sofre meiose para produzir novos filamentos. Esses zigotos (também denominados zigósporos) apresentam parede resistente, o que possibilita a sua preservação no registro fóssil. A ilustração B exhibe quatro formas de zigotos resultantes da conjugação (a-d), com pequenas variantes e uma forma bem diferenciada (e), que pode ser um zigoto formado por conjugação lateral, ocorrente no mesmo evento do ciclo ontogenético daquela espécie. A ilustração C mostra uma linha de quatro células que vai iniciar o processo de conjugação (a), dois zigotos imaturos (b-c), em continuação (d-e), os espaços vazios sendo preenchidos com uma substância gelatinosa que vai formar os vértices nos zigotos maduros. As células vegetativas desta espécie são também representadas (f). Na ilustração D os zigotos que estão sendo formados apresentam formas semelhantes com variações desde circular, levemente alongados a retangulares numa mesma espécie.
3. A presença de pregas sobre a área dos ângulos, representando invaginações da exina, semelhantes a poros provavelmente são causadas pela conjugação (uma das etapas reprodutivas) dos filamentos das algas (fig III. 4).
4. Em algas recentes, Trainor (1970) apresentou estudos comprovando que o diâmetro, a forma, a ornamentação da parede e a formação de colônias sofrem influência dos nutrientes orgânicos do meio ambiente. Compostos orgânicos podem iniciar a formação de espinhos e produção de células individuais no lugar de colônias. A água e temperatura

também podem afetar a morfologia das algas. Modificações da forma e tamanho das vesículas podem representar adaptações à densidade da água, relacionada à temperatura.

5. Ornamentações da parede das vesículas ou localizadas nos ângulos (vértices) como espinhos, verrugas, papilas, sulcos e outros tipos podem ser caracteres diagnósticos para classificação específica, entretanto a estrutura da parede pode mudar durante a ontogenia, apresentando alterações ou o desaparecimento de algumas feições devido ao crescimento celular (Lindgren, 1980, p. 341 e 344).
6. Com relação ao diâmetro das vesículas, Lindgren (1980, tabela IV, p. 348) apresentou uma listagem de espécies do gênero *Tetraporina* e suas respectivas características como ornamentação da superfície, forma geral da vesícula, tamanho, entre outros. Observa-se que uma mesma espécie comporta indivíduos de diâmetros pequeno, médio e grande, conforme classificação do autor.
7. Para as espécies da Bacia do Paraná não se observa uma distinção clara quanto ao tamanho e, sim, uma progressão de medidas desde 18 a 120 μm . Com exceção de *Balmeella minuta* que apresenta diâmetro entre 18 e 32 μm , as outras espécies alternam valores entre 44 e 120 μm ; a espessura da exina varia entre 1 e 3 μm , independente da espécie; a exina pode ser lisa, granulada, esparsa e irregularmente intramicropunctada ou com dobras, sendo que nenhuma das ornamentações é exclusiva de uma espécie e podem ainda representar efeitos de preservação.
8. Lindgren (1980) alocou 14 espécies de *Tetraporina* com base, principalmente, na morfologia e ornamentação dos “vértices”. Nas espécies registradas na Bacia do Paraná não é possível identificar, nem pelas descrições ou ilustrações, formas com essas características, seja pela ausência delas ou pela condição tafonômica.

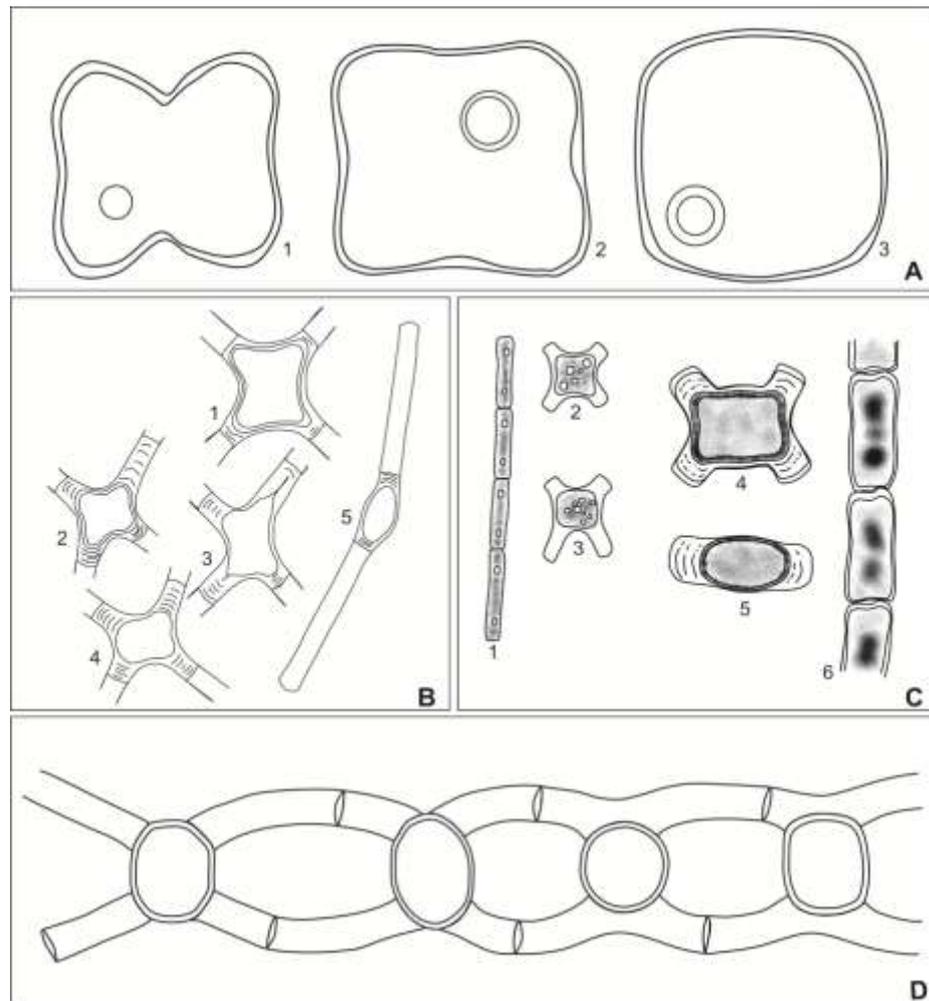


Figura III.3. Esquema ilustrativo das fases de desenvolvimento dos gêneros de algas modernas *Tetraedron* e *Mougeotia*. **A.** Representação de três etapas do ciclo de vida de *Tetraedron minimum*, sendo (1-2) fases jovens e (3) fase madura (modificado de Lindgren, 1980, fig. 2. A-C, p. 340); **B, C e D** representam etapas do processo de conjugação em células de algas do gênero *Mougeotia*. **B.** *M. capucina* (1-4) zigotos, (5) zigoto formado por conjugação lateral. **C.** *M. Desmioides* (1) linha de quatro células no início do processo de conjugação, (2-3) zigotos imaturos, (4-5) zigotos maduros, (6) células vegetativas. **D.** *M. Calcareea* zigotos sendo formados por conjugação de dois filamentos (modificado de Parcher, 1932, figs. 34, p. 63 e 71-72, pp. 84-85).

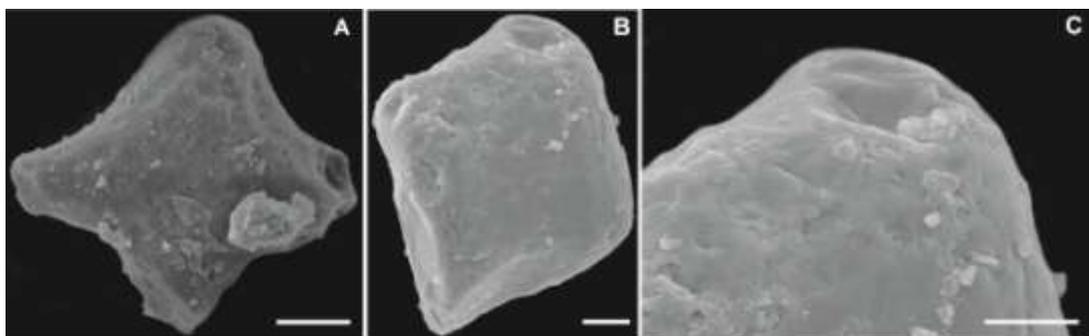


Figura III.4. Espécimes do gênero *Tetraporina* observados em microscopia eletrônica de varredura, provenientes (A) da Formação Rio Bonito, poço HN-25-RS, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, e (B-C) do Subgrupo Itararé, Pensilvaniano da Bacia do Paraná, em Itaporanga, São Paulo, com destaque (C) para a presença de pregas sobre a área dos ângulos. (Escala 10 µm)

Com base nos itens acima discutidos, é possível uma nova proposição de classificação para as formas dos gêneros *Tetraporina* e *Balmeella* com registro entre o Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná. Na análise das descrições e ilustrações, não são observadas diferenças significativas para separação das formas em diversas espécies. O contorno geral dos espécimes é muito semelhante. Quanto à diferença no diâmetro das vesículas, pode ser relacionada a fatores ontogenéticos. Ornamentações bem marcadas como verrugas, sulcos, espinhos, não fazem parte das características básicas de reconhecimento dessas algas no intervalo em questão, mas apenas ornamentações mais discretas e irregulares (grânulos, pontuações e dobras) que podem representar processos tafonômicos. Logo esse grupo poderia aqui ser tratado como “Complexo” (fig. III.5), a exemplo dos acritarcos registrados no mesmo intervalo da Bacia do Paraná.

“Complexo *Tetraporina*”

O termo “Complexo” é aqui utilizado para acomodar um conjunto de espécimes com características morfológicas muito semelhantes entre si. Fazem parte deste conjunto vesículas lisas, com grânulos ou infraestruturada, de contorno geral quadrangular a retangular, podendo ocorrer formas subcirculares, ovaladas ou elípticas. Quando presentes, as aberturas são semelhantes a poros, em número de um a quatro, localizados nos ângulos da vesícula. O diâmetro varia aproximadamente entre 18-120 μm .

Gênero *Tetraporina* (Naumova) Naumova emend. Kar & Bose 1976

Tetraporina horologia (Staplin) Playford 1963

1970 *Tetraporina horologia* (Staplin) Playford 1963, in (Cauduro, est XX, figs. 139-141, p. 27).

1975 cf. *Tetraporina horologia*, in Ybert, est. 8, fig. 141, p. 203.

1985 *Tetraporina horologia* (Staplin) Playford 1963, in Picarelli & Marques-Toigo, est. 1, fig. 19, p. 417.

2001 *Tetraporina horologia* (Staplin) Playford 1963, in Cazzulo-Klepzig, figs. 4a e 4b, p. 89-90.

2003 *Tetraporina horologia* (Staplin) Playford 1963, in Souza, fig. 4g, p. 55.

2005 *Tetraporina horologia* (Staplin) Playford 1963, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. E).

***Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976**

1991 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Guerra-Sommer *et al.*, est. II, fig. 11.

1991 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Piccoli *et al.*, est. 2, fig. G.

1993 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Dias, est. 5, fig. 9.

1994 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Weschenfelder *et al.*, p. 603.

2001 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Cazzulo-Klepzig, figs. 3a e 3b, p. 88-89.

2002 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Longhim *et al.*, est. V, fig. 8, p. 53.

2005 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. F.

2006 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Jasper *et al.*, fig. 7.1.

2007 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Longhim, est. 14, fig. J.

2010 *Tetraporina punctata* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Mori & Souza, est. 6.10.

***Tetraporina tetragona* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976**

2000 *Tetraporina tetragona* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Meyer & Marques-Toigo, est. 1, fig. 16.

2009 *Tetraporina tetragona* (Tiwari & Navale) Kar & Bose 1976, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, fig. 4G.

Gênero *Balmeella* Pant & Mehra 1963

***Balmeella tetragona* Pant & Mehra 1963**

1975 *Balmeella tetragona* Pant & Mehra 1963, in Ybert, est. 8, figs. 137-138, p. 203.

***Balmeella punctata* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Balmeella punctata* Tiwari & Navale, est. 3, figs. 32-34; p. 589.

1981 *Balmeella punctata* Tiwari & Navale 1967, in Dias Fabrício, est. XI, fig. 7.

1981 *Balmeella punctata* Tiwari & Navale 1967, in Leipnitz, est. VI, fig. 12, p. 94-95.

***Balmeella densicarpa* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Balmeella densicarpa* Tiwari & Navale, est. 3, figs. 35-36, p. 589-590.

1978 *Balmeella densicarpa* Tiwari & Navale, in Bortoluzzi *et al.*, est. IV, fig. 17.

***Balmeella minuta* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Balmeella minuta* Tiwari & Navale, est. 3, figs. 38-41, p. 590.

1975 *Balmeella minuta* Tiwari & Navale 1967, in Ybert, est. 8, figs. 139-140, p. 203.

1981 *Balmeella minuta* Tiwari & Navale 1967, in Dias Fabrício, est. XI, fig. 8.

1983 *Balmeella minuta* Tiwari & Navale 1967, in Dias Fabrício, est. I, fig. 23.

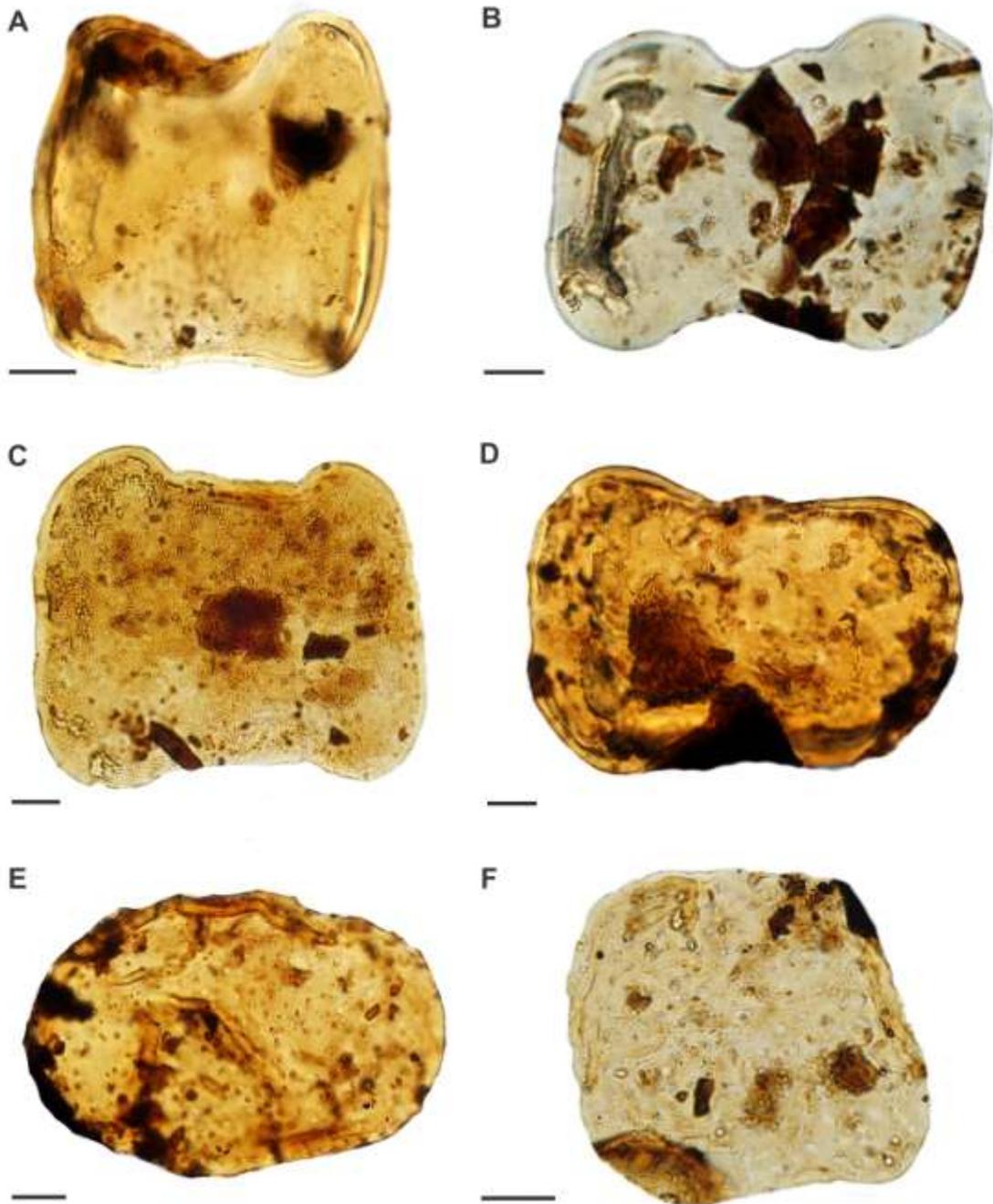


Figura III.5. *Complexo Tetraporina*: **A-F** Poço HN-25-RS (**A.** MP-P 5754, E.F. P29-3; **B.** MP-P 5766, E.F. S51-4; **C.** MP-P 5751, E.F. F36-1; **D.** MP-P 5750, E.F. M37-3; **E.** MP-P 5750, E.F. V43; **F.** MP-P 5751, E.F. E39-2). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.

Gêneros *Circulisporites* de Jersey emend. Norris 1965 e *Elosporites* Dias-Fabrizio 1981

O gênero *Circulisporites* foi primeiramente descrito para o Triássico da Austrália e inclui palinómorfos de contorno circular a subcircular cuja vesícula pode estar dividida em dois hemisférios ao longo de uma linha equatorial. A face proximal é lisa, enquanto a face distal apresenta exina ornamentada por uma série de estrias circulares concêntricas, pouco ou bem marcadas, formadas por sulcos e saliências alternadas.

Segundo Grenfell (1995), os gêneros *Concentricystes* Rossignol 1962 e *Chomotriletes* Naumova 1953 são muito semelhantes morfologicamente a *Circulisporites*, mas o primeiro difere por apresentar estrias que podem estar dispostas em espiral ou bifurcadas, e o segundo gênero, além de estrias descontínuas, não apresenta nenhuma evidência de abertura em dois hemisférios.

Duas espécies são registradas para a Bacia do Paraná, *Circulisporites parvus* de Jersey 1962 e *Circulisporites bianularis* Anderson 1977. A primeira espécie apresenta vesículas de contorno circular a subcircular que podem se apresentar divididas em dois hemisférios ao longo de uma linha equatorial. A face proximal é lisa, enquanto a face distal apresenta exina ornamentada por uma série de, aproximadamente cinco a oito estrias circulares concêntricas, pouco ou bem marcadas, formadas por sulcos e saliências alternadas. Apresenta registro para a Formação Rio Bonito (Cazzulo-Klepzig, 2001, fig. 11, p. 93-94), na Bacia do Paraná. Em *Circulisporites bianularis* o contorno geral das vesículas é circular a subcircular e podem se apresentar divididas em dois hemisférios ao longo de uma linha equatorial. A face proximal é lisa, enquanto a face distal apresenta exina ornamentada por duas estrias circulares concêntricas, pouco ou bem marcadas, formadas por sulcos e saliências alternadas, sem nenhuma outra ornamentação na superfície. Esta espécie é registrada apenas no Subgrupo Itararé (Sundaram, 1986, est. X, fig. 12, p. 270) para a bacia sedimentar de estudo.

O gênero *Elosporites* foi originalmente descrito em depósitos de carvão da Formação Rio Bonito, do sul do Brasil. Os representantes deste táxon possuem forma circular a subcircular, com exina espessada equatorialmente, formando quase um cingulo em todo o contorno, com espessura que varia de 2,4 a 4,8 μm . Na parte mediana encontram-se dois espessamentos anelares, comumente entrelaçados e mais raramente sobrepostos, mas não totalmente. Nas áreas dos espessamentos a exina é fortemente obscurecida e nas demais se mostra muito fina e de cor amarelo pálido (Dias-Fabrizio, 1981, p. 86). Segundo Sundaram

(1986), os espécimes descritos por Dias-Fabício (1981) como pertencentes ao gênero *Elosporites* possuem as mesmas características das formas relacionadas a espécie *Circulisporites bianularis* Anderson 1977, tendo prioridade este último, opinião também compartilhada por Cazzulo-Klepzig (2001).

Uma cuidadosa análise das descrições e ilustrações, disponibilizadas nas publicações referentes aos gêneros acima mencionados, conduziu às seguintes reflexões:

- (i) O gênero *Concentricystes* Rossignol 1962 apresenta características morfológicas muito semelhantes ao gênero *Circulisporites*, mas difere por apresentar estrias que podem estar dispostas em espiral ou bifurcadas.
- (ii) O gênero *Chomotriletes* Naumova 1953 igualmente apresenta semelhanças morfológicas com *Circulisporites*; no entanto além de exibir estrias descontínuas, não apresenta nenhuma evidência de abertura em dois hemisférios.
- (iii) Dias-Fabício (1981), ao propor o novo gênero *Elosporites*, não apresentou nenhum comparativo com outros gêneros ou espécies; entretanto alguns autores observaram que este táxon compartilhava os mesmos caracteres morfológicos diagnósticos com o gênero *Circulisporites*.
- (iv) A diferença morfológica mais significativa observada nos espécimes dos dois gêneros mencionados acima é o número de espessamentos anelares. Espécimes com tais características não foram encontrados no material inédito aqui analisado, o que torna a interpretação da análise morfológica deficiente, baseando-se apenas nas ilustrações originais (Dias-Fabício, 1981, est. II, fig. 11 e 12).
- (v) Aventa-se a probabilidade desta diferença no número e espessamento dos anéis dispostos na parede da vesícula ser apenas variação inter ou intraespecíficas.
- (vi) Nesta contribuição, interpreta-se o gênero *Elosporites* como sinônimo de *Circulisporites*, em concordância com a opinião de Sundaram (1986) e Cazzulo-Klepzig (2001).

Gênero *Circulisporites* de Jersey emend. Norris 1965

Espécie tipo. *Circulisporites parvus* de Jersey 1962.

Sinonímia.

Elosporites Dias-Fabício 1981.

***Circulisporites parvus* de Jersey 1962**

2001 *Circulisporites parvus* de Jersey 1962, in Cazzulo-Klepzig, fig. 11, p. 93-94.

***Circulisporites bianularis* Anderson 1977**

1986 *Circulisporites bianularis* Anderson 1977, in Sundaram, est. X, fig. 12, p. 270.

1981 *Elosporites conjugatus* Dias-Fabício, est. XI, figs. 11-12, p. 85-86.

Gêneros *Pilasporites* (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967, *Brazilea* Tiwari & Navale 1967 e *Kagulubeites* (*Congoites*) Bose & Maheshwari 1968

O gênero *Pilasporites* (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967 foi proposto com base em sedimentos do Permiano da Austrália, incluindo vesículas de contorno circular, subcircular a oval, com ausência de marcas germinais ou tétrades, mas podendo apresentar a exina irregularmente rompida e sexina lisa, granulada ou microreticulada. As duas espécies propostas diferiam no diâmetro total. *Pilasporites calculus* (espécie tipo), com diâmetro maior (média: 55 μm) e *Pilasporites plurigenus* apresentou um diâmetro menor (média: 20 μm).

Tiwari & Navale (1967) propuseram uma emenda para o gênero acrescentando características não discutidas por Balme & Hennelly (1956): “Vesículas de contorno circular, subcircular a oval, com uma frágil zona de ruptura ao longo do qual o corpo se divide em duas metades. Zona de divisão distinta, em forma de arco, às vezes não detectável ao longo de toda a vesícula. Exina finamente intramicropunctada ou lisa. Não há indícios de nenhuma marca, estrias ou processos ornamentais na parede”.

As duas espécies do gênero foram registradas na Bacia do Paraná: *Pilasporites calculus* no Subgrupo Itararé e formações Rio Bonito e Palermo e, *Pilasporites plurigenus* com registros nas formações Rio Bonito e Palermo. Além desses registros, espécies indeterminadas (*Pilasporites* sp.) foram observadas no Subgrupo Itararé (Weschenfelder *et al.*, 1994) e Formação Rio Bonito (Marques-Toigo *et al.*, 1981a; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 1982; Marques-Toigo *et al.*, 1982, est. II, figs. 22 e 23; Marques-Toigo *et al.*, 1984, est. I, fig. 10; Marques-Toigo & Correa da Silva, 1984, est. 2, fig. 16; Piccoli *et al.*, 1985a, est. 1, figs. 22 e 24), com características que permitem assinalá-las no gênero em questão, mas sem detalhes para uma análise morfológica mais aprofundada.

O gênero *Brazilea* Tiwari & Navale 1967, descrito originalmente para o Permiano do Brasil, inclui vesículas de contorno geral subcircular a oval, levemente esféricas. Os espécimes podem estar completos ou divididos em duas metades através de uma zona de divisão distinta, contínua através do raio; às vezes, as metades permanecem parcialmente unidas umas com as outras. A exina (espessura entre 1,5 e 2,0 μm) é perfurada, com orifícios esparsos ou fechados, com distribuição irregular. Nos espaços entre os orifícios, a exina é intramicropunctada ou indistintamente estruturada. Para os autores proponentes do novo gênero várias formas exibindo uma fraca zona de divisão têm sido encontradas, e *Brazilea* foi diferenciada com base na estrutura da exina.

A descrição do novo gênero é realizada no mesmo estudo em que Tiwari & Navale propõem uma emenda para o gênero *Pilasporites*. Embora *Brazilea* e *Pilasporites* sejam formas muito semelhantes entre si, os autores não fazem nenhuma comparação ou referência entre os dois. Entende-se que as perfurações irregulares da exina, descritas como característica de identificação do gênero *Brazilea*, podem ser semelhantes à exina micropunctada exibida pelos representantes do gênero *Pilasporites*.

Na Bacia do Paraná, ocorrem cinco espécies, restritas ao Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito (*Brazilea punctata*, *Brazilea crassa*, *Brazilea scissa*, *Brazilea helby* forma *gregata* e *Brazilea plurigenus*), além de espécies indeterminadas.

De acordo com os autores, *Brazilea punctata* Tiwari & Navale 1967 apresenta vesículas de contorno geral subcircular a oval que podem estar completas ou divididas em duas metades através de uma zona de divisão distinta, contínua através do raio; às vezes, as metades permanecem parcialmente unidas umas com as outras. A exina é perfurada, com existência de orifícios esparsos ou fechados dando uma aparência de micro depressões nas margens. Nos espaços entre os orifícios, a exina é intramicropunctada. Apresentam

diâmetros entre 42 e 64 μm . Na Bacia do Paraná os registros ocorrem no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito.

Brazilea crassa Tiwari & Navale 1967 difere das demais espécies do gênero por apresentar pontuações parcialmente fusionadas de forma irregular e densamente dispostas. Na Bacia do Paraná ocorre apenas um registro na Formação Rio Bonito.

Balme & Hennelly (1956) quando propuseram *Laevigatosporites scissus* (est. I, figs. 6-9, p. 56), classificaram a espécie como esporomorfo monolete, mas ressaltaram que sua morfologia era incomum ou singular, sendo esta designação considerada apenas uma tentativa de adequação taxonômica. Em 1975, Foster realocou essas formas no Grupo Acritarcha e propôs uma nova combinação, *Brazilea scissa*, para comportar espécimes elipsoidais com uma linha ou sulco equatorial ao longo do qual o corpo se divide em duas metades simétricas. A ruptura da parede pode ser parcial ou completa. A exina é fina, lisa, ou pode apresentar uma tênue granulação. O diâmetro equatorial das vesículas foi medido entre 35 e 67 μm . Na Bacia do Paraná foram verificados registros no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito.

Foster (1979) propôs *Brazilea helby* para acomodar vesículas de maior tamanho que a espécie tipo (entre 87 e 133 μm), parede mais espessa (2-4 μm) e tendência a permanecer inteira ou só parcialmente rompida. Quando esta espécie ocorre em cadeia de 2 a 6 indivíduos é designada como *Brazilea helby* forma *gregata*. Na bacia de estudo ocorre apenas um registro para o Subgrupo Itararé. Pela análise da ilustração este espécime confere com a descrição original.

Brazilea plurigenus (Balme & Hennelly) Foster 1979 corresponde a vesículas de forma geral circular a subcircular, com uma ruptura irregular na parede. Os espécimes podem estar completos ou divididos em duas metades através de uma zona de divisão distinta, contínua através do raio, às vezes, as metades permanecem parcialmente unidas umas com as outras. A exina é perfurada, com presença de orifícios esparsos ou fechados dando uma aparência irregular. Nos espaços entre os orifícios, a exina é intramicropunctada ou indistintamente estruturada. Foster (1979) incluiu *Pilasporites plurigenus* na sinonímia de *Brazilea plurigenus*. Há apenas um registro para a espécie na Bacia do Paraná, na Formação Rio Bonito.

Os espécimes sem designação específica (*Brazilea* sp.), registrados para a Formação Rio Bonito (Marques-Toigo *et al.*, 1982, est. II, fig. 24; Marques-Toigo & Correa da Silva, 1984, est. 2, fig. 12; Piccoli *et al.*, 1985b, est. I, fig. 22), não foram descritos e, apesar de

comportarem as características para o gênero, suas ilustrações são insuficientes para a análise taxonômica mais profunda.

O gênero *Kagulubeites* (*Congoites*) Bose & Maheshwari 1968 foi originalmente descrito para microfósseis do Permiano da República do Congo, de contorno subcircular a circular, geralmente divididos simetricamente ao longo de uma zona de fraqueza na parede celular, com exina densa e esculturada. Os elementos de ornamentação podem variar de báculos, verrugas, espinhos a projeções verrugosas, em toda a superfície do corpo. Tiwari & Navale (1967), quando propuseram o gênero *Brazilea*, discutiram as semelhanças existentes entre o novo gênero e o então proposto gênero *Congoites* Bose & Maheshwari (na época ainda no prelo), concluindo que diferiam em seus elementos ornamentais.

De acordo com Grefell (1995), Tiwari & Navale (1967) se referem a este gênero como "*Congoites* Bose e Maheshwari (no prelo)", mas o nome nunca foi utilizado pelos últimos autores, que apenas citaram o nome *Congoites* = *Kagulubeites* (p. 94, 100, 106).

Na Bacia do Paraná, ocorrem três espécies: *Congoites microbaculosus* Tiwari & Navale 1967, *Congoites conatus* Tiwari & Navale 1967 e *Congoites spinosus* Bose & Maheshwari 1968, além de um registro de espécie indeterminada, *Congoites* sp. (Mori & Souza, 2010), sendo todas restritas à Formação Rio Bonito.

Congoites spinosus/*Kagulubeites spinosus* Bose & Maheshwari 1968 reúne espécimes de contorno subcircular a circular, geralmente divididos simetricamente ao longo de uma zona de fraqueza na parede celular, algumas vezes vista como uma tênue linha em espécimes inteiros (sem divisão). A exina é densamente baculada. As báculos são, na sua maioria, curvadas, como estruturas em ganchos, conferindo uma aparência ondulada a superfície. Para a Bacia do Paraná há apenas registro na Formação Rio Bonito. Apesar de não apresentar descrição dessa espécie, as ilustrações parecem concordar com a forma original.

A espécie *Congoites conatus* Tiwari & Navale 1967 apresenta espécimes de contorno subcircular a circular, a zona de divisão na parede celular não é bem delimitada, algumas vezes vista como uma tênue linha em espécimes inteiros (sem divisão). A exina é desigualmente espessada e coberta com verrugas ou saliências que se assemelham a verrugas grandes, bem como processos em forma de cones com extremidade obtusa. Margem ondulada devido aos processos. A separação das valvas pode ser em duas ou, raramente, três. Ocorre apenas um registro na Formação Rio Bonito.

Na Bacia do Paraná ocorre ainda uma terceira espécie, *Congoites microbaculosus* Tiwari & Navale 1967, com vesículas de contorno subcircular a circular, podendo ser encontrados inteiros ou divididos simetricamente ao longo de uma zona de fraqueza na parede celular, algumas vezes vista como uma tênue linha em espécimes inteiros (sem divisão) ou, ainda, como uma simples metade. A exina é fina e ornamentada com pequenas báculas obtusas por toda a superfície. Na Bacia do Paraná há dois registros para a Formação Rio Bonito.

Para a bacia de estudo são feitas comparações e relações entre os três gêneros, discutidas a seguir.

Embora o gênero *Congoites* apresente, na descrição original, uma densa ornamentação na superfície das vesículas, Meyer & Marques-Toigo (2000) consideraram-no sinônimo júnior de *Brazilea*, opinião compartilhada por Cazzulo-Klepzig (2001).

Ybert (1975) descreveu *Congoites* como uma forma portadora de exina fina, punctada a granulada (mesmas características do gênero *Brazilea*). Ainda no mesmo trabalho o autor fez comparação do gênero com *Pilasporites*, ambos registrados por Tiwari & Navale (1967) na Formação Rio Bonito, como gêneros próximos entre si e similares a *Brazilea*, com características que possibilitam agrupá-los. No entanto, a descrição original de *Congoites* enfatiza a presença de ornamentação variando de báculas, verrugas, espinhos a projeções verrugosas, em toda a superfície do corpo.

Foster (1979) e Sundaram (1987) observaram no gênero *Pilasporites* (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967, caracteres idênticos ao gênero *Brazilea*, considerando aquele gênero como sinônimo deste último. No entanto, *Pilasporites* tem prioridade, pois foi proposto anteriormente a *Brazilea*.

Neste trabalho de investigação morfológica, várias questões relacionadas a estas formas, foram analisadas:

- (i) As descrições originais dos três gêneros, considerando-se os caracteres diagnósticos básicos, são muito semelhantes, diferindo apenas com relação à ornamentação da superfície externa.
- (ii) Os gêneros *Pilasporites* e *Brazilea* compartilham o mesmo tipo de estrutura da parede, lisa, intramicropunctada, granulada, perfurada com orifícios esparsos ou indistintamente estruturada. O gênero *Kagulubeites/Congoites*

apresenta densa ornamentação variando de báculas, verrugas, espinhos a projeções verrugosas.

- (iii) *Brazilea*, *Pilasporites* e *Congoites* estão restritos ao Subgrupo Itararé, à Formação Rio Bonito e à Formação Palermo, com maior expressão nos níveis de carvão.
- (iv) *Kagulubeites/Congoites* tem apenas dois registros para a Bacia do Paraná (Tiwari & Navale, 1967; Ybert, 1975), sendo que o último autor não observou elementos de ornamentação característicos das formas do gênero. As ilustrações dos espécimes descritos em Tiwari & Navale (1967) não permitem uma aferição das descrições apresentadas pelos autores.
- (v) No material inédito, analisado até agora para a Bacia do Paraná, não foi possível constatar a presença de formas com a ornamentação característica do gênero *Kagulubeites/Congoites*.
- (vi) Entende-se que a similaridade entre os gêneros *Pilasporites* e *Brazilea* permite um rearranjo taxonômico cuja proposta seria uma reunião dessas formas, respeitando a lei de prioridade na nomenclatura e, baseando as distinções e definições específicas, principalmente, na ornamentação da superfície externa das vesículas.
- (vii) As espécies de *Pilasporites*, originalmente, foram descritas como comportando ornamentação da exina muito semelhante, sendo diferenciadas com base unicamente no diâmetro das vesículas, com duas populações no mesmo material, *P. calculus* com diâmetros entre 45-75 μm e *P. plurigenus* com medidas entre 12-36 μm . Tiwari & Navale (1967) também detectaram a mesma diferença, sendo que a primeira espécie tem registros entre 44-46 μm , e a na segunda são somente citados como espécimes menores.
- (viii) Considerando que os gêneros *Pilasporites* e *Brazilea* são sinônimos, é possível, analisando as medidas originais (Balme & Hennelly, 1956; Tiwari & Navale, 1967; Foster, 1975; Foster, 1979) concluir que o tamanho das vesículas não é uma característica diagnóstica para divisão de espécies, sendo encontrados diferentes diâmetros no mesmo material analisado, muitos se sobrepondo, que podem corresponder a uma progressão de tamanhos, gerada por fatores ontogenéticos (tabela III.2).

Tabela III.2. Medidas dos diâmetros longitudinais correspondentes às espécies dos gêneros *Pilasporites* e *Brazilea*, conforme proposto originalmente, e material inédito proveniente de amostras dos poços HN-25-RS e HN-05-RS apresentados na figura I.2 e tabela I.1.

Espécies	Diâmetro longitudinal (µm)	Nº espécimes analisados
<i>Pilasporites plurigenus</i> Balme & Hennelly 1956	12-36	40
<i>Brazilea plurigenus</i> (Balme y Hennelly) Foster 1979	15-40	14
<i>Brazilea crassa</i> Tiwari & Navale 1967	25-48	--
<i>Brazilea scissa</i> (Balme & Hennelly) Foster 1975	35-67	20
<i>Brazilea punctata</i> Tiwari & Navale 1967	42-64	--
<i>Pilasporites calculus</i> Balme & Hennelly 1956	45-75	30
<i>Brazilea helby</i> Foster 1979	87-133	21
Espécimes inéditos	40-75	10

- (ix) Em *Pilasporites calculus*, *Pilasporites plurigenus*, *Brazilea punctata*, *Brazilea plurigenus* e *Brazilea scissa*, as características estruturais da parede são muito semelhantes, possibilitando o agrupamento dessas espécies, sendo que *P. calculus* tem prioridade segundo o ICBN.
- (x) *Brazilea crassa* foi descrita com uma estrutura de parede diferenciada, com pontuações (0,5-1 µm) parcialmente fusionadas de forma irregular; no entanto o diâmetro dessas pontuações é semelhante ao diâmetro apresentado por *Brazilea punctata* (0,5 µm) que apresenta delicada intramicropontuações entre as pontuações maiores. Nesta análise, pode-se ainda considerar o fato dos eventos tafonômicos produzirem esse aspecto de pontuações fusionadas e mais densamente dispostas, resultando numa forma aparentemente diferente. Na descrição de *B. crassa*, Tiwari & Navale (1967) não mencionam o número de espécimes analisados.
- (xi) *Brazilea helby* foi diferenciada pelo seu maior diâmetro, podendo formar cadeias de 2 a 6 indivíduos, características que no presente trabalho não são consideradas diagnósticas.
- (xii) Para o material inédito avaliado nesta contribuição, constatou-se a presença de formas desde circulares até ovaladas, dentro de uma mesma amostragem, inteiras ou divididas através de uma ruptura que atravessa o corpo. A ornamentação é punctada ou finamente granulada e os diâmetros variam entre 40-75 µm (figura III.6).

- (xiii) Considerando as análises e interpretações acima discutidas, uma nova proposição taxonômica para os gêneros *Pilasporites* e *Brazilea*, ocorrentes entre o Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná, é apresentada. A exemplo do “Complexo *Tetraporina*”, é aqui proposto o “Complexo *Pilasporites*”, acomodando formas dos gêneros *Pilasporites* e *Brazilea* (fig. III.6).

“Complexo *Pilasporites*”

O “Complexo *Pilasporites*” compreende vesículas de contorno circular, subcircular a oval, com uma frágil zona de ruptura ao longo do qual o corpo se divide em duas metades. Zona de divisão distinta, às vezes não detectável ao longo de toda a vesícula. Estrutura da parede lisa, intramicropunctada, granulada, perfurada com orifícios esparsos ou indistintamente estruturada. Diâmetros da vesícula aproximadamente entre 12-130 µm.

Gênero *Pilasporites* (Balme & Hennelly 1956) emend. Tiwari & Navale 1967

Pilasporites calculus Balme & Hennelly 1956

1967 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Tiwari & Navale, est. III, figs. 42-46, p. 597.

1975 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Ybert, est. 8, figs. 147-149, p. 203-204.

1981 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Leipnitz, est. VI, fig. 7, p. 91-92.

1984 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Correa da Silva *et al.*, est. I, fig. 14.

1993 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Dias, est. 5, fig. 6.

2001 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Cazzulo-Klepzig, fig. 10, p. 93.

2010 *Pilasporites calculus* Balme & Hennelly 1956, in Mori & Souza.

***Pilasporites plurigenus* Balme & Hennelly 1956**

1967 *Pilasporites plurigenus* Balme & Hennelly 1956, in Tiwari & Navale, est. III, figs. 47-49, p. 597.

1984 *Pilasporites plurigenus* Balme & Hennelly 1956, in Correa da Silva *et al.*, est. I, fig. 15.

1985b *Pilasporites plurigenus* Balme & Hennelly 1956, in Picolli *et al.*, est. I, fig. 21.

1981 *Pilasporites plurigenus* Balme & Hennelly 1956, in Leipnitz, est. VI, figs. 8 e 9, p. 92-93.

***Brazilea plurigenus* (Balme & Hennelly) Foster 1979**

2000 *Brazilea plurigenus* (Balme & Hennelly) Foster 1979, in Meyer & Marques-Toigo, est. 1, fig. 18.

***Brazilea punctata* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Brazilea punctata* Tiwari & Navale 1967, p. 594 e 596, est. IV, figs. 59-63.

1993 *Brazilea punctata* Tiwari & Navale 1967, in Dias, est. 5, fig. 3.

***Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975**

1983 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Dias-Fabricao, est. I, fig. 25.

1986 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Sundaram, est. X, fig. 10, p. 262-263.

1993 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Dias, est. 5, fig. 8.

2001 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Cazzulo-Klepzig, fig. 8, p. 92.

2003a *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in di Pasquo *et al.*

2005 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. K.

2006 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Smaniotto *et al.*, fig. 5M.

2010 *Brazilea scissa* (Balme & Hennelly) Foster 1975, in Mori & Souza, est. 6.9.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

***Brazilea crassa* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Brazilea crassa* Tiwari & Navale, est. IV, figs. 64-67, p. 596.

***Brazilea helby* forma *gregata* Foster 1979**

2006 *Brazilea helby* forma *gregata* Foster 1979, in Smaniotto *et al.*, fig. 5N.

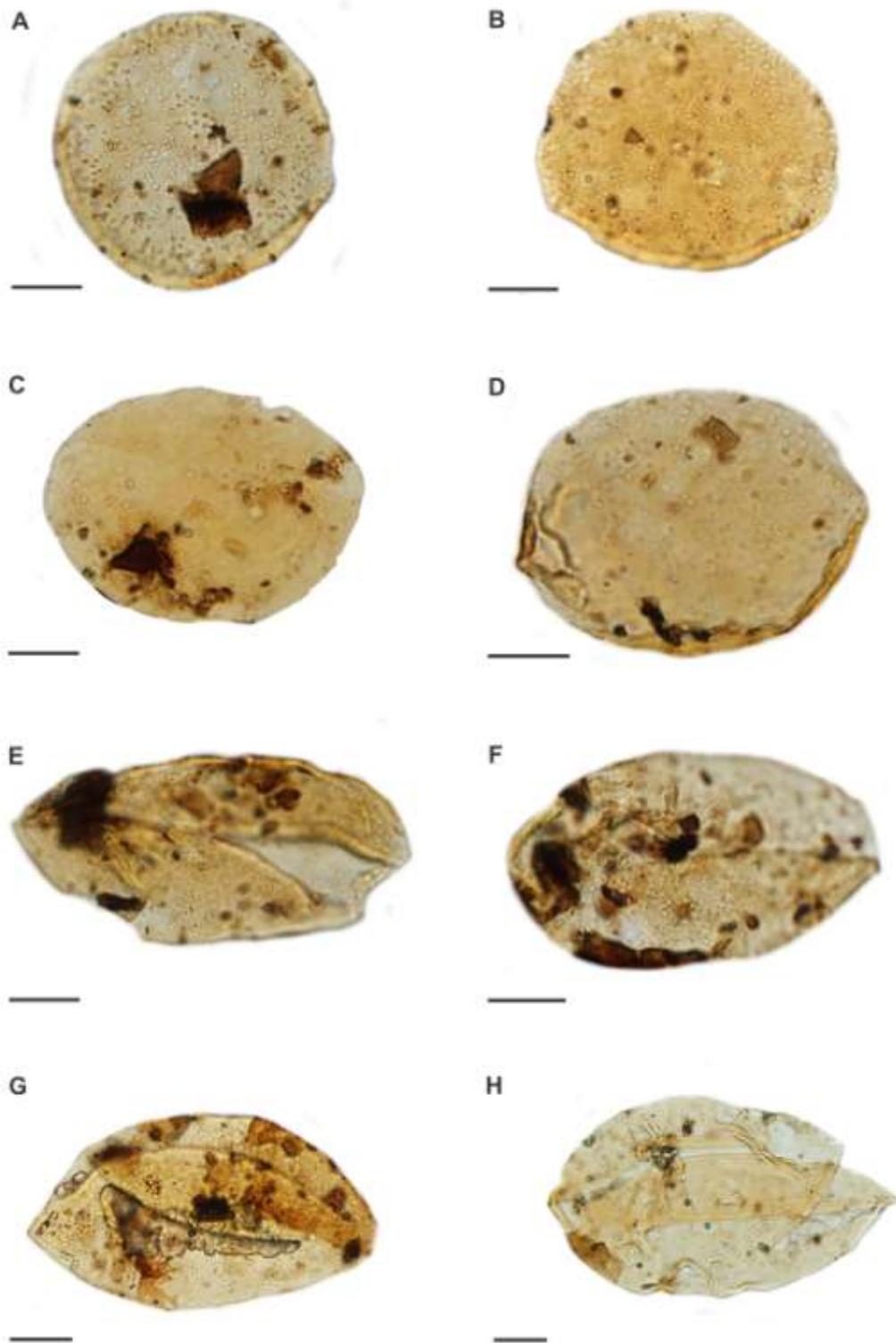


Figura III.6. Complexo *Pitasporites*: **A-H** Poço HN-25-RS (**A.** MP-P 5751, E.F. R42; **B.** MP-P 7548, E.F. N36-1; **C.** MP-P 5750, E.F. S42-2; **D.** MP-P 7548, E.F. P43-4; **E.** MP-P 5748, E.F. B53-1; **F.** MP-P 5748, E.F. L49-2; **G.** MP-P 5748, E.F. Y49; **H.** MP-P 5779, E.F. P40-1). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.

Gênero *Kagulubeites* (*Congoites*) Bose & Maheshwari 1968

Espécie tipo. *Kagulubeites spinosus* Bose & Maheshwari 1968

***Congoites spinosus*/*Kagulubeites spinosus* Bose & Maheshwari 1968**

1967 *Congoites spinosus* Bose & Maheshwari 1968, in Tiwari & Navale, est. IV, figs. 55, 56.

***Congoites conatus* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Congoites conatus* Tiwari & Navale, est. IV, figs. 57, 58, p. 592-593.

***Congoites microbaculosus* Tiwari & Navale 1967**

1967 *Congoites microbaculosus* Tiwari & Navale, est. IV, figs. 51-54, p. 592.

1975 *Congoites microbaculosus* Tiwari & Navale 1967, in Ybert, est. 8, figs. 150-152, p. 204.

III.4 Classe Prasinophyceae

As algas verdes dessa classe são unicelulares, possuem flagelo e paredes não celulósicas. Surgiram no Cambriano e, tal como os seus representantes atuais, as algas fósseis são cosmopolitas. São caracterizadas por um ciclo de vida composto de duas fases: a fase móvel e a fase não móvel, denominada ficoma (fig. III.7). Em determinadas espécies, a fase móvel do ciclo de vida é dominante, enquanto em outras a fase não móvel predomina. As duas fases do ciclo de vida e a ausência de celulose na parede são consideradas como caracteres diagnósticos para o grupo. Como as variações no ciclo de vida implicam em alterações químicas na parede celular e mudanças na morfologia geral, o trabalho de reconhecimento das fases e sua possível interpretação fica prejudicado em espécimes fósseis, onde a classificação torna-se puramente morfológica.

Os fósseis da classe Prasinophyceae podem ser identificados com base em similaridades morfológicas com os estágios de ficoma dos representantes modernos destas algas.

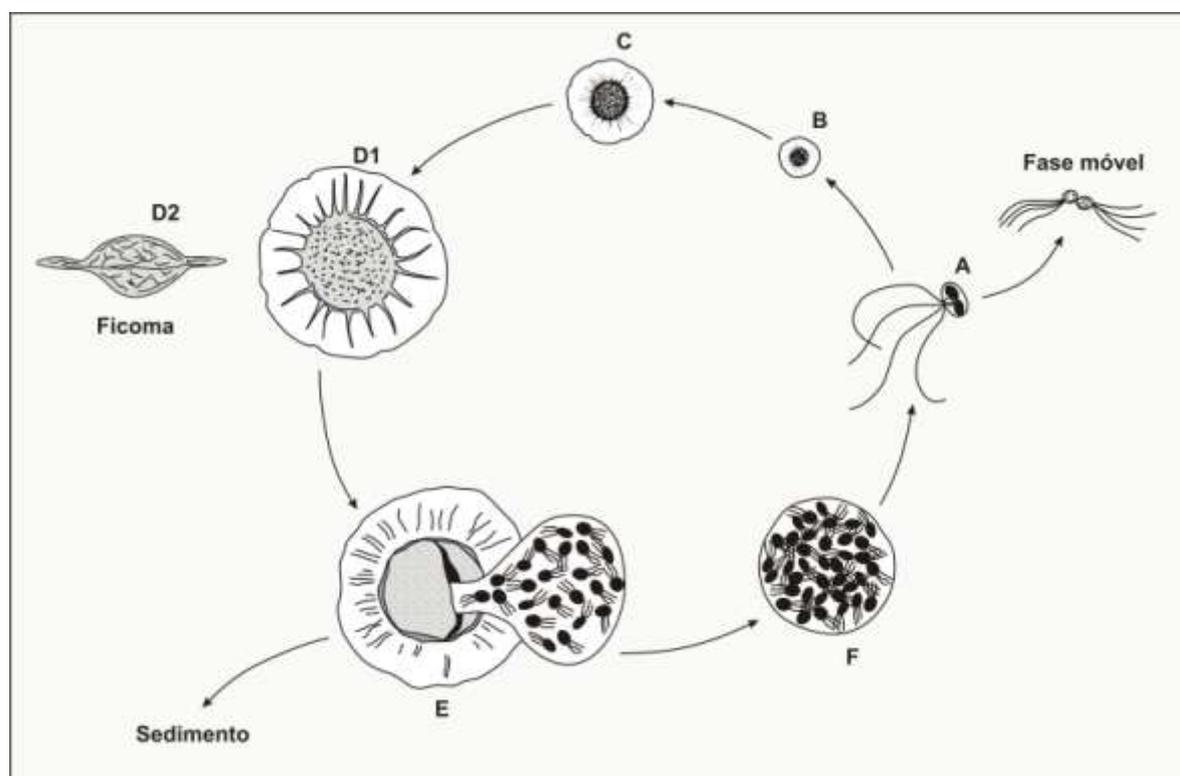


Figura III.7. Ciclo de vida de algas Prasinofíceas (*Pterospermella*): **A** = Fase móvel, **B** = Início da fase de ficoma, não móvel, **C - D** = Fase de ficoma em sucessivos estádios de desenvolvimento (**D1** – Vista polar; **D2** – vista lateral) **E** = Liberação do saco interior, sendo o ficoma resistente incorporado nos sedimentos **F** = Saco interior com as formas flageladas, móveis, que reproduzem o ciclo de vida (Modificado de Pereira, 2004).

Ocorrem no registro paleontológico, aparentemente, com maior diversidade no Paleozóico do que no presente (Tappan, 1980). Colbath & Grenfell (1995) acreditaram que espécies modernas desta classe poderiam representar apenas uma parte da diversidade morfológica exibida durante a história do grupo, representando assim, uma interessante oportunidade para estudos de afinidades biológicas.

De acordo com Riegel (2008), durante o Paleozóico as algas prasinofíceas, muitas vezes geraram grandes populações, especialmente durante os eventos de formação de folhelhos negros, e sobreviveram ao “*blackout*” do fitoplâncton sem uma maior interrupção.

Atualmente são encontradas principalmente em ambiente marinho, mas também têm seu registro em ambientes de águas doce ou salobra (Tappan, 1980). Seus representantes fósseis são encontrados em depósitos proximais (lagos rasos, áreas de deltas) e em sedimentos marinhos.

Segundo Guy-Ohlson (1996), as diferenças e variações encontradas no ficoma e fase móvel, por exemplo, o tamanho e a superfície de ornamentação, aparentemente dependem do estágio de desenvolvimento no momento da observação. Nos espécimes fósseis, essas variações morfológicas dependem dos estágios de desenvolvimento durante o período de preservação. Essas observações levaram o autor a sugerir que ao invés de diferentes espécies, deve haver, de fato, diversos morfotipos, que podem ou não pertencer a diferentes espécies.

González (2009) apresentou os resultados do estudo desenvolvido com o gênero *Maranhites* Brito 1965, onde destacou controvérsias existentes em nível subgenérico. O material analisado, oriundo do Devoniano Superior, no sudoeste da Espanha, possibilitou novos estudos sobre a morfologia e possíveis funções de algumas estruturas. Observações referentes à variabilidade morfológica de formas semelhantes possibilitaram a revisão do status sistemático de espécies previamente atribuídas ao gênero. Muitas destas espécies são consideradas representantes de diferentes estágios ontogenéticos de uma mesma espécie. O reconhecimento de mudanças intraespecíficas produzidas durante o crescimento de *Maranhites* pode facilitar a identificação de variações morfológicas induzidas por fatores paleoambientais.

Nas assembléias palinológicas, os microfósseis atribuídos às prasinofíceas são semelhantes ao acritarcos e geralmente ocorrem associados a estes. Mesmo a afinidade entre os dois grupos sendo controversa ou duvidosa essas formas são frequentemente tratadas como acritarcos. A classe inclui os gêneros *Tasmanites*, *Crassosphaera*, *Cymatiosphaera*, *Pterospermella*, *Polyedryxium* e *Maculatasporites* (Playford, 2003).

Segundo Molyneux *et al.* (1996) e Riegel (2008), o gênero *Dictyotidium* Eisenack emend. Staplin 1961 também é incluído na classe Prasinophyceae.

Alguns autores (*e.g.*, Norris, 1980; Cobalth, 1996) consideram essa associação de algas verdes pertencentes à classe Prasinophyceae, dentro da Divisão Chlorophyta, ao passo que outros (*e.g.*, Tappan, 1980) classificam o grupo dentro da Divisão Prasinophyta.

III.4.1 Avaliação dos registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná e proposta taxonômica

Gênero *Cymatiosphaera* Wetzel 1933 ex Deflandre 1954

Este gênero tem sido documentado em todo o mundo, do Cambriano ao Neógeno (e.g., Tappan, 1980), em ambientes marinhos e de água doce (Dotzler *et al.*, 2007).

Inclui espécimes com uma vesícula esférica, de superfície regularmente ornamentada com cristas (elevações) lisas denominadas “muri”, entre 4 e 6 μm de altura, posicionadas perpendicularmente a superfície e com margens externas pontiagudas, orientadas paralelamente à superfície da vesícula, providas de uma membrana na área poligonal da superfície da vesícula e que pode estender-se além da margem desta. Essa ornamentação dá uma aparência reticulada à vesícula por formarem campos poligonais que são mais ou menos iguais em tamanho por espécie, onde pode ocorrer um orifício circular ou oval. As interseções (cantos) dos polígonos são geralmente mais espessas e, proximalmente se alargam, aparecendo como colunas triangulares alongadas na vista lateral. Não se observam outros tipos de abertura. Essas algas podem ocorrer isoladamente ou agrupadas de dois a dez indivíduos.

De acordo com Martínez *et al.* (2005), há uma certa confusão na separação do gênero *Cymatiosphaera* Wetzel ex Deflandre 1954 e *Pterosphaeridia* Mädlar 1963, ambos reticulados e muito próximos morfologicamente. A diferença se baseia na presença (em *Pterosphaeridia*) ou ausência (em *Cymatiosphaera*) de canais porosos no centro de cada polígono que forma o retículo. Mesmo com minuciosa observação, nem sempre esse carácter é visível. Como tentativa de resolver esse problema, alguns autores (e.g., Prauss *et al.*, 1991, p. 339), incluíram todas as formas com retículos regulares, elevados, dentro de *Pterosphaeridia* e formas com retículos irregulares de baixo relevo dentro de *Cymatiosphaera*. Nas prasinofíceas reticuladas analisadas por Martínez *et al.* (2005) não se observa a presença de poro e os retículos mostram uma gradação quanto a regularidade na distribuição dos polígonos e altura das membranas. Nesse caso, o critério seguido por Prauss *et al.* (1991) pode levar a uma excessiva separação taxonômica do que, na realidade, pode estar representando sucessivos estágios do desenvolvimento de uma mesma espécie. Por este

motivo Martínez *et al.* (2005) optaram por utilizar o termo "Complexo *Cymatiosphaera*" para as formas reticuladas estudadas sem indícios evidentes do mencionado poro.

A interpretação dada por Martínez *et al.* (2005) vem ao encontro dos resultados que estão sendo gerados na avaliação taxonômica realizada neste trabalho. Uma análise morfológica realizada com base nos vários estágios do ciclo de desenvolvimento do táxon em estudo conduz o pesquisador por um novo "caminho" nas análises realizadas, que pode auxiliar a organização sistemática dos componentes de uma amostra.

Na Bacia do Paraná ocorre apenas um registro para a Formação Rio Bonito, de um representante do gênero sem designação específica (Meyer & Marques-Toigo, 2000). O artigo não oferece descrição e a ilustração não é suficiente para uma análise morfológica mais detalhada, mas é possível constatar que o espécime comporta as características do gênero.

Gênero *Cymatiosphaera* Wetzel 1933 ex Deflandre 1954

Espécie tipo. *Cymatiosphaera radiata* Wetzel 1933

2000 *Cymatiosphaera* sp., in Meyer & Marques-Toigo, est. 1, fig. 19.

Gênero *Dictyotidium* Eisenack emend. Staplin 1961

O gênero foi descrito para acomodar vesículas esféricas, de superfície reticulada, cristas baixas, distintas, com áreas lacunares poligonais, algumas espécies com duas duas lacunas distintamente menores, uma em cada polo, pequenos espinhos podem surgir nas cristas e papilas podem estar presentes nas lacunas. O gênero foi emendado para incluir formas com áreas poligonais diferenciadas e com curtos espinhos nas cristas.

A espécie *Dictyotidium souzae* (Quadros, 2002), única registrada na Bacia do Paraná, inclui espécimes com vesícula de contorno circular, diâmetro entre 23 e 25 μm e superfície reticulada, lisa, dividida em polígonos que são circundados por 5 a 7 outros polígonos. Cada polígono tem de 1,5 μm a 2,5 μm e são separados um do outro por cristas lisas com altura

entre 1,0 μm a 1,5 μm e base de 0,5 μm a 1,0 μm , onde não foi observada nenhuma abertura de encistamento.

Gênero *Dictyotidium* Eisenack emend. Staplin 1961

Espécie tipo. *Dictyotidium dictyotum* (Eisenack) Eisenack 1955

2002 *Dictyotidium souzae*, in Quadros, est. 2, figs. 15-16, p. 41 e 43.

Gênero *Leiosphaeridia* Eisenack 1958

Microfósseis esféricos foram registrados em sedimentos que vão desde o Pré-Cambriano ao Recente.

O grupo abrange vesículas de contorno circular, sem processos. A parede é fina, lisa, punctada, granulada ou com minúsculas esculturas, pode se apresentar dobrada de forma irregular, sem canais, com ou sem pilomas (fig. III.8, A e B).

Formas esféricas de parede orgânica fina, simples, como *Leiosphaeridia*, podem representar uma variedade de fases de desenvolvimento no ciclo de vida de um táxon, ou táxons diferentes. No registro paleontológico, estas vesículas podem ser morfológicamente indistinguíveis, onde apenas os recursos para a classificação são estruturas de parede, ornamentação, e os mecanismos de abertura, nem sempre presentes. A importância atribuída a caracteres morfológicos para a classificação do gênero ou espécie por vezes é muito subjetiva, levando a interpretações taxonômicas distintas. Desse modo, a classificação taxonômica destes microfósseis esféricos é muito complexa, principalmente pela falta de caracteres diagnósticos relevantes, visto que células vegetativas e estágios distintos dos cistos, muitas vezes, não podem ser diferenciados nos fósseis, além de feições de excistamento, como pilomas, que nem sempre são identificáveis no ciclo de vida das algas.

Na Bacia do Paraná há apenas publicações com o registro de espécies indeterminadas, no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito, com características que permitem incluí-las no gênero, não sendo possível uma classificação específica.

Gênero *Leiosphaeridia* Eisenack 1958

Espécie tipo. *Leiosphaeridia baltica* Eisenack 1958

1993 *Leiosphaeridia* cf. *L. plicata* Felix 1965, in Dias, est. 5, fig. 12.

2006 *Leiosphaeridia* sp., in Smaniotto *et al.*, fig. 5P.

2007 *Leiosphaeridia* sp., in Longhim, est. 14, fig. I.

2010 *Leiosphaeridia* sp., in Mori & Souza, est. 6.10.

2010 *Leiosphaeridia* sp., in Souza *et al.*, est. 2, fig. 12.

Gênero *Maculatasporites* Tiwari 1964

O gênero *Maculatasporites* foi descrito para o Permiano da Índia, sendo uma forma comum nas camadas de carvão de seqüências do Permiano no Gondwana. Microfóssil de forma circular, subcircular a subtriangular, corpo reticulado, com cristas uniformes ou não, a malha do retículo apresenta desde forma regular, poligonal a irregular, circular ou alongada.

Devido à ocorrência persistente em sedimentos não marinhos do Permiano e sua morfologia similar aos espécimes de algas zignematáceas recentes, Grenfell (1995) interpretou o gênero como provável representante dessas algas. Entretanto, Tappan (1980) considerou esse gênero como representante da Classe Prasinophyceae, algas que são encontradas principalmente em ambiente marinho, mas também têm seu registro em ambientes de águas doce ou salobra. Este trabalho concorda com Tappan (1980) devido as formas inéditas aqui registradas, referentes ao poço HN-25-RS, ocorrerem na Formação Palermo em associação com formas marinhas como acritarcos dos complexos *Micrhystridium* e *Veryhachium* e algas prasinofíceas dos gêneros *Leiosphaeridia* e *Navifusa*. No poço HN-05-RS, além de poucos registros no topo da Formação Rio Bonito associados a algas do gênero *Botryococcus* e espécimes de *Portalites*, tem registro na Formação Palermo, com formas do gênero *Leiosphaeridia*, e formações Teresina e Rio do Rastro, sem elementos algálicos associados (fig. III.8, C e D).

Na Bacia do Paraná há registros das espécies: *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965 e *Maculatasporites minimus* Segroves 1967, restritas aos carvões da Formação Rio Bonito, no Rio Grande do Sul, e, para aqueles sem designação específica apenas três

espécimes não podem ser acomodados nestas espécies: Tiwari & Navale, 1967, est. III, fig. 50, que apresenta maiores diâmetros e malhas mais espessas; Marques-Toigo *et al.*, 1982, que não apresenta descrição nem ilustração, e Dias & Guerra-Sommer, est. 1, fig. 12, que não apresenta descrição e a ilustração é insuficiente para análise.

A espécie *Maculatasporites gondwanensis* compreende formas de contorno circular, com retículo regular e completo, formando malhas aproximadamente poligonais (5-10 μm) e cristas delicadas e uniformes (1-1,5 μm), ligeiramente mais salientes na periferia (2-4 μm) onde se conectam aparecendo como uma fina extensão membranácea. A exina do corpo é lisa. De acordo com Tiwari (1965), a presente espécie difere da espécie tipo do gênero, *M. indicus* Tiwari (1964), por esta apresentar cristas mais espessas (1-4 μm), densas e irregulares, e malhas de contorno circular a alongado.

A espécie *Maculatasporites minimus* compreende formas sem mecanismo de deiscência aparente, contorno circular a subcircular, com retículo regular e completo, parede com duas camadas, interna e externa, usualmente separadas. Camada interna lisa ou punctada e camada externa reticulada, formando malhas de aproximadamente 1-7 μm de diâmetro (entre 30 e 300 lúmens), cristas de 2-5 μm de largura e 3-5 μm . Periferia levemente ondulada. Segroves (1967) distingue esta espécie da espécie tipo pela sua maior dimensão e camada externa da parede estruturada. Entretanto, analisando a literatura pertinente, observa-se que os diâmetros das espécies se sobrepõem, não sendo esta uma característica válida para distinção das espécies.

Através da análise dos dados disponíveis para os espécimes encontrados na Bacia do Paraná, constata-se uma sobreposição de diâmetros, tanto das vesículas como do lúmen. Os registros são escassos e os dados das publicações (medidas e ilustrações) insuficientes para uma avaliação morfológica mais detalhada.

Gênero *Maculatasporites* Tiwari 1964

Espécie tipo. *Maculatasporites indicus* Tiwari 1964.

***Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965**

1987 *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965, in Picarelli *et al.*, est. 2, fig. 1.

1994 *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965, in Dias & Guerra-Sommer, est. 1, fig. 11.

2001 *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965, in Cazzulo-Klepzig, fig. 5, p. 90.

2005 *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari 1965, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. H.

***Maculatasporites minimus* Segroves 1967**

1994 *Maculatasporites minimus* Segroves 1967, in Dias & Guerra-Sommer, est. 1, fig. 10.

1984 *Maculatasporites* sp., in Marques-Toigo *et al.*, , est. I, fig. 13.

1985b *Maculatasporites* sp., in Piccoli *et al.*, est. I, fig. 20.

1994 *Maculatasporites* sp., in Dias & Guerra-Sommer, est. 1, fig. 11.

Gênero *Tasmanites* (Newton) Schopf, Wilson & Bentall 1944

O gênero inclui formas originalmente esféricas, mas que, por compressão achatam-se e a parede do corpo pode apresentar-se dobrada (fig. III.8, E e F). O contorno equatorial varia, por este motivo, de elíptico a circular. A parede apresenta, quando bem preservada, numerosos poro-canais (canalículos) visíveis na superfície, em microscopia óptica.

Combaz (1966) citou a ocorrência do gênero desde o Cambriano até os dias atuais, tendo sido originalmente descrito em estratos permianos da Tasmânia. Segundo este autor, a riqueza destes microfósseis em determinados níveis parece estar ligada à presença de elementos como Urânio e Rádio, portanto relacionado à radioatividade dos sedimentos, coincidindo com o início de períodos transgressivos, onde em locais costeiros rasos ocorria sedimentação de lodos ricos em matéria orgânica. Devido a esses fatores, Daemon & Quadros (1970) consideraram o gênero como possível guia bioestratigráfico e ecológico para o Gondwana.

Guy-Ohlson & Boalch (1992), em estudo da morfologia de *Tasmanites*, examinaram diferentes estágios de desenvolvimento deste gênero e do gênero atual *Pachysphaera*, evidenciando semelhanças já observadas por autores prévios. Esses estudos sugerem que embora haja diferenças entre os dois, apenas um é suficiente para acomodar os espécimes. Neste caso, o gênero com representantes fósseis tem prioridade. Os autores destacam o fato

notável deste gênero permanecer, aparentemente, mais ou menos inalterado por mais de 300 Ma.

A parede apresenta, quando bem preservada, numerosos poro-canais (canalículos) visíveis na superfície, característica que de acordo com Martínez *et al.* (2005), em alguns exemplares não é observada, podendo ser interpretado como possíveis formas mais jovens no ciclo de desenvolvimento do táxon.

Os registros do gênero, na Bacia do Paraná, são de espécies indeterminadas.

Gênero *Tasmanites* (Newton) Schopf, Wilson & Bentall 1944

Espécie tipo. *Tasmanites punctatus* Newton 1875.

1970 *Tasmanites* spp., in Daemon & Quadros, est. 4, forma P-524, p. 390.

1986 *Tasmanites* sp., in Sundaram, est. X, fig. 12, p. 265-266.

1993 *Tasmanites* sp., in Dias, est. 5, fig. 14.

2000 *Tasmanites* sp., in Souza, est. XIV, figs. 5 e 6.

2002 *Tasmanites* spp., in Quadros, est. 3, figs. 25-28, p. 45, 46 e 48.

2007 *Tasmanites* sp., in Longhim, est. 14, fig. H.

2010 *Tasmanites* sp., in Souza *et al.*, est. 2, fig. 11.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

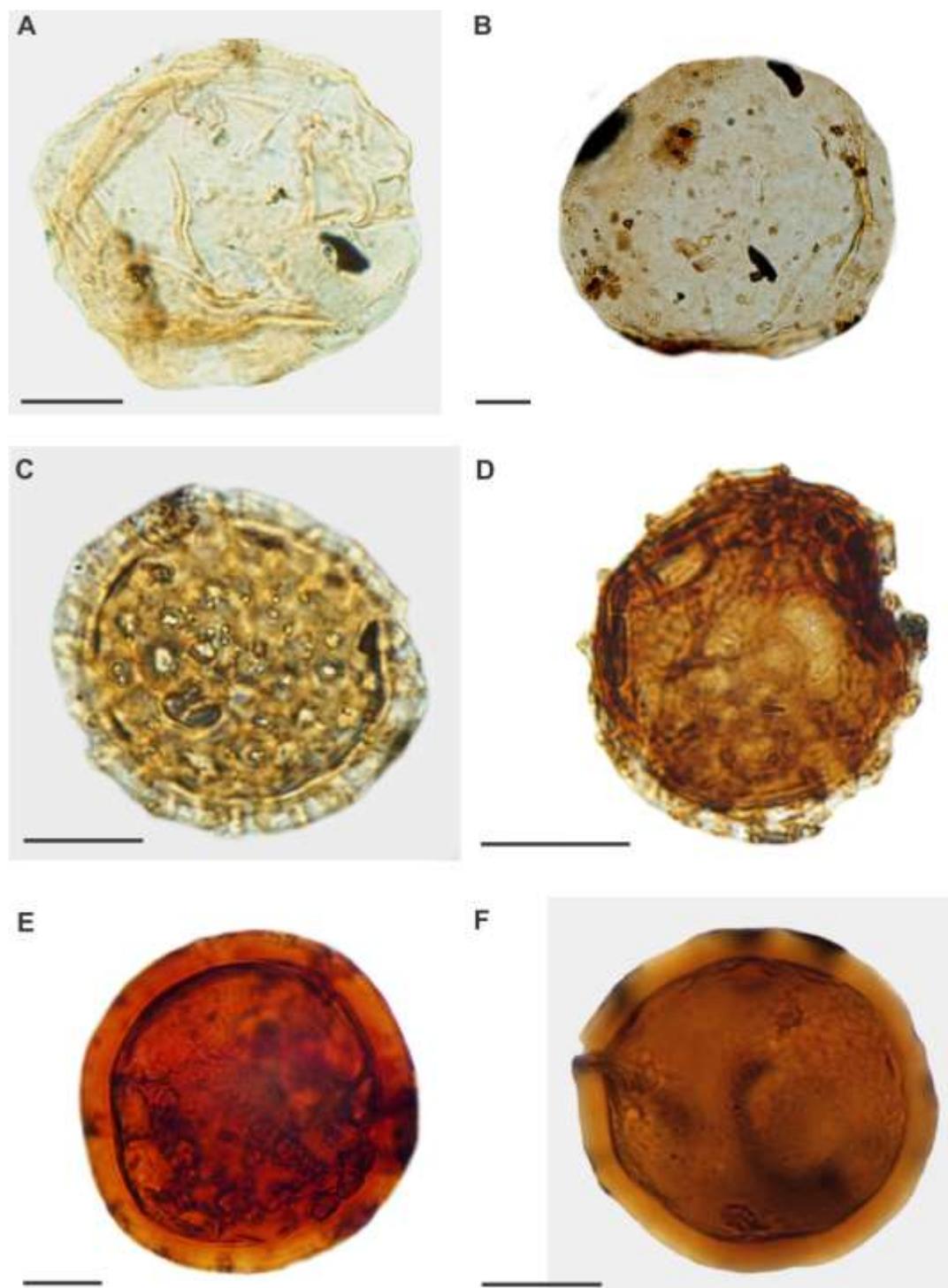


Figura III.8. Classe Prasinophyceae: **A-B** Gênero *Leiosphaeridia* (**A.** Poço HN-25-RS, MP-P 5781, E.F. Q29; **B.** Poço HN-25-RS, MP-P 5751, E.F. D45-1); **C-D** Gênero *Maculatasporites* (**C.** Poço HN-25-RS, MP-P 5782, E.F. W37; **D.** Poço HN-05-RS, MP-P 6145, E.F. P43-3); **E-F** Gênero *Tasmanites* (**E.** Poço HN-05-RS, MP-P 6073, E.F. R58; **F.** Poço HN-25-RS, MP-P 5764, E.F. G56-3). As lâminas estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.

III.5 Conclusões

Neste trabalho têm destaque as algas da classe Chlorophyceae (gêneros *Quadrisporites* Hennelly 1959 ex Potonié & Lele 1961 e *Botryococcus* Kützing 1849), classe Zygnemaphyceae (gêneros *Tetraporina*, *Balmeella*, *Circulisporites*, *Elosporites*, *Pilasporites*, *Brazilea* e *Congoites*) e classe Prasinophyceae (gêneros *Cymatiosphaera*, *Dictyotidium*, *Leiosphaeridia*, e *Tasmanites*), com registros no Pensilvaniano e Permiano da Bacia do Paraná.

A maioria do registro fóssil das algas Chlorococcales, da classe Chlorophyceae, deriva de sedimentos que foram acumulados em ambientes de água doce ou sob forte influência desta. As algas da classe Zygnemaphyceae vivem em uma grande variedade de ambientes de água doce, como pântano, águas paradas, frias, quentes, solos úmidos, ácidos e turfas. Já as algas da classe Prasinophyceae são atualmente encontradas principalmente em ambiente marinho, mas também têm seu registro em ambientes de águas doce ou salobra. Seus representantes fósseis são encontrados em depósitos proximais (lagos rasos, áreas de deltas) e em sedimentos marinhos.

Todos os registros para a Bacia do Paraná foram analisados. Para todos os gêneros foram realizadas avaliações morfológicas detalhadas proporcionando um reajuste taxonômico para aquelas formas que revelaram maiores controvérsias na sistemática. Essa reanálise se deu sob abordagem diferenciada daquela tradicional: o estudo morfológico das espécies de acordo com as fases de seus ciclos de desenvolvimento e também observando as possíveis variáveis tafonômicas. Dentre os gêneros estudados *Tetraporina* e *Balmeella* passaram a integrar o “Complexo *Tetraporina*” e, *Pilasporites* e *Brazilea* foram reunidos no “Complexo *Pilasporites*”, cujas formas apresentam características semelhantes com variações que podem representar estágios diferentes no ciclo de vida. O gênero *Elosporites* foi incluído na sinonímia de *Circulisporites*, com caracteres diagnósticos muito próximos. Os demais gêneros mantiveram as colocações taxonômicas anteriores.

O gênero *Maculatasporites* é aqui interpretado como representante da classe Prasinophyceae, de acordo com Tappan (1980). Nos registros para a Bacia do Paraná, essa forma ocorre associada às espécies típicas dos carvões, porém, nos poços aqui analisados, este gênero é encontrado em associação com elementos marinhos como acritarcos e outras algas prasinofíceas.

De acordo com a literatura, as associações de determinadas espécies (*Tetraporina*, *Pilasporites*, *Brazilea*, *Maculatasporites*, *Circulisporites*, *Quadrisporites*, *Botryococcus* e *Portalites*) são indicativas de ambientes límnicos. Contudo algumas espécies tais como *Botryococcus*, podem aparecer no registro paleontológico, associadas também a elementos marinhos, com certo limite de tolerância a salinidade. De acordo com Cazzulo-Klepzig (2001), o estudo dessas associações reflete a existência de vegetação originada em pântanos costeiros, lagunas e corpos d'água favoráveis ao desenvolvimento de algas e fungos.

Na análise das amostras de testemunhos de sondagem, de dois poços perfurados no sul do estado do Rio Grande do Sul (HN-05-RS e HN-25-RS), constatou-se a presença de associações de algas clorofíceas em níveis da Formação Rio Bonito, semelhantes às assembléias descritas para os carvões do sul do Brasil. Estão presentes as espécies dos complexos *Tetraporina* e *Pilasporites*, bem como representantes dos gêneros *Botryococcus*, *Quadrisporites*, e *Portalites*, táxons que habitam uma grande variedade de ambientes de água doce.

CAPÍTULO IV. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA, PALEOAMBIENTAL E PALEO GEOGRÁFICA DE *NAVIFUSA MULTISTRIATA* (BRITO) COMBAZ *ET AL.* 1967

Este capítulo apresenta a análise detalhada de vesículas alongadas com ornamentação estriada, referentes ao gênero *Navifusa* Combaz, Lange & Pansart 1967 e *Deusilites* Hemer & Nygreen 1967, registradas no Paleozóico Superior de bacias gondwânicas e peri-gondwânicas. A avaliação é introduzida com as considerações gerais e a revisão bibliográfica de suas ocorrências, uma análise da taxonomia proposta na literatura, seguida de um minucioso exame dos caracteres diagnósticos como ornamentação e espessura da parede, dimensões dos espécimes, terminações da vesícula e, por fim, uma tentativa de ajuste taxonômico para os gêneros. Implicações estratigráficas, paleoecológicas e paleobiogeográficas são abordadas com base na nova proposta taxonômica.

1. Considerações gerais.
2. Resultados: levantamento bibliográfico e listagem de espécimes inéditos.
3. Revisão e análise taxonômica: características diagnósticas (estrias, espessura da parede, dimensões e proporções dos eixos longitudinal e transversal das vesículas, terminações das vesículas).
4. Taxonomia (variações morfológicas, preservação e status taxonômico).
5. Discussão da análise taxonômica.
6. Distribuição estratigráfica.
7. Paleoecologia.
8. Paleobiogeografia.
9. Conclusões.

CAPÍTULO IV. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA, PALEOAMBIENTAL E PALEO GEOGRÁFICA DE *NAVIFUSA MULTISTRIATA* (BRITO) COMBAZ ET AL. 1967

IV.1 Considerações gerais

A revisão taxonômica da “Família Leofusidae” (*sensu* Eisenack, 1938) realizada por Combaz *et al.* (1967) envolveu os gêneros referidos ao Subgrupo *Netromorphitae* (*sensu* Downie *et al.*, 1963). De acordo com Combaz *et al.* (*op. cit.*) a família é formada por vesículas alongadas, de simetria bilateral, arredondadas, com terminações obtusas, ou possuindo apêndices simples e membrana simples, lisa ou ornamentada. Cinco gêneros foram referidos em Combaz *et al.* (1967), quatro anteriormente descritos e um novo: *Leiofusa* Eisenack emend. Combaz *et al.*, 1967, *Lunulidia* Eisenack 1958, *Leiovalia* Eisenack 1965, *Dactylofusa* Brito & Santos emend. Combaz *et al.*, 1967 e *Navifusa* Combaz *et al.*, 1967.

O novo gênero proposto, *Navifusa*, incluiu formas elípticas, mais ou menos alongadas, com terminações arredondas, sem apêndices, membrana simples, lisa ou ornamentada, sendo reavaliadas as 11 espécies anteriormente conhecidas. Modificações taxonômicas posteriores foram efetuadas e novas espécies foram apresentadas. De acordo com Fatka & Brocke (2008), o gênero abrange um total de 25 espécies, com representantes em depósitos entre os períodos Pré-Cambriano ao Triássico, com ampla distribuição geográfica.

Dentro deste gênero, *N. multistriata* é a única espécie a possuir um tipo de ornamentação constituída por estrias longitudinais. Na mesma época em que o gênero *Navifusa* foi descrito, um segundo gênero foi proposto. Hemer & Nygreen (1967) erigiram o gênero *Deusilites*, o qual é semelhante à *Navifusa* na forma e na presença de estrias longitudinais. A espécie-tipo do gênero, *Deusilites tentus* Hemer & Nygreen 1967, foi descrita a partir de depósitos da Arábia Saudita. Posteriormente, Gutiérrez *et al.* (1997) propuseram *D. tenuistriatus* a partir de espécimes do Paleozóico Superior da Argentina. Contudo, El-Nakhal *et al.* (2002) consideraram este último táxon como sinônimo júnior da espécie-tipo do gênero (*D. tentus*).

Uma análise preliminar destes táxons revela algumas questões de sistemática, tal como inicialmente relatado por Souza (1996), com implicações paleogeográficas e bioestratigráficas. Novos estudos realizados em espécimes gondwânicos têm demonstrado uma grande variação na morfologia destas vesículas estriadas dentro de uma mesma amostragem (e.g. di Pasquo *et al.*, 2003a,b; Souza *et al.*, 2003), sugerindo relações biológicas muito próximas entre os espécimes. Registros destas espécies estriadas atribuídas a estes gêneros parecem ser restritos às bacias gondwânicas e peri-gondwânicas, em depósitos devonianos, pensilvanianos e permianos, demonstrando forte afinidade e controle biogeográfico (Félix, 2009).

Provavelmente, a maioria dos problemas taxonômicos está relacionada a questões particulares, tais como:

- (i) Os dois gêneros foram propostos concomitantemente;
- (ii) Como resultado, as comparações entre estes dois gêneros são ausentes nos artigos originais, publicados por diferentes autores;
- (iii) Diferenças morfológicas entre estes táxons são muito sutis, especialmente com relação às variações no tamanho da vesícula e formato da terminação.

Desta forma, desenvolveu-se aqui um estudo aprofundado a fim de esclarecer alguns aspectos taxonômicos destes gêneros de vesícula estriada, relacionados a *Navifusa* e *Deusilites*. Além disso, seus significados paleoecológico, bioestratigráfico e paleogeográfico são discutidos, no intuito de avaliar o seu potencial estratigráfico.

IV.2 Resultados

Todos os táxons estudados neste trabalho são apresentados na tabela IV.1, com suas respectivas informações estratigráficas e medidas (conforme os autores originais). A tabela IV.3 apresenta as medidas relativas ao comprimento da vesícula, largura e espessura da parede, as quais foram obtidas a partir de observações realizadas em novos materiais (Tabela IV.2) e na re-análise do holótipo de *N. multistriata* (Brito) Combaz *et al.*, 1967, tal como descrito em Brito (1965) e Brito & Santos (1965).

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

Tabela IV.1. Registro de todos os táxons utilizados neste trabalho para comparação. Dados taxonômicos e morfométricos são de acordo com a publicação original (n.d.: dado não informado na fonte).

Táxon	Referência	Estratigrafia	Comprimento da vesícula (µm)	Largura da vesícula (µm)	Número de espécimes
<i>Leiofusa</i> sp.	Brito & Santos (1965)	Formação Cabeças, Bacia do Parnaíba (Previamente designada como Bacia do Maranhão), Devoniano, Brasil	232 - 250	38,5 - 40	2
<i>Leiofusa multistriata</i> Brito 1965	Brito (1965)				
<i>Navifusa multistriata</i> (Brito) Eisenack <i>et al.</i> 1979	Eisenack <i>et al.</i> (1979)				
<i>Navifusa multistriata</i> Brito 1965	Cramer & Díez (1976)	Formação La Vid, Devoniano Inferior, Espanha	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Navifusa eisenacki</i> (Brito & Santos) Combaz, <i>et al.</i> 1967	Pöthe de Baldis (1974)	Devonian Médio, Paraguai	n.d.	n.d.	n.d.
<i>Deusilites tentus</i> Hemer & Nygreen 1967	Hemer & Nygreen (1967)	Carbonífero Inferior, Arábia Saudita	90 - 246	24-56	3
	Besems & Schuurman (1987)	Formação Al Khlata, Pensilvaniano, Oman, Península Arábica	n.d.	n.d.	1
	El Nakhal <i>et al.</i> (2002)	Formação Kooli, Grupo Kohlan, Permiano Superior, República do Yemen	n.d.	n.d.	2
	Stephenson (2009)	Membro Ganigobis Shale, Grupo Dwyka, Pensilvaniano, Namíbia	80 - 85	n.d.	2
<i>Deusilites tenuistriatus</i> Gutiérrez, Césari & Archangelsky 1997	Gutiérrez, Césari & Archangelsky (1997)	Bacia Chacoparanense, Permiano Inferior, Argentina	65(80- 125)160	15(35-50)55	3
	di Pasquo (1999)	Bacia Tarija, Pensilvaniano e Permiano Inferior, Argentina	(104-118) 220	(25-36) 53	3
	di Pasquo, Azcuy & Starck (2001)	Formação San Telmo, Grupo Mandiyutí, Bacia Tarija, Pensilvaniano, Argentina	n.d.	n.d.	1
	Souza (1996)	Subgrupo Itararé, Bacia do Paraná, Permo-Carbonífero, Brasil	65(130)130	32(65)70	12
	Souza (1996, 1998)		90(145)200	26(50)70	25
	Souza (2000)		70(110)176	20(36)68	61
	Souza <i>et al.</i> (2000)		n.d.	n.d.	1
	Callegari (2001)		110 - 255	28 - 63	5
	Souza & Callegari (2004)		n.d.	n.d.	1
	Longhim <i>et al.</i> (2002)		67 - 118	24 - 52	4
	Quadros (2002)		88(113)138	30(37)45	8
	di Pasquo <i>et al.</i> (2003a)		76,5-176	21-44	74
	Souza (2003)		85 - 130	35 - 48	17
	Souza <i>et al.</i> (2003)		110 - 158	26 - 68	15
	Souza <i>et al.</i> (2010)		n.d.	n.d.	1
Longhim (2007)	Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná, Permo- Carbonífero, Brasil		130 - 145	n.d.	4
Apak & Backhouse (1999)	Bacia Canning, Permo-Carbonífero, Austrália		n.d.	n.d.	n.d.
Eyles <i>et al.</i> (2001)					
Stevens & Apak (1999)	Bacia Officer, Permo-Carbonífero, Austrália	n.d.	n.d.	n.d.	
Veroslavsky <i>et al.</i> (2003)	Bacia Punta Del Este, Permiano, Uruguai	n.d.	n.d.	1	
Beri <i>et al.</i> (2006)	Formação San Gregório, Permiano Inferior, Uruguai	75	25	1	
Beri <i>et al.</i> (2010)	Formação Cerro Pelado, Permiano Inferior, Bacia Paraná, Uruguai	n.d.	n.d.	n.d.	
Beri <i>et al.</i> (2011)	Formações San Gregório, Tres Islas e parte basal da Formação Melo, Permiano Inferior, Uruguai	n.d.	n.d.	1	
<i>Navifusa</i> sp.	Vergel (1991)	Bacia Chacoparanense, Permo-Carbonífero, Argentina	n.d.	n.d.	1
	Daemon <i>et al.</i> (1992)	Subgrupo Itararé, Permo-Carbonífero, Bacia do Paraná, Brasil	n.d.	n.d.	1
	Dias (1993)		161 - 205	47 - 52	2
	Meyer & Marque-Toigo (2000)	Formação Rio Bonito, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil	n.d.	n.d.	n.d.
	Cazzulo-Klepzig <i>et al.</i> (2005)		n.d.	n.d.	n.d.
Perez Loinaze <i>et al.</i> (2010)	Formação San Miguel, Grupo Independencia, Permiano, Bacia do Paraná, Paraguai	n.d.	n.d.	n.d.	
Cf. <i>Deusilites</i> sp.	Kemp (1975)	Subgrupo Itararé, Permo-Carbonífero, Bacia do Paraná, Brasil	n.d.	n.d.	1
<i>Dactylofusa</i> sp.	Dias (1993)		100 - 196,9	n.d.	1
<i>Foveofusa perforata</i> Lele & Chandra 1972	Lele & Shukla (1980)	Formação Talchir, Permo-Carbonífero, Bihar, Índia	n.d.	n.d.	n.d.

Tabela IV.2. Lista de lâminas analisadas no estudo das vesículas estriadas dos gêneros *Navifusa* e *Deusilites*, de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P, depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, IGeo/UFRGS).

Material	Estratigrafia	Procedência
A	Formação Pimenteiras (Devoniano), Bacia do Parnaíba	Poço ST-15 (39,75 – 52,75 m de profundidade), lâminas 28, 33, 35, 36, 39 e 40 (depositadas na Universidade Federal do Rio de Janeiro, UFRJ), de Pimenteiras, Piauí (ver Trindade, 2010).
B	Formação Ponta Grossa (Devoniano), Bacia do Paraná	Poço 2-AG-1-MT (testemunho 15: 1149 m de profundidade), lâminas MP-P 6252-6255, de Alto Garças, Mato Grosso (inédito).
C	Subgrupo Itararé (Carbonífero Superior), Bacia do Paraná	Poço IG-01 (36,5; 37; 54 e 76 m de profundidade), lâminas MP-P 6236-6245, de Itaporanga, São Paulo (ver di Pasquo <i>et al.</i> , 2003a, 2003b).
D	Subgrupo Itararé (Carbonífero Superior), Bacia do Paraná	Poço A-IG-85, lâminas MP-P 6246-6249, de Araçoiaba da Serra, São Paulo (ver Souza <i>et al.</i> , 2003).
E	Subgrupo Itararé (Carbonífero Superior), Bacia do Paraná	Nível de afloramento, lâmina MP-P 6250, Jundiaí, São Paulo (ver Souza <i>et al.</i> , 2000).
F	Subgrupo Itararé (Permiano Inferior), Bacia do Paraná	Nível de afloramento, lâmina MP-P 6251, from Tietê, São Paulo (ver Souza & Callegari, 2004).
G	Subgrupo Itararé (Permiano Inferior), Bacia do Paraná	Poço HN-25-RS (184-186,70 m de profundidade), lâminas MP-P 5712, 5716, 5717, 5719 e 5723, de Hulha Negra, Rio Grande do Sul (ver Mori, 2010).
H	Formação Rio Bonito (Permiano Inferior), Bacia do Paraná	Poço HN-25-RS (175,00 e 174,50 m de profundidade), lâminas MP-P 5730, 5732 e 5733, de Hulha Negra, Rio Grande do Sul (ver Mori, 2010).
I	Formação Palermo (Permiano Inferior), Bacia do Paraná	Poço HN-25-RS (111,90; 78,00; 74,90 e 73,00 m de profundidade), lâminas MP-P 6551, 6806, 5780 e 5783, de Hulha Negra, Rio Grande do Sul (ver Mori, 2010).

Tabela IV.3. Medidas de todos os espécimes inéditos aqui analisados (dados sobre a procedência estratigráfica informados na Tabela IV.2).

Material	Comprimento da vesícula (µm)	Largura da vesícula (µm)	Espessura da parede (µm)	Número de espécimes (total: 78)
A	210,48 (258) 332,60	75,18 (90,65) 126,40	1,0 – 2,0	9
B	325 - 355	30 - 90	0,5 – 1,5	2
C	68 (103,60) 170	22 (37,32) 60	1,0 – 1,5	35
D	98 (131) 170	30 (46) 60	0,5 – 1,5	9
E	97 - 100	37 - 38	1,0 - 1,5	2
F	117	50	1,0	1
G	69 (107,15) 180	20 (32,72) 62	1,0 – 1,5	14
H	80 (164,17) 212,50	15 (34) 50	1,0	3
I	125 (166,70) 250	15 (30) 50	1,0	3

IV.3. Revisão e análise taxonômica

A descrição original de *Leiofusa* foi realizada por A. Eisenack em 1938 para compreender vesículas alongadas a fusiformes, o qual denominou *Ovum hispidum fusiformis* Eisenack 1934 como espécie-tipo para o gênero. Eisenack (1938) incluiu *Bion navis* Eisenack 1937 neste gênero, registrado entre depósitos do Siluriano do Báltico. Assim, esta última espécie foi combinada como *Leiofusa navis* Eisenack 1938. Todos estes táxons foram atribuídos à Família Leiofusidae (Eisenack, 1938). De acordo com a descrição original, *Bion navis* inclui vesículas cilíndricas com terminações arredondadas, às vezes mais fusiformes, possuindo parede fina e lisa.

Como resultado de uma análise mais aprofundada da Família Leiofusidae conduzida por Combaz *et al.* (1967), espécimes referidos aos gêneros *Leiofusa*, *Lunulidia*, *Leiovalia* e *Dactylofusa* foram re-examinados, o que levou a proposição do gênero *Navifusa*, compreendendo onze espécies anteriormente atribuídas ao gênero *Leiofusa*. O novo gênero foi caracterizado pelas seguintes características diagnósticas: vesículas de contorno elíptico, mais ou menos alongado, ou em formato de bastão sem apêndices, simples, membrana lisa ou ornamentada (tradução livre). Entretanto, a espécie-tipo escolhida pelos autores para o gênero, *L. navis* (*Bion navis* Eisenack 1937), foi originalmente descrita para vesículas alongadas, cilíndricas, às vezes mais fusiformes na região dos pólos. Tais diferenças serão discutidas a seguir, considerando sua importância na análise da diagnose genérica.

Para alguns autores, tanto o posicionamento das espécies de *Leiofusa* dentro do gênero *Navifusa*, assim como a proposição da espécie-tipo, não seriam válidos taxonomicamente, uma vez que estariam em desacordo com o Artigo 33 do Código Internacional de Nomenclatura Botânica (2007), tal como destacado anteriormente por Wicander & Wood (1981) e Fatka & Brocke (2008), seja pela ausência de associação direta ao epíteto final junto ao gênero ou pela ausência do basiônimo. Entretanto, neste trabalho, é aceita a indicação do basiônimo da espécie tipo como válida, uma vez que Combaz *et al.* (1967) se referiram a *Leiofusa navis* Eisenack 1938, que por sua vez corresponde a *Bion navis* Eisenack 1937. A combinação de *Leiofusa navis* para *Navifusa navis* foi feita na figura 3 (p. 300) por Combaz *et al.* (1967).

N. multistriata (Brito) Combaz *et al.*, 1967 foi proposta com base em dois espécimes identificados na Formação Cabeças, Devoniano da Bacia do Parnaíba. Originalmente, o táxon foi caracterizado como uma vesícula de forma cilíndrica constituída por terminações arredondadas e superfície estriada. Novas observações realizadas a partir do holótipo permitiram uma descrição mais aprimorada, considerando vários aspectos omitidos na descrição original, tal como discutido a seguir.

Deusilites Hemer & Nygreen 1967 foi descrito a partir de depósitos do Mississipiano da Arábia Saudita, em uma publicação contemporânea àquela de Combaz *et al.* (1967). A espécie-tipo, *D. tentus* Hemer & Nygreen 1967, inclui vesículas alongadas, cilíndricas ou fusiformes, variando entre 90 a 246 µm (eixo longitudinal) e 24 a 36 µm (eixo transversal), com pólos arredondados a pontiagudos, sem apêndices, parede estriada com, aproximadamente, 2 µm em largura, às vezes possuindo uma granulação fina a delicada; estrias podem apresentar-se tanto longitudinal quanto oblíquas, algumas das quais podem ser cuneiformes (bifurcadas), convergindo em direção aos pólos.

Posteriormente, Gutiérrez *et al.* (1997) propuseram *D. tenuistriatus* a partir de depósitos do Permiano Inferior da Argentina, com registros no Pensilvaniano e Permiano do Brasil, Uruguai, Paraguai e Austrália (ver tabela IV.1). Conforme Gutiérrez *et al.* (*op. cit.*), esta espécie é distinguida da espécie-tipo do gênero por possuir parede mais fina (entre 1-1.5 µm), dimensões menores (65-160 µm: eixo longitudinal e 15-55 µm: eixo transversal) e ausência de grânulos. Além disso, os autores diferenciaram *D. tenuistriatus* de *Navifusa multistriata* considerando que o primeiro incluía espécimes possuindo pólos arredondados a pontiagudos.

A base de distinção das espécies de *Deusilites* e de *N. multistriata*, empregando tais caracteres é discutida a seguir, representando um esforço para elucidar as convergências e, por outro lado, realçar os problemas incluídos na diagnose de cada um dos táxons.

IV.3.1 Características diagnósticas

Estrias

N. multistriata, *D. tentus* e *D. tenuistriatus* são as únicas espécies de vesículas fusiformes (sem nenhum tipo de apêndice) que possuem estrias. Estas estrias são caracterizadas pela associação de sulcos muito “rasos” alternados com cristas discretas em uma parede escabrada, longitudinalmente arranjadas, i.e., de um modo plano-paralelo ao longo do eixo maior da vesícula. As estrias estão dispostas continuamente, de uma extremidade da vesícula à outra, às vezes exibindo um padrão em cunha, com bifurcações, ou de maneira oblíqua. A ocorrência em forma oblíqua em relação ao eixo maior, com ângulo variável, é resultado do efeito da compressão e torção das paredes sobre o eixo maior. Nestes casos, as paredes comprimidas exibem estrias em orientações distintas, oblíquas ao eixo maior, demonstrando um efeito óptico de cruzamento (ver di Pasquo *et al.*, 2003a, fig. 4s; este trabalho, figuras IV.1C, IV.1E e IV.1F). A espessura das estrias foi caracterizada em *D. tenuistriatus* como um caráter diagnóstico, as quais são finas e delicadas, arranjadas de modo mais ou menos homogêneo.

Os materiais estudados advindos do Subgrupo Itararé e das formações Rio Bonito e Palermo da Bacia do Paraná (tabela IV.2) revelaram espécimes em estados de preservação distintos. O grau de preservação é diferente até em um mesmo nível, como resultado de processos tafonômicos, incluindo eventos sin- e pós-deposicionais. Vesículas bem preservadas mostram estrias capazes de cobrir toda a superfície, de maneira contínua ou não, oblíquas ou plano-paralelas. No entanto, interrupções marcantes são evidentes, como resultado da fragmentação de porções da parede, ou mesmo como efeito de corrosão, às vezes dificultando o reconhecimento da presença de um estriamento contínuo ao longo da vesícula. Tal característica foi observada em microscopia eletrônica de varredura em um único espécime, o qual exibiu estrias em determinadas áreas, enquanto em outras regiões não foram notados sinais de sua presença (Figura IV.2).

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinomorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.



Figura IV.1 . *N. multistriata* (Brito) Combaz *et al.*, 1967. **A-F** Pensilvaniano da Bacia do Paraná, São Paulo (**A.** MP-P 6249, E.F. D37; **B.** MP-P 6245, E.F. O38-3; **C.** MP-P 6239, E.F. L48-3; **D.** MP-P 6239, E.F. E46-4; **E.** MP-P 6245, E.F. Q36-4; **F.** MP-P 6245, E.F. F33-4); **G-H** Devoniano da Bacia do Parnaíba, Formação Pimenteira (**G.** Lâmina 36, **H.** Lâmina 39). As lâminas referentes às ilustrações A-F estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. As lâminas referentes as ilustrações G-H estão depositadas no Laboratório de Paleocologia do Museu Nacional, na Universidade Federal do Rio de Janeiro. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 20 μ m.

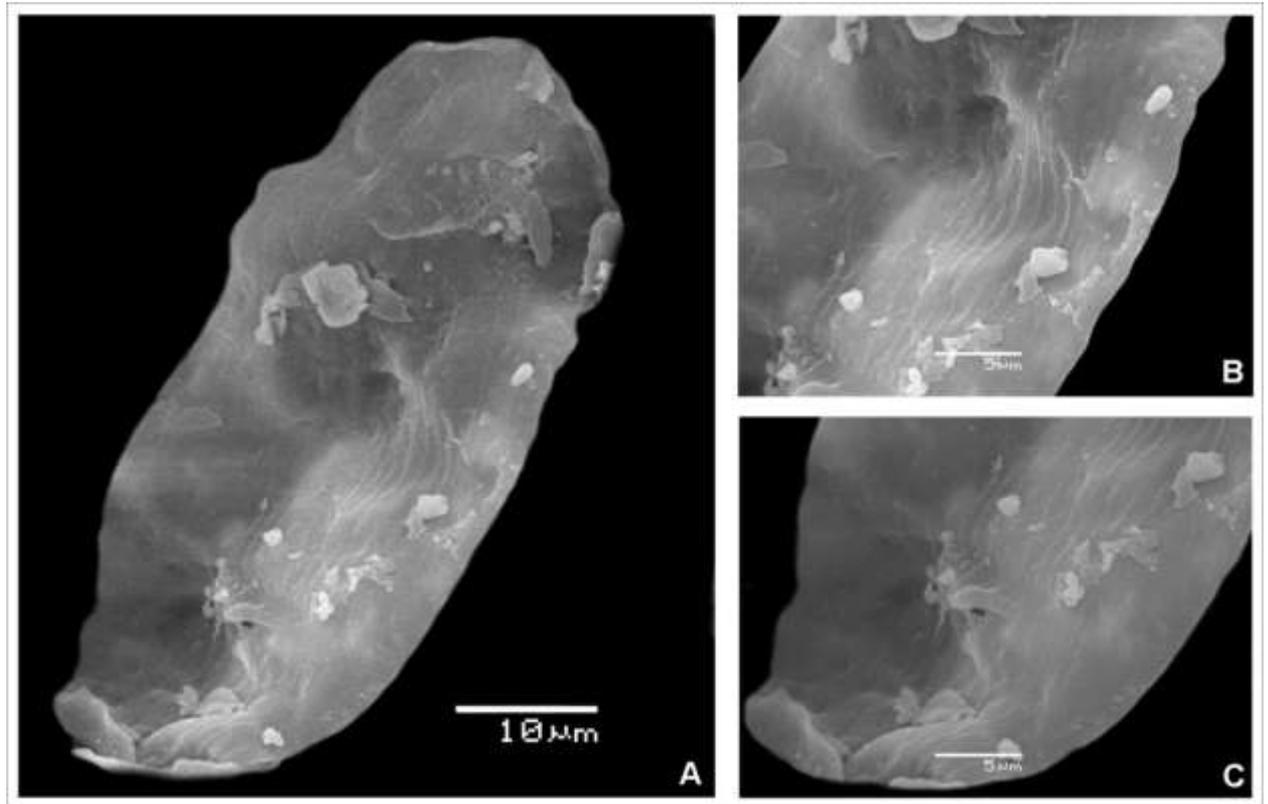


Figura IV.2. Vesículas estriadas observadas em microscopia eletrônica de varredura, proveniente do Subgrupo Itararé, Pensilvaniano da Bacia do Paraná, em Itaporanga, São Paulo, mostrando detalhes (B e C) das estrias (continuidade e preservação) de um simples espécime.

Espessura da parede

Nas descrições originais de *Leiofusa* sp. (Brito & Santos, 1965) e *L. multistriata* (Brito, 1965) não há menção sobre a espessura da parede. A re-análise do holótipo permitiu a observação direta do material original (lâmina 65-7-2, do testemunho PmsT-1-Ma), o qual está armazenado no Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), Rio de Janeiro, Brasil, e revelou que a espessura da parede não excede 1,5 μm . Novos espécimes de vesículas estriadas da Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná, relacionados à *N. multistriata* também foram medidos, mostrando que a espessura da parede variou entre 0,5 e 1,5 μm (Tabela IV.3B).

Na diagnose de *Deusilites*, a espessura da parede da espécie-tipo do gênero (*D. tentus*) corresponde a 2 μm (Hemer & Nygreen, 1967). Contudo, a quantidade de espécimes que foram examinados não foi fornecida, excluindo uma análise da variação deste caráter. Conforme Gutiérrez *et al.* (1997), a espessura da parede de *D. tenuistriatus*, entre 1 e 1,5 μm , constitui um dos critérios de distinção desta espécie de *D. tentus*. Para El-Nakhal *et al.* (2002), a grande variação deste caráter dentro de uma única população sugere que estas duas espécies não devem ser consideradas distintas.

Em vários trabalhos, os valores referentes à espessura da parede deste táxon (*e.g.*, Souza, 1998; di Pasquo *et al.*, 2003a; Souza *et al.*, 2003) não foram fornecidos. Devido a este fato, neste estudo foram realizadas novas medições em amostragens consideradas relativamente ricas nestes espécimes, revelando valores que oscilaram entre 0,5 a 2 μm (Tabela IV.3). Esta variação foi constatada em todas as associações, sendo a multiplicidade deste caráter encontrada em espécimes registrados numa mesma lâmina ou em distintos níveis estratigráficos.

Dimensões e proporções dos eixos

A análise dos espécimes registrados na literatura revelou um padrão de alongamento extremamente variável que define o contorno geral das vesículas como elipsoidal e/ou cilíndrico. Nos casos em que as dimensões do eixo longitudinal, no qual as estrias estão dispostas, não são tão distintas do eixo transversal, a forma geral das vesículas aproxima-se

a um cilindro achatado, como demonstrado por Souza (1998, fig. 3c). Em algumas associações onde *D. tenuistriatus* ocorre, a proporção entre os eixos longitudinal e transversal dos espécimes variou entre (2-3,5) 5,5 em Gutiérrez *et al.* (1997), 1,7(2-3)5,6 em Souza (2000) e 2-5,5 em di Pasquo *et al.* (2003a).

A figura IV.3 mostra as relações entre os eixos longitudinal (EL) e transversal (ET), considerando todos os espécimes ilustrados na literatura e que foram referidos como *N. multistriata*, *D. tentus* ou *D. tenuistriatus* (Tabela IV.1), além de um grupo de 78 espécimes inéditos (Tabela IV.3). Como resultado, uma gradação evidente entre os valores pode ser observada, o que não é relacionado à idade dos registros, nem ao táxon aos quais os espécimes são atribuídos. Apesar da baixa quantidade de material do Devoniano disponível, dez espécimes deste período encaixam-se perfeitamente dentro das medidas relativas às vesículas com estrias datadas do Carbonífero-Permiano. De uma maneira geral, a relação entre o EL e o ET é 1,86 a 8,33; sem predomínio de algum valor único. Apenas um espécime da Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná (MP-P 6253, EF F42), exibe um valor de coeficiente discrepante, o qual é considerado com um caso atípico (11,83).

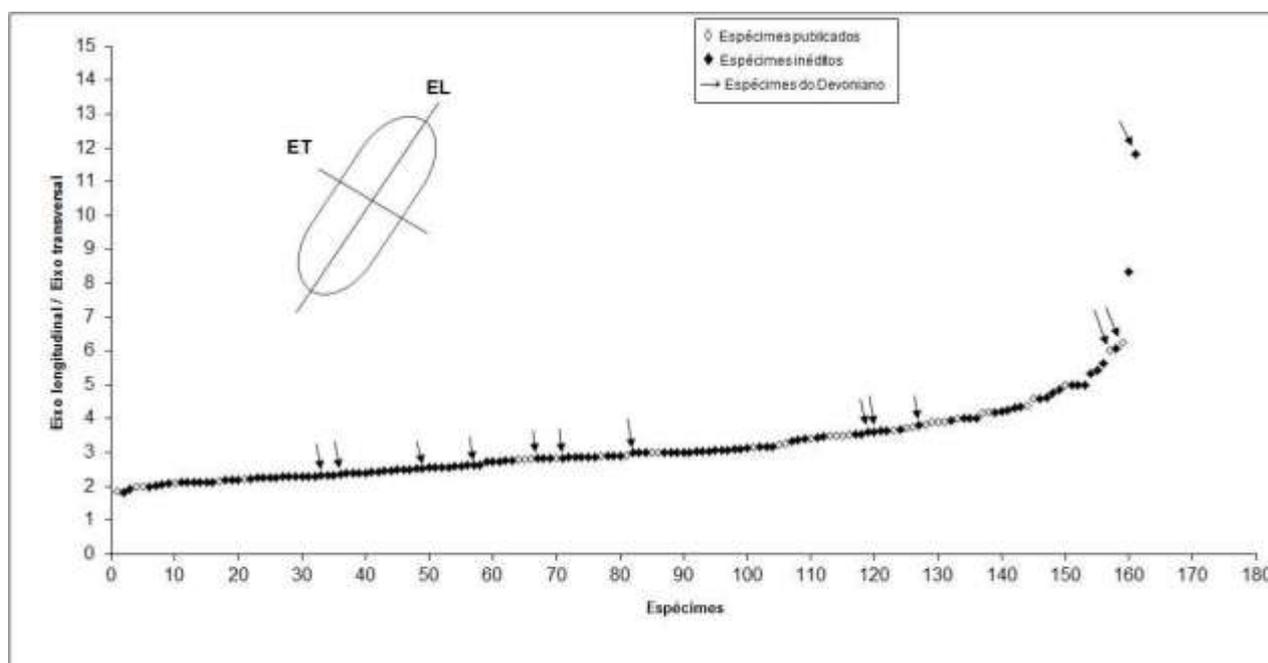


Figura IV.3. Relação entre o eixo longitudinal (EL) e o eixo transversal (ET) em 161 espécimes de vesícula estriada medidos.

Terminações das vesículas

Com relação às terminações, as associações também exibem variações significativas, podendo apresentar terminações em formatos hemisférico, arredondado, acuminado ou obtuso. De acordo com as descrições originais, em *N. multistriata* e *D. tentus* as terminações são arredondadas (Brito & Santos, 1965; Brito, 1965; Hemer & Nygreen, 1967), enquanto em *D. tenuistriatus*, são incluídos também os espécimes que possuem terminações obtusas. Em diversos casos, a análise do material ilustrado permitiu verificar em um mesmo espécime, terminações diferenciadas, podendo compreender desde padrões arredondados a obtusos (ver Figura IV.1C, IV.1F e IV.1H). Exemplos deste tipo de variação também foram documentados em Hemer & Nygreen (1967, est. 2, fig. 17, est. 3, fig. 19), Quadros (2002, est. 2, fig. 14) e Stephenson (2009, est. 2, fig. 5). Em vários casos, esta variação é claramente entendida como resultado de compressão, quando um forte dobramento atinge as extremidades (ver Souza, 1998, fig. 3a; Gutiérrez *et al.*, 1997, fig. 1 e 2). Contudo, espécimes que possuem terminações arredondadas são os mais frequentes, como demonstrado em Quadros (2002, est. 2, fig. 10), Souza & Callegari (2004, est. 2, fig. 16), El Nakhil *et al.* (2002, est. 1, fig. 1-2), e no holótipo de *N. multistriata* (Brito, 1965; est. 1, fig. 3). Outros tipos de terminações são secundárias ou mais raras, considerando o número de registros exibido na figura IV.4. Observando-se a diagnose de Combaz *et al.* (1967) para *Navifusa*, a natureza obtusa das terminações nos impediria de incluir algumas espécies neste gênero. Entretanto, como anteriormente discutido, a espécie do tipo do gênero, *Bion navis*, inclui formas que possuem terminações arredondadas, às vezes mais fusiformes. Isto demonstra que a diagnose genérica de *Navifusa* necessita ser redefinida.

A distinção entre os gêneros *Navifusa* e *Deusilites* com base unicamente nos tipos de terminações parece ser fracamente suportada. A análise quantitativa aqui apresentada revela que poucos espécimes exibem terminações obtusas, às vezes como efeito de compressão diferenciada. Os poucos espécimes que possuem terminações obtusas são aqui considerados como variações intraespecíficas de uma única espécie, uma vez que estas formas foram encontradas associadas com aquelas que possuíam terminações arredondadas ou hemisféricas, representando uma pequena parcela em toda a população considerada. Neste

sentido, entende-se que este caráter não é um elemento diagnóstico para a distinção entre os dois gêneros.

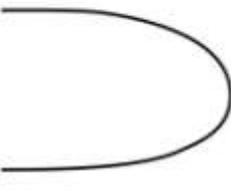
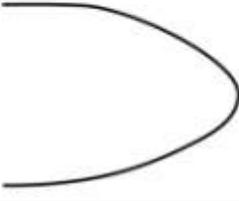
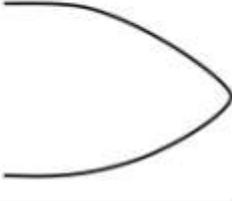
Tipos de terminações	Hemisférica	Arredondada	Arredondada a levemente acuminada	Acuminada a obtusa
Período				
Permiano	–	26	12	6
Carbonífero	3	45	12	4
Devoniano	7	4	5	–

Figura IV.4. Variação na forma das terminações em 124 espécimes de vesículas estriadas de depósitos do Devoniano, Carbonífero e Permiano.

IV.4 Taxonomia

Considerando os comentários anteriormente discutidos, verifica-se a necessidade de emendas para o gênero *Navifusa* e para *Navifusa multistriata*, a fim de amplificar e melhorar suas diagnoses e descrições originais. Além disso, são propostas sinónimas pelas quais sugere-se o abandono do gênero *Deusilites*.

Gênero *Navifusa* Combaz, Lange & Pansart 1967 emend.

Espécie-tipo. *Leiofusa navis* Eisenack 1938 (a partir da descrição original de Combaz *et al.*, 1967), a qual foi transferida para *Navifusa navis* (Eisenack 1938) Combaz *et al.*, 1967; comentários adicionais em Fatka & Brocke, 2008, p. 6).

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinóforos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

Basônimo. *Bion navis* Eisenack 1937, p. 229, est. 16, fig. 8.

Diagnose original (após Combaz *et al.*, 1967, p. 295). *Vesicle ellipsoidal, ± elongate, i.e., of rodlike form with rounded ends and without processes. Wall single-layered; psilate or sculptured.*

Proposta de emenda da Diagnose. Vesícula elipsoidal ± alongada, i.e., em forma de bastão com terminações hemisféricas, arredondas ou acuminadas. Parede com uma única camada, psilada ou esculpurada, sem processos.

Observações. Apenas um caráter foi adicionado à diagnose, uma vez que alguns espécimes exibem terminações levemente acuminadas. A descrição original e a ilustração da espécie-tipo (*Bion navis* de Eisenack, 1937) suportam espécimes com terminações acuminadas.

Sinonímia. *Deusilites* Hemer & Nygreen 1967, p. 188.

***Navifusa multistriata* (Brito 1965) Combaz *et al.*, 1967 emend.**

Basiônimo. *Leiofusa multistriata* Brito 1965, p. 1, est. I, fig. 3.

Estrato-tipo. Formação Cabeças, Devoniano da Bacia do Parnaíba (assinalada anteriormente como Bacia do Maranhão), testemunho PMst-1-MA, # 43, amostra da profundidade 1408-1411 m, Palinozona Q Superior.

Sinonímia.

1965 *Leiofusa* sp., Brito & Santos, p. 8, est. II, fig. 4.

1965 *Leiofusa multistriata* Brito, p. 1, est. I, fig. 3 (holótipo).

1979 *Navifusa multistriata* (Brito) Eisenack *et al.*, 1979, p. 73.

1967 *Deusilites tentus* Hemer & Nygreen, p. 188 e 190, est. 2, figs. 17 e 18; est. 3, fig. 19.

1997 *Deusilites tenuistriatus* Gutiérrez, Césari & Archangelsky, p. 247-249, figs. 1-3.

Registros adicionais.

1974 *Navifusa eisenacki* (*autc. non*) Brito & Santos, in Pöthe de Baldis, est. III, fig. 2.

1975 cf. *Deusilites* sp. (*autc. non*), in Kemp, est. 29.1, fig. 32.

1976 *Navifusa multistriata* (Brito), in Cramer & Díez, p. 76.

1980 *Foveofusa perforata* (*auct. non*) Lele & Chandra, in Lele & Shukla, est. I, fig. 26.

- 1987 *Deusilites tentus* (auct. non) Hemer & Nygreen, in Besems & Schuurman, p. 42, est. 1, fig. 14.
- 1992 *Navifusa* (auct. non), in Daemon *et al.*, est. 19, fig. 111.
- 1993 *Navifusa* sp. (auct. non), in Dias, est. 5, fig. 11 and 15.
- 1993 *Dactylofusa* sp. (auct. non), in Dias, est. 5, fig. 16.
- 1998 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza, p. 316-317, fig. 3a-c.
- 2000 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza *et al.*, est. 1, fig. C.
- 2000 *Navifusa* sp. (auct. non), in Meyer & Marques-Toigo, est. I, fig. 20.
- 2001 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in di Pasquo *et al.*, fig. 4M.
- 2002 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Longhim *et al.*, est. V, fig. 7
- 2002 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Quadros, p. 40-41, est. 1, figs. 7-9, est. 2, figs. 10-14.
- 2002 *Deusilites tentus* (auct. non) Hemer & Nygreen, in El Nakhal *et al.*, est. 1, figs. 1-2.
- 2003a *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in di Pasquo *et al.*, fig. 4S.
- 2003 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza, p. 55, fig. 4h.
- 2003 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza *et al.*, p. 68, est. 5, figs. 11-13.
- 2003 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Veroslavsky *et al.*, fig. 5.11.
- 2004 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza & Callegari, est. 2, fig. 16.
- 2005 *Navifusa* sp. (auct. non), in Cazzulo-Klepzig *et al.*, fig. 8L.
- 2006 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Beri *et al.*, p. 241, fig. 4O.
- 2009 *Deusilites tentus* (auct. non) Hemer & Nygreen, in Stephenson, est. 1, fig. 7 e est. 2, fig. 5.

2010 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Beri *et al.*, p. 424.

2010 *Navifusa* sp. (auct. non), in Perez Loinaze *et al.*, fig. IV.LL.

2010 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Souza *et al.*, p. 78, est. 2, fig. 14.

2011 *Deusilites tenuistriatus* (auct. non) Gutiérrez, Césari & Archangelsky, in Beri *et al.*, est. 1, fig. 12.

Proposta de emenda da diagnose. Vesícula elipsoidal \pm alongada, em formato de bastão a cilíndrico, com terminações hemisférica, arredondadas a acuminadas. Membrana fina (ca. 1-2 μm); parede com camada única, sem processos, escabrada, ornamentada por finas estrias, as quais estão dispostas ao longo do eixo maior, de maneira contínua ou bifurcadas.

Descrição. Vesículas elipsoidais, variáveis no formato, em forma de bastão a cilíndricas, geralmente alongadas, razão comprimento/largura variando entre 1,86(2-5,5)11,83; com terminações hemisféricas a arredondadas até levemente acuminadas, parede com uma única camada, escabrada, ornamentada por finas estrias (< 1,5 μm de largura), desenvolvidas paralelamente ao eixo maior, de maneira contínua ou bifurcadas. Não foi observado mecanismo de excistamento.

Dimensões (em 78 espécimes) (Tabela IV.3). Largura 68 – 332,60 μm ; Comprimento 15 – 126,40 μm .

Comparações. Em *Navifusa bacilla* a superfície de alguns espécimes pode apresentar-se como finamente granulada, onde os grânulos estão alinhados longitudinalmente demonstrando um efeito de “pseudoestria” sob aumentos reduzidos; contudo não são consideradas como estrias verdadeiras.

Considerações. *Navifusa eisenacki* apresentada por Pöthe de Baldi (1974) possui membrana irregularmente arranjada com grânulos. A análise das ilustrações permite a observação de estruturas semelhantes à estrias, organizada ao longo do eixo longitudinal, caráter diagnóstico de *Navifusa multistriata*. As fotomicrografias apresentadas por Lele & Shukla (1980) para *Foveofusa perforata* não possuem boa qualidade capaz de evidenciar características morfológicas detalhadas; além disso, não há descrição. Com relação às terminações, as associações também demonstram variações significativas, apresentando extremidades hemisféricas, arredondadas, acuminadas ou obtusas; contudo, encontra-se com

maior frequência espécimes com terminações arredondadas. Efeitos de preservação e/ou compressão na membrana podem gerar aspecto de descontinuidade, interrupções ou cruzamento às estrias.

Descrição do holótipo (a partir de novas observações realizadas): vesícula elipsoidal, \pm alongada, em forma de bastão a cilíndrica, 250 μm de comprimento e 40 μm de largura, com terminações hemisféricas, parede fina ($\pm 1 \mu\text{m}$), com uma única camada, sem processos, ornamentada por finas estrias, as quais estão dispostas ao longo do eixo maior, continuamente ou bifurcada. Grânulos podem ocorrer na parede, associados ou não com as estrias. O holótipo foi refotografado (figura IV.5).

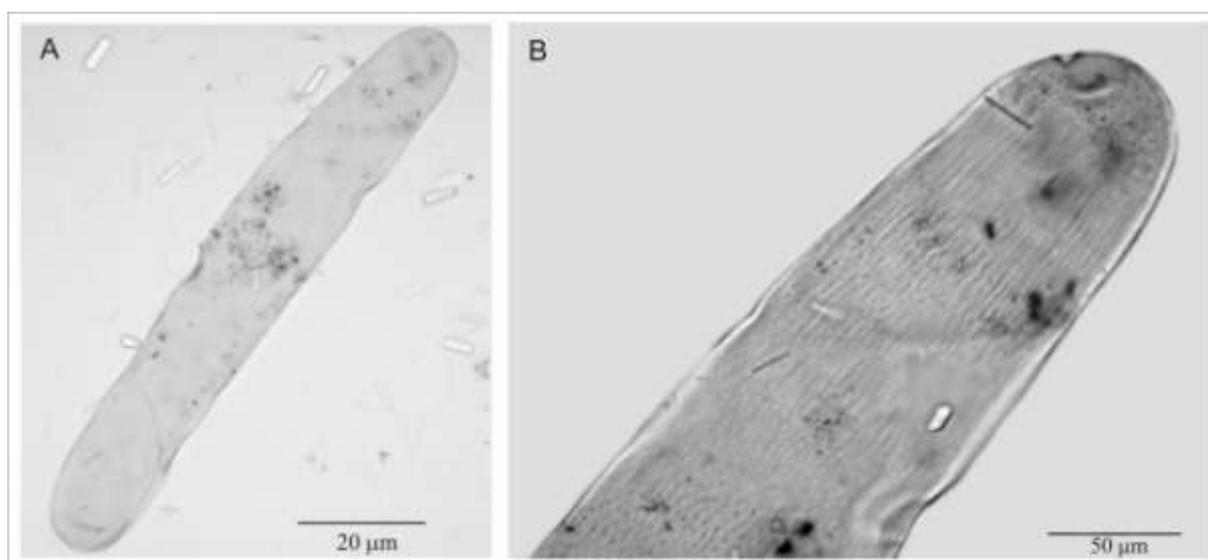


Figura IV.5. Novas ilustrações do holótipo de *N. multistriata* (Brito) Combaz *et al.*, 1967, mostrando detalhes da ornamentação da parede (Poço PMst-1-MA, # 43, amostra 1408-1411 m de profundidade, depositado no DNPM-RJ).

Distribuição Estratigráfica.

Devoniano. Bacia do Parnaíba no **Brasil** (*Formação Cabeças*: Brito & Santos, 1965; Brito, 1965; *Formação Pimenteiras*: Trindade, 2010); Bacia do Paraná no **Brasil** (*Formação Ponta Grossa*: esta contribuição); **Espanha** (Cramer & Díez, 1976); **Paraguai** (Pöthe de Baldis, 1974; pl. III, fig. 2).

Mississipiano: **Arábia** (Hemer & Nygreen, 1967).

Pennsylvaniano – Permiano. Bacia do Paraná no **Brasil** (*Subgrupo Itararé*: Kemp, 1975; Daemon *et al.*, 1992; Dias, 1993; Souza, 1996; Souza, 1998; Souza, 2000; Souza *et al.*, 2000; Callegari, 2001; Longhim *et al.*, 2002; Quadros, 2002; di Pasquo *et al.*, 2003a; Souza, 2003; Souza *et al.*, 2003; Souza & Callegari, 2004; Souza *et al.*, 2010 - *Formação Rio Bonito*: Meyer & Marques-Toigo, 2000; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 2005; Longhim, 2007, esta contribuição (tabela 1-H) - *Formação Palermo*: esta contribuição (tabela 1-I); **África** (Stephenson, 2009); **Arábia** (Besems & Schuurman, 1987; El Nakhal *et al.*, 2002); **Argentina** (Vergel, 1991; Gutiérrez, Césari & Archangelsky, 1997; di Pasquo, 1999; di Pasquo, Azcuy & Starck, 2001); **Austrália** (Apak & Backhouse, 1999; Stevens & Apak, 1999; Eyles *et al.*, 2001); **Índia** (Lele & Shukla 1980); **Paraguai** (Perez Loinaze *et al.*, 2010); **Uruguai** (Verolavsky *et al.*, 2003; Beri *et al.*, 2006; Beri *et al.*, 2010, 2011).

IV.5 Discussão

O estudo de elementos microplanctônicos recuperados em lâminas palinológicas necessita, como regra, de uma análise aprofundada do significado taxonômico dos caracteres morfológicos selecionados como diagnósticos, considerando a natureza artificial da classificação para microfósseis de parede orgânica. No geral, feições como dimensões relativa ou absoluta, presença ou ausência de elementos ornamentais, assim como sua natureza e distribuição, além da espessura relativa da parede, podem ser utilizados para distinguir a maioria dos táxons relacionados às vesículas paleozóicas, de acordo com o critério de observação ou mesmo com relação à quantidade de informação fornecida na diagnose original.

As atribuições taxonômicas podem variar, com forte grau de subjetividade de autor para autor, o que pode ser resultado ainda das diferenças relacionadas à idade dos espécimes. Como consequência, as inferências bioestratigráficas, paleogeográficas, estratigráficas e paleoecológicas podem ser comprometidas.

Variações morfológicas, preservação e status taxonômico

As análises das diagnoses de algumas das espécies de *Navifusa* indicam que muitas destas foram inferidas com base em pequenas variações no tamanho e/ou no formato da vesícula, assim como na ornamentação. Em vários casos, poucos espécimes foram estudados para fins taxonômicos.

De acordo com Playford (1977), pouco ou nenhum esforço foi realizado a fim de documentar as alterações morfológicas, especialmente aquelas medidas que poderiam indicar variações intraespecíficas. Considerando que vesículas naviformes estriadas são especialmente abundantes nas amostras aqui selecionadas, o exame ao microscópio óptico permitiu a análise e medições exaustivas de inúmeros espécimes. As variações verificadas parecem ser contínuas, tanto em relação à forma da vesícula quanto na forma das extremidades. Outras variações refletem diretamente o estado de preservação, seja de espécimes recuperados a partir de uma mesma amostragem ou oriundos de diferentes materiais. Este trabalho está de acordo com estas idéias de Playford (1977) e, no geral, acredita-se que os dados apresentados aqui refletem variações intraespecíficas e, possivelmente, diferentes estágios ontogenéticos da mesma espécie, resultando na convergência de diferentes espécies em uma única espécie.

De acordo com Guy-Ohlson (1996), diferenças e variações encontradas entre diferentes estágios do desenvolvimento (ficoma e estágio móvel) em algas atuais, tais como tamanho e superfície de ornamentação, aparentemente refletem o estágio ontogenético documentado no registro fossilífero. Nos espécimes fósseis, estas variações morfológicas também podem refletir características relacionadas à preservação. Estas observações levaram aquele autor a sugerir que ao invés de existirem diferentes espécies, deveria haver de fato diversos morfotipos que podem pertencer a diferentes espécies.

Um exemplo significativo desta hipótese foi demonstrado por Gonzáles (2009), o qual considerou diversas espécies do gênero *Maranhites* Brito 1965 como diferentes

estágios ontogenéticos da mesma espécie, conforme modelo proposto por Daemon *et al.* (1967). Após estes últimos autores, diversos táxons foram sugeridos para este gênero com base nas variações observadas na porção marginal dessas esferas: *Maranhites perplexus* Wicander & Playford 1985, *M. insulatus* Burjack & Oliveira 1989, *M. lobulatus* Burjack & Oliveira 1989, *M. magnus* Burjack & Oliveira 1989 e *M. primus* Burjack & Oliveira 1989. A proposta de Gonzáles (2009) pode ser corroborada pelo fato que todas estas espécies foram registradas no mesmo estrato (Burjack & Oliveira, 1989; Ottone, 1996; Gonzáles *et al.*, 2004), evidenciando comporem a mesma associação. Desta forma, todos os táxons acima mencionados são relativos a variações ontogenéticas da primeira espécie atribuída a *Maranhites*: *M. mosessi* (Sommer) Brito 1967b emend. González.

O predomínio de um ou outro tipo morfológico é entendido aqui como um caráter intraespecífico. Por outro lado, pode ser relacionado às condições paleoambientais ótimas, tais como salinidade ou temperatura, tema que pode ser estudado em detalhe em pesquisas futuras. Fatka & Brocke (2008), baseados na análise de material devoniano da República Tcheca, verificaram grande variação no tamanho dos espécimes referidos a *Navifusa bacilla* (Deunff, 1955) Playford 1977. A partir da análise de mais de trezentos espécimes bem preservados, os autores detectaram uma grande variação morfológica deste táxon, seja em associações da mesma amostra ou originadas de amostragens distintas. Os autores observaram uma transição evidente, de espécimes relativamente mais compridos e finos para formas mais curtas e amplas, o que foi interpretado como resposta às modificações ecológicas causadas por mudanças no nível relativo do mar, o que por sua vez representa uma variação ecofenótipa.

O formato geral das vesículas aqui analisadas, correspondente a material já publicado ou inédito, é extremamente diversificado, compreendendo formas mais ou menos esféricas a corpos cilíndricos (ver Figura IV.3), tal como demonstrado pelas medições realizadas entre os eixos mais longo e curto dos 161 espécimes estudados. Esta proporção apresentou variação entre 1,86 e 8,33, independente da proveniência (idade, bacia), incluindo variações dentro de uma mesma associação. Naqueles espécimes onde a razão entre os eixos mais longo/curto é relativamente menor, isto é, as vesículas são menos cilíndricas, as extremidades são consideradas amplas, como resultado natural de uma tendência geométrica (Souza, 1998, fig. 3c). Por outro lado, nos casos em que esta razão ultrapassa 2,5, observou-se uma clara tendência a diversos tipos de extremidades, com o predomínio do tipo arredondado. Parece ser arbitrário estabelecer uma linha divisória entre estas razões a fim de

distinguir morfotipos, permitindo-nos assumir então, que este caráter constitui uma ampla variação intraespecífica nestes tipos de vesículas.

Outro ponto extremamente importante a analisar é o grau de preservação das vesículas, tanto com relação à sua forma geral quanto aos diferentes graus de fragilidade em vários componentes morfológicos dentro de um mesmo espécime. Em vários casos, as extremidades, num mesmo espécime, podem ser arredondadas em um dos lados e levemente obtusa no lado oposto. Ocorrem também vários sinais de dobramento como resultado direto de compressão diferencial das extremidades. Diversos exemplos disto foram verificados na literatura como Gutiérrez *et al.* (1997, figs. 1-3), assim como nas amostras aqui analisadas. Alguns espécimes exibiram terminações obtusas, não demonstrando sinais de dobramento ou efeitos de compressão associados. Esta amostragem constitui uma pequena fração dentro do espectro de espécimes estudados, oriundos de diferentes idades, não constituindo um morfotipo predominante, nem sendo associados a alguma idade ou material (litofácies ou bacia) específicos, tendo sido aqui considerado como extremos em termos de variação intraespecífica, não justificando desta forma um caráter taxonômico distintivo.

A caracterização da estria é um tema relevante na análise tafonômica. A observação do tamanho das estrias ao longo do eixo mais longo, a proximidade entre elas, assim como sua espessura, são interpretadas como sendo diretamente relacionadas à preservação da vesícula. Em vários casos, a identificação de uma parede estriada é somente possível sob aumento de 1000x. Adicionalmente, é possível identificar em um mesmo espécime áreas onde as estrias têm melhor preservação, enquanto em outras regiões não há traços de nenhum tipo de ornamentação (Dias, 1993, est. 5, fig. 15; Souza, 2003, fig. 4h; este trabalho, figs. IV.1A, IV. 1B e IV.1C).

IV.6 Distribuição estratigráfica

Todos os comentários estratigráficos e paleobiogeográficos estão conforme a nova proposta taxonômica para *N. multistriata*.

A Formação Cabeças, onde está localizado o estrato-tipo de *N. multistriata*, na Bacia do Parnaíba (Brito, 1965), está atualmente posicionada entre o Emsiano ao Fameniano. Esta idade está de acordo com os novos registros documentados para a Formação Pimenteiras, unidade correlata à Formação Cabeças, datada do Eifeliano ao Fameniano, na mesma bacia. Na Bacia do Paraná, esta espécie é registrada na Formação Ponta Grossa, de idade entre o Emsiano ao Fameniano (este trabalho). A Formação La Vid, nas montanhas Leonese Cantabrian, Espanha, onde esta espécie também foi registrada (Cramer & Díez, 1976), é datada como Emsiano ao Couviniano (Eifeliano).

D. tentus, originalmente descrito para estratos do Mississipiano da Plataforma Arábica (Hemer & Nygreen, 1967), foi também registrado entre o Pensilvaniano Superior ao Permiano Inferior de Omã (Besems & Schuurman, 1987), Iêmen (El Nakhal *et al.*, 2002) e para o Pensilvaniano Superior da Namíbia (Stephenson, 2009).

D. tenuistriatus têm sido frequentemente registrado em estratos da América do Sul, especialmente em depósitos do intervalo Permo-Carbonífero na Bacia do Paraná, na Argentina, Uruguai e Austrália. Apesar da incerteza com relação ao posicionamento estratigráfico das amostras originalmente estudadas por Hemer & Nygreen (1967), tal como notado por Nakhal *et al.* (2002, p. 225), o novo registro de espécimes previamente referidos a *Deusilites* na Formação Pimenteiras da Bacia do Parnaíba (M.A. Carvalho & V. Trindade, comunicação pessoal, 2009), estende a distribuição estratigráfica do gênero ao Devoniano Superior, sobrepondo-se a distribuição de *N. multistriata*.

Desta forma, a distribuição estratigráfica de *N. multistriata*, compreendendo os sinônimos juniores aqui considerados, é atribuída entre o Devoniano Inferior ao Permiano Inferior. Nas bacias gondwânicas, esta espécie ocorre com maior frequência em rochas do Pensilvaniano e do Permiano Inferior, a maioria das quais relacionada ao evento glacial do Permo-Carbonífero. Registros anteriores ao Pensilvaniano são mais escassos.

Observa-se que *N. multistriata* possui uma ampla distribuição estratigráfica, restringindo seu uso para fins bioestratigráficos. Contudo, Apak & Backhouse (1999) reconheceram uma Associação “*Deusilites tenuistriatus*” em rochas do Barbwire Terrace

(Formação Reeves, Bacia de Canning), porção ocidental da Austrália, a qual é caracterizada pela ocorrência abundante deste táxon dentro um intervalo associado a condições glacio-marinhas. Conforme os autores, as características da Formação Reeves permitem a interpretação de um sistema marinho de águas rasas, demonstrando, desta forma, que esta unidade (Associação *Deusilites tenuistriatus*) reflete claramente um controle ecológico.

IV.7 Paleocologia

Como discutido por Gutiérrez *et al.* (1997) e Souza (1998), existem algumas discrepâncias envolvendo a natureza marinha das espécies relacionadas ao gênero *Deusilites* na América do Sul. Para os primeiros autores, *D. tenuistriatus* é um componente de associações continentais dominadas por grãos de pólen e esporos, em co-ocorrência com escassos elementos de água doce ou baixa salinidade, tais como *Botryococcus* e *Leiosphaeridia*.

A re-análise da lâmina do holótipo de *N. multistriata* (Brito & Santos, 1965; Brito, 1965), revelou a ausência de esporomorfos e presença de poucos elementos microplancetônicos (*Tasmanites*). Conforme Brito & Santos (1965) e Brito (1965), *N. multistriata* ocorre nas palinozonas devonianas P e Q superior, nas quais foram registradas novas espécies de *Leiofusa* (*L. cylindria*, *L. striata*, *L. bispinosoides*), além de *Pseudolunulidia imperatrizensis*.

Espécimes oriundos do Devoniano da Bacia do Parnaíba ocorrem associados a esporos e algas do gênero *Quadrisporites* (Hennelly) Potonié & Lele 1961 (M.A. Carvalho & V. Trindade, comunicação pessoal, 2009). De acordo com as contribuições mais recentes em relação à análise estratigráfica da Bacia do Parnaíba (Vaz *et al.* 2007), as unidades devonianas onde *N. multistriata* ocorre (formações Pimenteirias e Cabeças), foram depositadas em ambientes plataformais rasos, sob influência de marés e tempestades, a ambientes estuarinos. A última unidade é considerada como periglacial.

No material estudado, advindo da Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná, *N. multistriata* está associada a elementos marinhos, tais como quitinozoários, acritarcos (*Micrhystridium* e *Veryhachium*), com porcentagens significativas de esporos, especialmente do gênero *Grandispora* Hoffmeister *et al.*, 1955 emend. McGregor, 1973.

Estas informações estão de acordo com a interpretação de um paleoambiente marinho raso, proximal, tal como é considerado para esta unidade por Milani *et al.* (2007).

Os registros de *D. tentus* na Plataforma Arábica em Omã são associados à percentuais variáveis de esporómorfos e de *Botryococcus* (Besems & Schuurman, 1987). Por outro lado, aquela espécie está melhor representada nos depósitos estudados por El Nakhhal *et al.* (2002) no Iêmen, os quais são considerados como corpos lacustres, situados distalmente aos *glaciers*.

A Associação *D. tenuistriatus* da Bacia de Canning foi interpretada como relacionada a depósitos marinhos e continentais. Para Apak & Backhouse (1999), a ausência de elementos caracteristicamente marinhos naqueles depósitos, tais como acritarcos espinhosos, não deve restringir a natureza marinha destas rochas. Conforme aqueles autores, a Formação Reeves, onde esta associação é registrada, reflete fácies marinhas rasas, provavelmente representando tratos de sistema de mar baixo.

D. tentus foi registrado em diamictitos nos folhelhos do Membro Ganigobis, Grupo Dwyka, na Namíbia (Stephenson, 2009). O intervalo desta ocorrência (“Sequência de Deglaciação 2” ou DS2) foi interpretado como predominantemente marinho ou subaquático, com registros abundantes de icnofósseis e macrofósseis marinhos na porção superior da sequência. Contudo, não há informação da ocorrência de *D. tentus* nos níveis mais superiores, os quais contêm associações palinológicas progressivamente menos diversificadas (Stephenson, 2009). No Uruguai, *D. tenuistriatus* ocorre em amostras de litologias pelíticas, provavelmente constituintes de paleoambientes glácio-marinhos, em associação a acritarcos do gênero *Micrhystridium*, nas formações San Gregório (Beri *et al.*, 2006) e Cerro Pelado (Beri *et al.*, 2010), ambas datadas como Permiano Inferior.

Na Bacia do Paraná, Brasil, *Navifusa multistriata* (como proposto aqui) foi registrada em associação com acritarcos, tais como *Micrhystridium*, *Veryhachium*, *Baltisphaeridium* (Subgrupo Itararé, Dias, 1993); *Tasmanites* (Dias, 1993; Quadros, 2002; Souza & Callegari, 2004) e *Micrhystridium*, *Veryhachium* (Subgrupo Itararé e Formação Palermo, esta contribuição). Estes elementos microplanctônicos geralmente ocorrem em reduzidas quantidade e diversidade. Este táxon ocorre, em número significativo, em horizontes comumente interpretados como de origem marinha, contendo foraminíferos (Souza *et al.*, 2003) e pelecípodes (di Pasquo *et al.*, 2003b), associados a episódios glaciais do Subgrupo Itararé.

IV.8 Paleobiogeografia

A distribuição estratigráfica dos registros das formas relacionadas à espécie *N. multistriata* nos períodos Devoniano, Carbonífero e Permiano pode ser visualizada na figura IV.6, enquanto informações de registros prévios são apresentadas na tabela IV.1. Nota-se que esta espécie possui ocorrência restrita às bacias gondwânicas. No Devoniano, tal forma está restrita à América do Sul, nas bacias do Paraná e Parnaíba. Para este período, apenas um registro peri-Gondwânico foi documentado na Espanha (Cramer & Díez, 1976). É notável mencionar que, para esta última ocorrência, *N. multistriata* é apenas citada dentro de uma lista que inclui todos os taxa da Formação La Vid, sem ilustração ou descrição, em associação com diversas espécies de acritarcos e prasinofíceas.

Navifusa multistriata possui maior distribuição paleogeográfica durante o Pensilvaniano, com registros na Austrália, Plataforma Arábica, África, Índia e América do Sul (Argentina e Brasil), em depósitos marinhos e costeiros, relacionados ao evento glacial do Gondwana. Estes registros indicam uma maior preferência desta espécie para condições climáticas frias, onde a maioria dos espécimes exibiu dimensões visivelmente mais curtas, embora a razão entre os eixos transversal/longitudinal, de maneira geral, não demonstre diferença dos espécimes oriundos do Devoniano e Permiano.

Registros permianos são mais raros, restritos à América do Sul (Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai) e Plataforma Arábica. A maioria destas ocorrências ainda está associada ao evento glacial, cuja duração é até o Cisuraliano (Sakmariano/Artinskiano). Na Bacia do Paraná, o Subgrupo Itararé é a unidade que compreende mais registros, considerado como Kasimoviano a Sakmariano. No Uruguai, a espécie ocorre na Formação San Gregorio, a qual é lateralmente correlata ao Subgrupo Itararé. As unidades suprajacentes, formações Rio Bonito e Palermo documentam condições pós-glaciais. Os registros de *N. multistriata* nestas unidades são escassos (Cazzulo-Klepzig *et al.*, 2005; Longhim, 2007; esta contribuição).

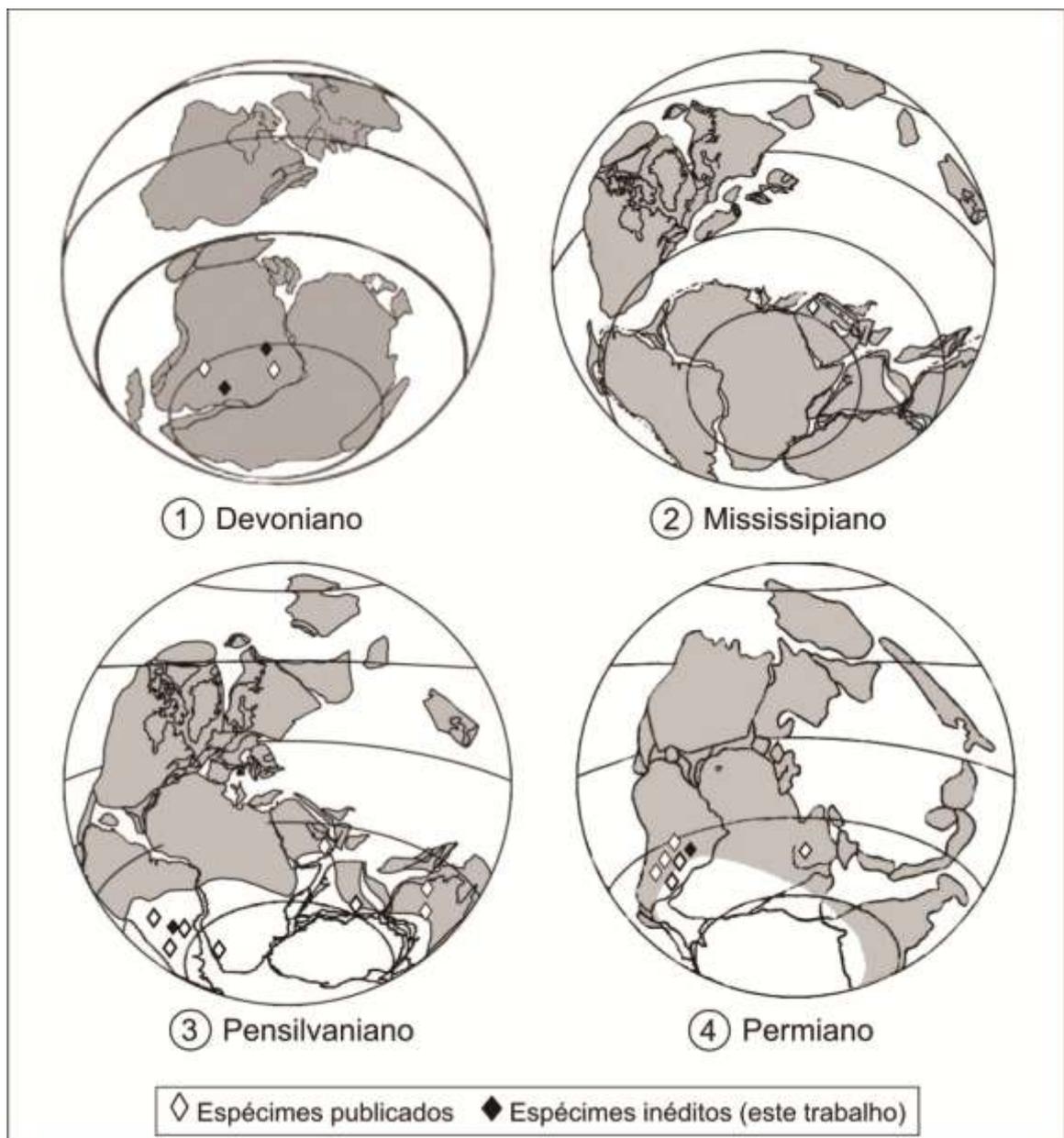


Figura IV.6. Distribuição estratigráfica e paleogeográfica de espécies referidas a *N. multistriata* no Devoniano, Carbonífero e Permiano (paleogeografia baseada em Torvisk & Cocks, 2004).

IV. 9 Conclusões

O novo gênero *Navifusa* Combaz *et al.*, 1967, proposto para acomodar vesículas alongadas com ou sem ornamentação na superfície, revelou algumas problemáticas taxonômicas, com implicações paleogeográficas e bioestratigráficas. Dentro deste gênero, *N. multistriata* é a única espécie a possuir um tipo de ornamentação constituída por estrias longitudinais. Neste trabalho foi realizada a avaliação deste gênero e do gênero *Deusilites* Hemer & Nygreen 1967, que apresentou características morfológicas muito semelhantes. A base de distinção das espécies de *N. multistriata* e de *Deusilites* foi a análise detalhada dos caracteres morfológicos como estrias, espessura da parede, dimensões (incluindo razão entre os eixos) e a forma das terminações.

Novos estudos realizados em espécimes gondwânicos têm demonstrado uma grande variação na morfologia destas vesículas estriadas dentro de uma mesma amostragem sugerindo relações biológicas muito próximas entre os espécimes. As variações verificadas parecem ser contínuas, tanto em relação à forma da vesícula quanto na forma das extremidades. Outras variações refletem diretamente o estado de preservação, seja de espécimes recuperados a partir de uma mesma amostragem ou oriundos de diferentes materiais. Acredita-se que os dados apresentados aqui refletem variações intraespecíficas e, possivelmente, diferentes estágios ontogenéticos da mesma espécie, resultando na convergência de diferentes espécies em uma única espécie.

Outro ponto extremamente importante analisado é o grau de preservação das vesículas, tanto com relação à sua forma geral quanto aos diferentes graus de fragilidade em vários componentes morfológicos dentro de um mesmo espécime.

São propostas emendas para o gênero *Navifusa* e para *Navifusa multistriata*, a fim de amplificar e melhorar suas diagnoses e descrições originais, sugerindo-se o abandono do gênero *Deusilites*.

Desta forma, a distribuição estratigráfica de *N. multistriata*, compreendendo os sinônimos juniores aqui considerados, é atribuída entre o Devoniano Inferior ao Permiano Inferior. Nas bacias gondwânicas, esta espécie ocorre com maior frequência em rochas do Pensilvaniano e do Permiano Inferior, a maioria das quais relacionada ao evento glacial do Permo-Carbonífero. Registros anteriores ao Pensilvaniano são mais escassos.

No material inédito estudado, advindo da Formação Ponta Grossa, Devoniano da Bacia do Paraná, *N. multistriata* está associada a elementos marinhos e esporos, informações que corroboram a interpretação de um paleoambiente marinho raso, proximal, tal como é considerado para esta unidade por Milani *et al.* (2007).

Na Bacia do Paraná, Brasil, *N. multistriata* foi registrada em associação com acritarcos, elementos microplanctônicos geralmente ocorrem em reduzidas quantidade e diversidade. Este táxon ocorre, em número significativo, em horizontes comumente interpretados como de origem marinha, contendo foraminíferos (Souza *et al.*, 2003) e pelecípodes (di Pasquo *et al.*, 2003b), associados a episódios glaciais do Subgrupo Itararé.

Navifusa multistriata possui maior distribuição paleogeográfica durante o Pensilvaniano, com registros na Austrália, Plataforma Arábica, África, Índia e América do Sul (Argentina e Brasil), em depósitos marinhos e costeiros, relacionados ao evento glacial do Gondwana. Estes registros indicam uma maior preferência desta espécie para condições climáticas frias, onde a maioria dos espécimes exibiu dimensões visivelmente mais curtas, embora a razão entre os eixos transversal/longitudinal, de maneira geral, não demonstre diferença dos espécimes oriundos do Devoniano e Permiano.

Registros permianos são mais raros, restritos à América do Sul (Argentina, Brasil, Paraguai e Uruguai) e Plataforma Arábica. Na Bacia do Paraná, Subgrupo Itararé é a unidade que compreende mais registros. No Uruguai, a espécie ocorre na Formação San Gregorio, a qual é lateralmente correlata ao Subgrupo Itararé.

CAPÍTULO V. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOGEOGRÁFICA DO GÊNERO *PORTALITES* HEMER & NYGREEN 1967

Este capítulo apresenta uma avaliação das vesículas de forma arredondada, sem processos ou ornamentações pronunciadas e parede relativamente espessa que ocorrem nos carvões e níveis associados do Gondwana. Os gêneros selecionados para o estudo são *Arabispheera* Hemer & Nygreen 1967, *Portalites* Hemer & Nygreen 1967 e *Spongocystia* Segroves 1967. Foi realizada uma análise taxonômica detalhada destas vesículas, destacando características morfológicas tais como, estrutura, espessura e ornamentação da parede, presença e quantidade de poros e diâmetro das vesículas. É apresentada uma revisão e nova proposta taxonômica.

1. Considerações gerais
2. Análise taxonômica: estratificação, ornamentação e espessura da parede, poro e diâmetro das vesículas
3. Taxonomia
4. Paleobiogeografia
5. Conclusões

CAPÍTULO V. ANÁLISE TAXONÔMICA, BIOESTRATIGRÁFICA E PALEOGEOGRÁFICA DO GÊNERO *PORTALITES* HEMER & NYGREEN 1967

V.1 Considerações gerais

Vesículas de forma arredondada, sem processos ou ornamentações pronunciadas e parede relativamente espessa (entre 2 e 8 μm) ocorrem com relativa abundância, em carvões e níveis associados do Gondwana, atribuídas a *Arabisphaera* Hemer & Nygreen 1967, *Portalites* Hemer & Nygreen 1967 ou *Spongocystia* Segroves 1967. Em Hemer & Nygreen (1967) dois novos gêneros foram descritos a partir de depósitos perigondwânicos da Arábia Saudita. *Arabisphaera* Hemer & Nygreen 1967 inclui microfósseis de parede orgânica de contorno circular, parede espessa, dividida em uma porção interna mais fina que a porção externa, contendo um ou mais poros. *Portalites* Hemer & Nygreen 1967 inclui microfósseis de parede orgânica de contorno circular a oval, parede espessa, com uma porção mais espessada contendo um poro circular a partir do qual se estende um canal, característica exclusiva do gênero. Segroves (1967) descreveu o gênero *Spongocystia* com base em material do Permiano da Austrália, para microfósseis aparentemente sem qualquer mecanismo de deiscência, esferoidais a subesferoidais, de parede orgânica muito fina na porção interna, rodeada por uma porção externa mais espessa, de cor escura e com aparência esponjosa. Dentre esses gêneros, *Portalites* possui maior número de citações e espécies. Além da espécie tipo, *P. confertus* Hemer & Nygreen 1967, outras duas espécies foram posteriormente descritas: *P. gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 e *P. baculus* Gutiérrez & Césari 1988, com base em material do Brasil e da Argentina, respectivamente.

A análise dos caracteres diagnósticos desses táxons revelou a necessidade do estudo comparativo dos três gêneros, uma vez que dividem caracteres comuns como já observados por diversos autores (Nahuys *et al.*, 1967; Burjack, 1976; Dias-Fabrizio, 1980; Picarelli, 1986; Gutiérrez & Césari, 1988). Os gêneros foram erigidos no mesmo ano, com ausência de comparações entre os mesmos pelos proponentes, estando assim sujeitos a duplicidade taxonômica. Além disso, as espécies atribuídas a esses gêneros têm posição sistemática indefinida, uma vez que sua natureza biológica é desconhecida. Foram alocadas no Grupo

Acritarcha (Hemer & Nygreen, 1967; Segroves, 1967; Nahuys *et al.*, 1968; Tappan, 1980), *Incertae sedis* (Gutiérrez & Césari, 1988), ou atribuídas a esporos de fungo (Traverse, 2008; Elsik, 1996). Neste capítulo são apresentados os resultados da análise morfológica detalhada dos gêneros mencionados, com novas proposições taxonômicas. Os significados estratigráfico e paleogeográfico das espécies são reavaliados com base nas ocorrências registradas na literatura e no exame direto de lâminas contendo espécimes bem preservados, especialmente das unidades permocarboníferas do Gondwana Ocidental.

Para este estudo, além de lâminas previamente depositadas nas coleções institucionais (LPMMT- IG/UFRGS; IG SMA-SP), relativas a amostras provenientes dos níveis de carvão de Candiota e Quitéria, Formação Rio Bonito, no Estado do Rio Grande do Sul, foram confeccionadas novas lâminas de material antecipadamente selecionado (Tabela V.1).

Tabela V.1. Lista de lâminas analisadas no estudo do gênero *Portalites*, de acordo com sua procedência estratigráfica (lâminas designadas como MP-P estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, na Universidade Federal do Rio Grande do Sul, IGeo/UFRGS).

Localidades	Material	Lâmina Palinológica
Candiota, RS	Camada Superior (CS) - Carvão	MP-P 6971
	Camada Inferior (CI2) - Carvão	MP-P 6972
	Camada Inferior (CI4) - Carvão	MP-P 6975
	Banco Louco (BL) - Carvão	MP-P 7546
	Banco Louco (BL) - Carvão	MP-P 7547
	2320 Candiota - Carvão 4 (CRM)	MP-P 6973
	2320b Candiota - Carvão 4	MP-P 6974
Quitéria Pantano Grande, RS	Afloramento Quitéria	MP-P 6197
		MP-P 6198
		MP-P 6199
		MP-P 6200
		MP-P 6201

V.2 Análise taxonômica

Na análise morfológica e taxonômica, os caracteres diagnósticos considerados na comparação das espécies em estudo compreendem: a natureza (estratificação e ornamentação) e espessura da parede, a presença e quantidade de poros, bem como o tamanho das vesículas, analisados separadamente a seguir.

V.2.1 Parede

Estratificação

Em todas as descrições das espécies atribuídas aos gêneros citados, os autores descreveram uma parede dividida em duas camadas, sendo a externa, a mais espessa, com ou sem elementos ornamentais. A observação dessa estratificação é prejudicada em microscopia óptica, em virtude da espessura e da constituição da parede que é nitidamente não homogênea e densa. A observação e a análise em microscopia óptica e microscopia eletrônica de varredura não permitem confirmar qualquer diferenciação da parede dessas vesículas em duas camadas.

Em muitos casos verifica-se a parede comportando anéis concêntricos, caráter que é aqui interpretado como efeito diferencial de foco em microscopia óptica (figura V.1). Em raros exemplares é possível individualizar feições de uma parede basal mais fina, não contínua lateralmente, o que deve refletir o caráter irregular da parede. Em um espécime, preliminarmente atribuído a *P. gondwanensis*, somente com o auxílio da microscopia eletrônica de varredura foi possível identificar que se trata de uma parede não estratificada (Figura V.2). No caso do espécime ilustrado, a parede é heterogênea e não compacta, contendo espaços vazios subordinados, de forma e tamanho variados, com aparência geral “esponjosa”.

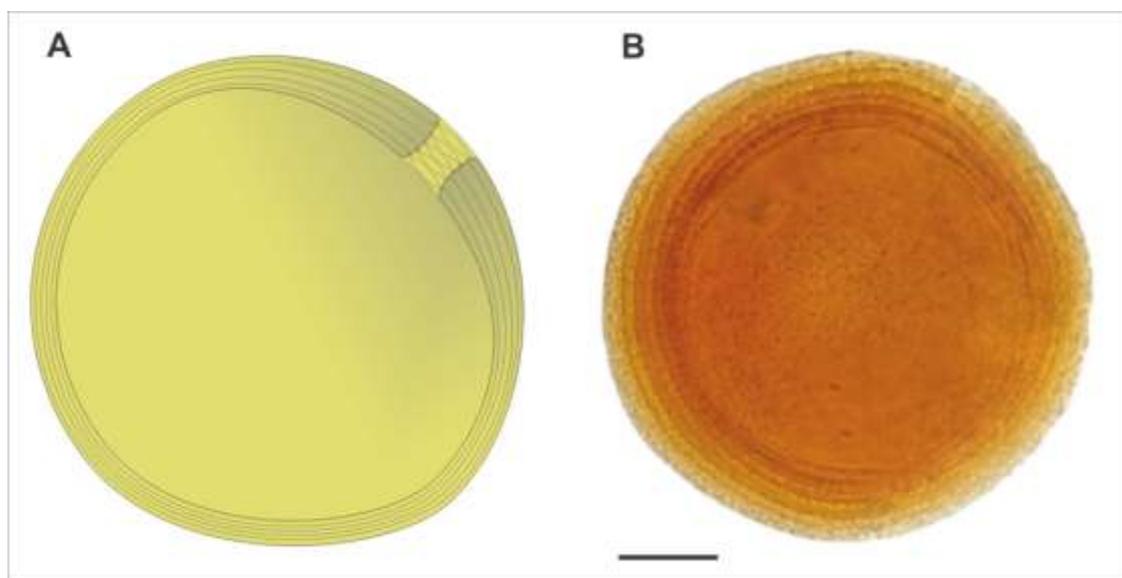


Figura V.1 Estrutura da parede no gênero *Portalites*, comportando anéis concêntricos, caráter aqui interpretado como efeito diferencial de foco em microscopia óptica. **A.** Desenho esquemático. **B.** MP-P 6974, E.F. D34. A lâmina referente à ilustração **B** está depositada no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μm .

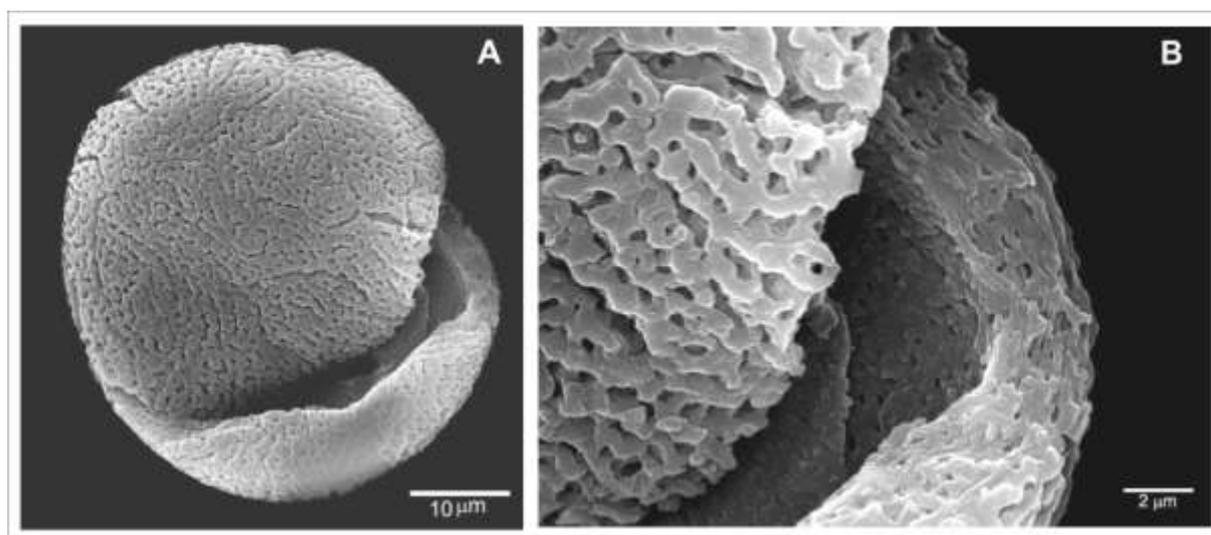


Figura V.2. Espécime referente a *Portalites gondwanensis* observado em microscopia eletrônica de varredura, destacando a estrutura da parede. **A.** Parede não estratificada, heterogênea e não compacta. **B.** Detalhe da estrutura. Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul.

Ornamentação

A espécie *Portalites confertus* foi descrita como comportando uma superfície micro granulada com ocasionais grânulos maiores. Os dois exemplares ilustrados originalmente não permitem constatar essas feições, seja pela qualidade da imagem ou por se tratar de estruturas de tamanho reduzido. O gênero *Arabisphaera* foi descrito como contendo parede lisa. A aparência baculada ou punctada e a presença de “*structural rods*” foram interpretadas pelos autores proponentes como pseudo-ornamentação, resultado de corrosão; todos os espécimes ilustrados das duas espécies do gênero apresentam parede externa com o mesmo padrão. Esses elementos são aqui reinterpretados como feições ornamentais naturais, uma vez que se repetem nos exemplares estudados e que são distribuídos de forma homogênea em toda a parede. Esse mesmo padrão de ornamentação é observado no holótipo e em três dos parátipos de *Spongocystia eraduica* (Segroves, 1967, est. 3, fig. 6 e est. 3, figs. 7-9, respectivamente). Essa última espécie foi descrita como comportando uma parede externa foveolada. Os foveolos têm entre 0,25 e 0,5 μm , separados 0,5-1 μm entre si.

Em *P.gondwanensis*, a ornamentação é descrita como granular, densa e regular. *P. baculus* é a espécie com ornamentação mais pronunciada, composta por báculas de até 5,5 μm de altura, densamente dispostas, além de cones subordinados. Esse conjunto de elementos ornamentais distingue *P. baculus* de *P.gondwanensis*.

De forma geral, entre as formas estudadas existe uma variação dos padrões ornamentais. Contudo, a análise das ilustrações e descrições originais permite concluir equívocos nas interpretações em suas proposições.

S. eraduica e *P.gondwanensis* dividem o mesmo tipo de ornamentação, que compreende uma estrutura em forma de um retículo irregular, constituído por muros curvos e lúmens, anastomosados, aqui tentativamente descrita como “parede ornada” (*sensu* Erdtman, 1953; Punt *et al.*, 2007), com aparência esponjosa. *P. baculus* destaca-se, separadamente, pela natureza de sua ornamentação em forma de báculas ou clavas.

A pouca clareza na descrição dessas feições nos trabalhos originais pode ser atribuída às dificuldades de expressão em termos terminológicos e nomenclaturais, uma vez que foram utilizados vocábulos, em sua grande maioria, comumente aplicados para esporos de briófitas e pteridófitas. Nos novos materiais estudados a preservação é geralmente muito boa, facilitando as identificações e descrições. Ocasionalmente ocorre desgaste diferencial

da parede (fig. V.3), que consome a camada mais externa e, eventualmente, os elementos ornamentais.

Espessura

De forma geral a espessura da parede dos táxons analisados varia entre 2 e 8 μm . De acordo com as descrições originais, em *A. bellula* a parede varia entre 2 e 5 μm , em *A. fossilis* entre 3 e 5 μm , em *P. confertus* e *S. eraduica* entre 2 e 6 μm e em *P. gondwanensis* alcança 8 μm . Para *P. baculus* não foram apresentadas medidas em sua descrição original, provavelmente pela dificuldade de medição devido à presença de elementos ornamentais sobre a parede. Essa espessura é uniforme em toda a vesícula, excetuando-se a região do poro, onde a parede torna-se mais pronunciada, podendo duplicar em tamanho.

A parede de um total de 113 espécimes foi mensurada, a fim de detectar possíveis variações deste carácter. De modo geral, a espessura varia entre 3 e 11 μm , com maiores valores circunscritos à região do poro. Os valores máximos e mínimos e as médias são apresentados na tabela V.2, de acordo com a taxonomia vigente. A fim de categorizar a espessura da parede, como fina ou grossa, foi necessário calcular a espessura com relação ao diâmetro total da vesícula. Constatou-se que a parede representa entre 7,7 % a 17,54 % do diâmetro total das vesículas (média 11,28 %).

Como resultado verifica-se que a espessura da parede não apresenta uma variação significativa para distinção entre as espécies e os gêneros.

Tabela V.2. Listagem dos valores mínimos e máximos e as médias da espessura da parede, medidos em 113 espécimes do gênero *Portalites* Hemer & Nygreen 1967.

Espécies (nº espécimes)	Média diâmetro da vesícula (μm)	Espessura da parede: valor mínimo (μm)	Espessura da parede: valor máximo (μm)	Média absoluta (μm)	Média relativa (%)
<i>P. gondwanensis</i> (100)	49,9	3	11	5,8	11,92
<i>P. baculus</i> (13)	53,9	4	9	5,85	10,63
Média (m)	51,9	3,5	10	5,82	11,28

V.2.2 Poro: Presença e quantidade

A análise da literatura e dos espécimes observados permite constatar dois tipos de poros para os táxons em referência: o primeiro (aqui mencionado sem ordem de prioridade) é caracterizado por uma abertura mais ou menos circular na superfície da vesícula, em cuja região a parede é nitidamente mais espessa. Este poro constitui a projeção mais externa de um canal que se desenvolve cilíndricamente a partir da superfície mais interna da vesícula, descrito para *P. confertus* e *P. gondwanensis*. Para *P. baculus*, Gutiérrez & Césari (1988) descrevem somente a presença de um pequeno poro subcircular, distinguível em poucos exemplares. Provavelmente a dificuldade de observação do canal em *P. baculus* seja devida à forte ornamentação da parede desta espécie.

Este poro possui natureza funcional e pode ser descrito como uma abertura circular ou elíptica, com razão comprimento/largura inferior a 2 μm (*sensu* Punt *et al.*, 2007). Deve corresponder ao “pore canal” (Thomson & Pflug, 1953: espaço entre o ectoporo e o endoporo) ou “aspis channel” (Engel, 1980: canal aspis). De acordo com Wodehouse (1935), um “aspis” é uma forma de anel, representado por um espessamento proeminente da exina em torno de um poro. O canal em aspis se estende entre a endo e a ectoabertura (fig. V.4). O canal é referido como reto quando a endoabertura é igual a ectoabertura em tamanho, divergente quando a endoabertura é menor que a ectoabertura e convergente quando endoabertura é maior que a ectoabertura.

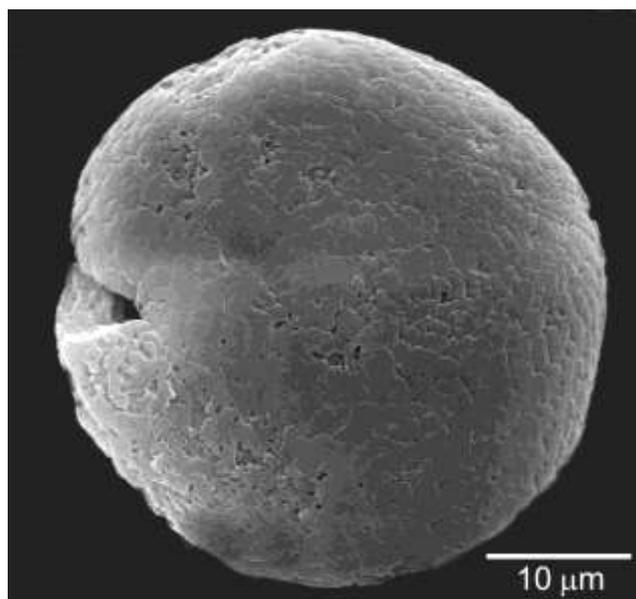


Figura V.3. Espécime do gênero *Portalites*, observado em microscopia eletrônica de varredura evidenciando desgaste da ornamentação da parede. Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul.

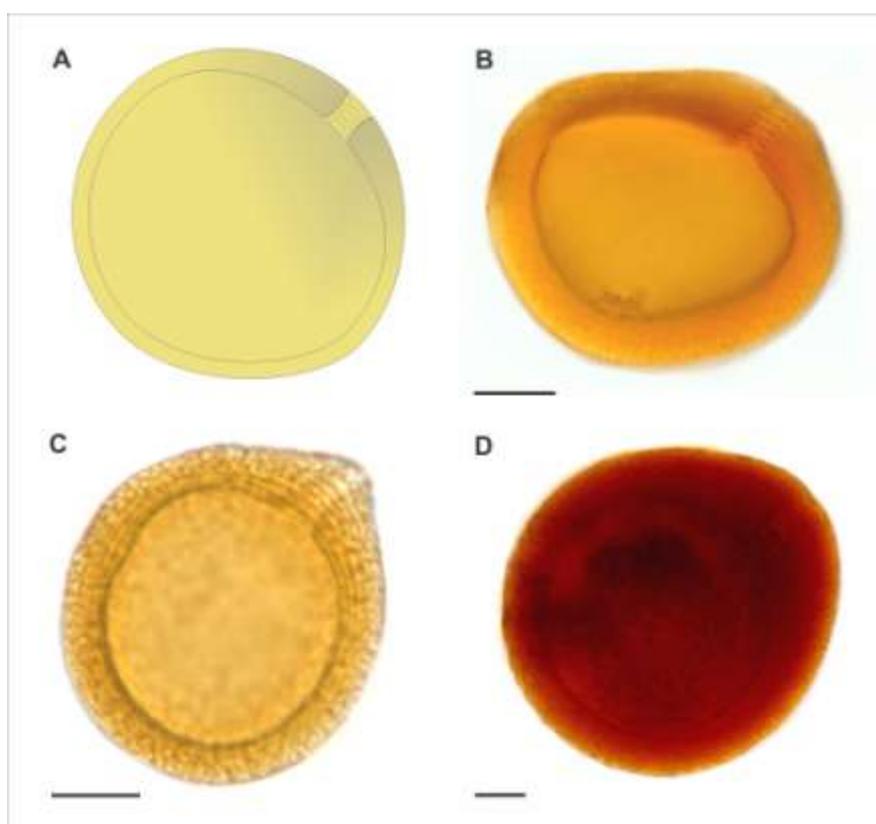


Figura V.4. . Espécimes do gênero *Portalites* observados em microscopia óptica, com destaque para o “poro canal” ou “canal aspis” na porção espessada da parede: **A.** Representação esquemática. **B.** MP-P 6973, E.F. T41-2; **C.** MP-P 6973, E.F. G49-1, **D.** MP-P 7547 E.F. R46; MP-P 6974, E.F. D34. As lâminas referentes as ilustração **B, C** e **D** estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 μ m.

Um segundo tipo de poro é caracterizado por não apresentar prolongamento em forma de canal; quando ocorrem são de distribuição e quantidade irregulares, menores em diâmetro que o primeiro (1,5 – 4 μm). Esse tipo de poro foi descrito para as espécies de *Arabisphaera* e *P. gondwanensis*. Hemer & Nygreen (1967) não mencionaram o prolongamento na parede nas espécies do gênero *Arabisphaera*. Na ilustração do holótipo não é possível identificar qualquer indício de canal. Contudo o espécime ilustrado na est. 3, figs. 9 e 10, permite supor a presença desta feição, cuja confirmação depende da análise em observação direta.

Embora o gênero *Spongocystia* não tenha sido descrito com a presença de poro (Segroves, 1967, est. 3, fig. 9), é ilustrado um parátipo onde observa-se a presença de uma pequena abertura arredondada, cujo prolongamento não é possível confirmar.

Dessa forma interpreta-se que as espécies de *Portalites* se destaquem dos demais gêneros pela presença de um canal prolongando o poro. Em muitos dos exemplares estudados, de uma mesma lâmina, verifica-se dificuldade de observação do canal, que só é bem visível naqueles espécimes posicionados com a borda mais externa em uma visão perpendicular ao eixo de observação.

O segundo tipo, em número e distribuição variável, não parece ser funcional.

V.2.3 Diâmetro das vesículas

Com base nas diagnoses e descrições originais, o diâmetro equatorial das vesículas (deq) varia de espécie para espécie: entre 22 e 28 μm em *P. confertus*, 28 e 40 em *A. bellula*, 30 e 45 μm em *S. eraduica*, 25 e 50 μm em *P. gondwanensis*, 60 e 68 μm em *A. fossilis* e 65 e 75 em *P. baculus*. Um total de 120 espécimes foi medido, com variação entre 32 e 71 μm (fig. V.5).

Os valores encontrados para os espécimes inéditos atribuíveis a *P. gondwanensis* variam entre 32(50)71 μm ; contudo há que se considerar os registros argentinos da espécie, que, segundo Gutiérrez & Césari (1988) podem alcançar de 55 a 85 μm . Dessa forma, assume-se que o deq de *P. gondwanensis* esteja entre 25(48)85 μm .

Para *P. baculus*, as dimensões verificadas estão entre 40(54)69 μm , o que, juntando-se as descrições prévias deste morfotipo, indica uma amplitude entre 40 e 75 μm .

Analisando-se as dimensões de todos os táxons estudados, é constatado que o deq também não consiste em um carácter de distinção entre as espécies e os gêneros.

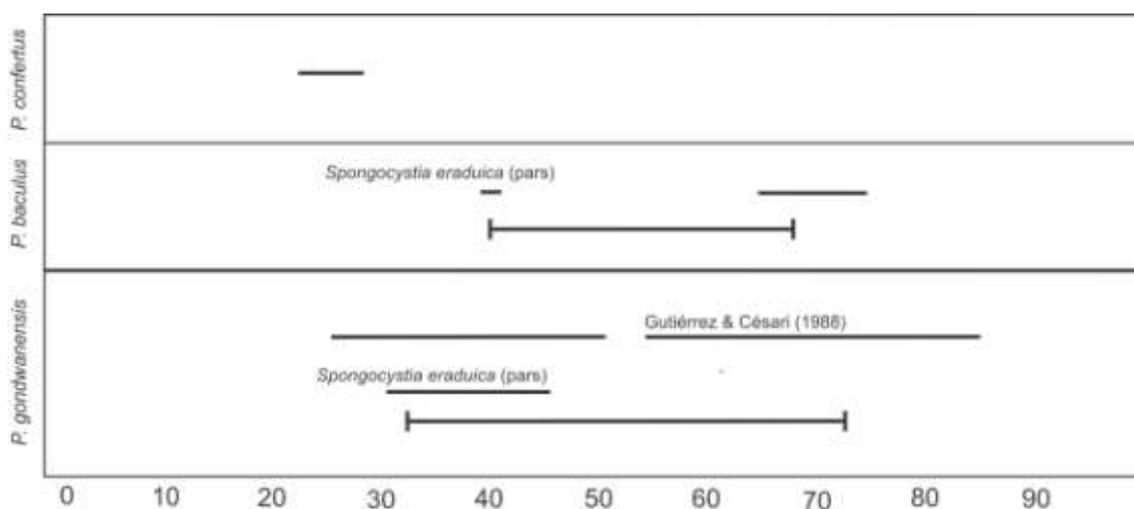


Figura V.5. Medidas do diâmetro equatorial das vesículas estudadas, incluindo as dimensões dos espécimes publicados (—) e espécimes inéditos(┌─┐).

V.3 Resultados e discussão

V.3.1 Taxonomia

A descrição do gênero *Arabisphaera* (com ausência de diagnose) apresenta problemas com relação à interpretação da estrutura e ornamentação da parede. O gênero é descrito como de parede lisa, com feições ornamentais interpretadas como efeito de corrosão. Outro aspecto relevante é a separação das duas espécies desse gênero somente com base em suas dimensões. Segundo Hemer & Nygreen (1967), a parede dos espécimes atribuídos a esse gênero está frequentemente rompida por efeito de compressão, o que denota não se tratar de uma parede resistente.

A descrição do gênero *Portalites* não inclui a presença de elementos ornamentais na parede, nem de poro secundário. Contudo, para a espécie-tipo, os autores descreveram a superfície microgranulada. Essa ornamentação não é observada nas ilustrações da espécie tipo e do parátipo.

P. gondwanensis e *P. baculus* diferem de *P. confertus* com relação ao caráter da ornamentação, fazendo-se necessária a constituição de diagnose e descrição mais detalhadas para o gênero e espécies vinculadas. Além disso, não é mencionada na descrição de *Portalites* a presença de poros secundários. Dessa forma conclui-se que:

1. Com relação às espécies do gênero *Arabisphaera* acredita-se que suas descrições e ilustrações não são condizentes. Somente a partir da análise do material original é possível maior assertiva. Desta forma, não é prudente qualquer modificação ou confirmação taxonômica deste gênero; com a sugestão do abandono de seu uso até observações diretas mais conclusivas. Foi realizada uma tentativa de acessar o material descrito por Hemer & Nygreen (1967), referente aos holótipos e parátipos de *A. bellula* e *A. fossilis*, depositados no *American Museum of Natural History*, contudo esse material estava indisponível para nova revisão (comunicação por escrito de Bushra Hussaini, do departamento de Paleontologia de Invertebrados, em 03 de maio de 2011).
2. A análise e a observação de todos os exemplares atribuíveis ou comparáveis às espécies de *Portalites* e *Spongocystia* indicam que não é possível qualquer diferenciação entre as espécies com base na quantidade de camadas constituintes da parede, ou em sua espessura ou diâmetro.
3. Um poro principal está presente nas espécies *P. confertus* e *P. gondwanensis*, atravessando a parede em forma de canal, projetando-se na superfície externa da vesícula, onde a espessura desta é mais pronunciada. Poros secundários, em número e distribuição irregulares, podem estar presentes em todas as espécies dos gêneros *Portalites* e *Spongocystia*, mas não apresentam estrutura de canal atravessando a parede.
4. O único carácter morfológico que parece ser diagnóstico na diferenciação das espécies dos gêneros *Portalites* e *Spongocystia* é o tipo de ornamentação da parede, caracterizado por três padrões: (i) liso a microgranulado (*P. confertus*); (ii) ornado: constituído por muros curvos e lúmens,

anastomosados, com aparência esponjosa (*P.gondwanensis* e *S. eraduica* pars) e (iii) baculado: ornamentação em forma de báculas ou clavas (*P. baculus* e *S. eraduica* pars).

5. A interpretação do gênero *Portalites*, como pertencente ao Reino Fungi, é aceita neste trabalho, de acordo com Traverse (2008) e Elsik (1996), pelos quais nas descrições morfológicas aqui propostas os táxons são mencionados como “esporos”. Este é um tema que requer maior aprofundamento, baseando-se, sobretudo na comparação com formas modernas, alvo de estudo em desenvolvimento pelo grupo de trabalho.

Dessa forma, são propostas as seguintes modificações taxonômicas, sendo necessárias emendas nas diagnoses dos gêneros e espécies.

Gênero *Portalites* Hemer & Nygreen 1967

Espécie tipo. *Portalites confertus* Hemer & Nygreen 1967.

Proposta de amplificação da diagnose. Esporo circular. Parede espessa, compacta, lisa, ornada ou baculada; com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina; poros menores e irregulares podem estar presentes na superfície externa.

Sinonímia.

Spongocystia Segroves 1967, p. 297.

***Portalites confertus* Hemer & Nygreen 1967**

Basiônimo. *Portalites confertus* Hemer & Nygreen 1967.

Estrato tipo. Carbonífero Inferior da Arábia Saudita.

Portalites confertus Hemer & Nygreen 1967, p. 187, est. 1, fig. 17.

Proposta de emenda da diagnose. Esporo circular. Parede espessa, compacta, lisa a microgranulada; com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina.

Descrição. Esporo circular; parede espessa (5-6 μm), compacta, lisa a microgranulada; com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina, onde a exina é mais espessa, assemelhando-se a uma forma de “aspis” canal (*aspis channel*); outros poros simples podem estar presentes, distribuídos irregularmente e restritos a ectoexina.

Distribuição estratigráfica.

Mississipiano: Arabia (Hemer & Nygreen, 1967).

***Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968**

Holótipo. *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, est. 5, fig. 89.

Estrato tipo. Permiano da Bacia do Paraná, Formação Rio Bonito, Charqueadas, Rio Grande do Sul, Brasil (*sic* Nahuys, Alpern & Ybert, 1968).

Sinonímia.

Spongocystia eraduica Segroves 1967 (*pars*), p. 297, est. 3, fig. 6-9.

Portalites gondwanensis Nahuys, Alpern & Ybert 1968, p. 41-42, est. 5, figs. 89-94.

Registros adicionais.

- 1974 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Marques-Toigo &, est. I, fig. 15.
- 1975 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Marques-Toigo *et al.*, est. III, fig. 18.
- 1975 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Ybert, est. 8, figs. 142-146, p. 203.
- 1976 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Pons, est. III, fig. 23, p. 252-253.
- 1978 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Bortoluzzi *et al.*, pl. IV, fig. 18.
- 1980 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Arai & Rösler, est. 2, figs. 17-18.
- 1981 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Dias-Fabricao, est. XI, fig. 6.
- 1981 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Gamarro & Archangelsky, est. 2 fig. 5.
- 1981a *Portalites* sp. (*autc. non*), in Marques-Toigo *et al.*, est. I, fig. 25.
- 1982 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. II, fig. 15.
- 1982 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Correa da Silva *et al.*, est. I, fig. 21.
- 1982 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Marques-Toigo *et al.*, est. II, figs. 20 and 21.
- 1983 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Dias-Fabricao, est. I, fig. 22.
- 1985 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 in Picarelli & Marques-Toigo, est. 1, fig. 20, p. 414.
- 1984 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Marques-Toigo & Correa da Silva, est. 2, fig. 11.
- 1984 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Marques-Toigo *et al.*, est. I, fig. 12.
- 1985a *Portalites* sp. (*autc. non*), in Piccoli *et al.*, est. 1, fig. 23.
- 1985b *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Piccoli *et al.*, est. I, fig. 19.
- 1984 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Correa da Silva *et al.*, est. I, fig. 13.

1984 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 in Guerra-Sommer *et al.*, est. II, fig. 6.

1985 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Césari, est. 4, fig. 6.

1985 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Correa da Silva & Marques-Toigo, est. I, fig. 9.

1987 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Picarelli *et al.*, est. 2, figs. 2-5.

1987(a) *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Vergel, est. I, fig. 14.

1987(b) *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Vergel, est. II, fig. 25 e 26.

1987 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Vazquez Nístico & Césari, est. 1, fig. 4.

1988 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Beri, fig. 31.

1988 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Césari & Vazquez Nístico, est. 2, fig. 3.

1988 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 in Gutiérrez & Césari, est. II, fig. 4 and 7.

1989 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Ottone, est. 12, fig. 2.

1991 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Guerra-Sommer *et al.*, est. II, fig. 12.

1991 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Piccoli *et al.*, est. 2, fig. D.

1992 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Vergel & Luna, est. II, fig. 21.

1993 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Dias, est. 5, fig. 7.

1994 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Weschenfelder *et al.*, est. 1, fig. 19.

1995 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Césari *et al.*, est. VIII, fig. 63.

1996 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Beri & Goso, est. III, fig. 10.

1996 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in García, est. IV, fig. 6.

1996 *Portalites* sp. (*autc. non*) Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in García, est. IV, fig. 9.

1996 *Portalites* sp. (*autc. non*), in Correa da Silva *et al.*, est. II, fig. 16.

- 1997 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in di Pasquo & Azcuy, p.476.
- 1997 *Portalites* sp. (*autc. non*) Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in di Pasquo & Azcuy, p.476.
- 1998 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 in Mautino *et al.*, est. III, fig. V.
- 1998 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Beri & Daners, est. 1, fig. 9.
- 2000 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Playford & Dino, est. 14, fig. 5 e 6.
- 2000 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Césari & Gutiérrez, est. 3, fig. 12.
- 2000 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Meyer & Marques-Toigo, est. 1, fig. 17.
- 2001 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968 in Cazzulo-Klepzig, figs. 2a e 2b, p. 88.
- 2003 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Souza, fig. 4i.
- 2004 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Souza & Callegari, est. 2, fig. 17.
- 2005 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, est. 8, fig. G.
- 2006 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Smaniotto *et al.*, fig. 5Q.
- 2006 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Jasper *et al.*, fig. 7K.
- 2006 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Balarino & Gutiérrez, fig. 1Q.
- 2006 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Beri *et al.*, fig. 4M.
- 2007 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Gutiérrez *et al.*, fig. 5R.
- 2009 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Cazzulo-Klepzig *et al.*, figs. 4H e 5E.
- 2010 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Gutiérrez *et al.*, fig. 5A, p. 475.
- 2010 *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert 1968, in Mori & Souza, fig. 6.12.

Proposta de emenda da diagnose. Esporo circular. Parede espessa, compacta, ornada; com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina.

Descrição. Esporo circular. Parede espessa (3-11 μm), compacta, ornada, apresentando um aspecto esponjoso; com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina, onde a exina torna-se mais espessa, semelhante a forma de canal aspis (aspis channel); outros poros simples podem estar presentes, irregularmente distribuídos e restritos a ectoexina.

Dimensões (105 espécimes). Diâmetro 32 (48) 71 μm .

Observações. Pérez Loinaze & Césari (2004) descreveram *Spongocystia* sp. (fig. 2-1) contendo parede externa esculpura com fôveas variáveis em tamanho. Em comparação com *Portalites gondwanensis* (fig. 2-2) os autores observaram a parede deste com esculturas positivas, o que diferenciou as duas espécies. Entretanto a espécie tipo de *P. gondwanensis* foi descrita portando uma parede com microperfurações arredondadas.

Distribuição estratigráfica.

Mississipiano: Bacia Paganzo na **Argentina** (*Formação Tasa Cuna*: Balarino & Gutiérrez, 2006).

Pensilvaniano-Permiano. Bacia do Paraná no **Brasil** (*Subgrupo Itararé*: Pons, 1976; Dias, 1993; Weschenfelder *et al.*, 1994; Souza, 2003; Souza & Callegari, 2004; Smaniotto *et al.*, 2006; Longhim, 2007 - *Formação Rio Bonito*: Nahuys *et al.*, 1968; Marques-Toigo & Pons, 1974; Marques-Toigo *et al.*, 1975; Ybert, 1975; Burjack, 1976; Bortoluzzi *et al.*, 1978; Arai & Rösler, 1980; Marques-Toigo *et al.*, 1981a; Dias Fabrício, 1981; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 1982; Correa da Silva *et al.*, 1982; Marques-Toigo *et al.*, 1982; Dias Fabrício, 1983; Picarelli & Marques-Toigo, 1985; Marques-Toigo & Correa da Silva, 1984; Marques-Toigo *et al.*, 1984; Guerra-Sommer *et al.*, 1984; Correa da Silva *et al.*, 1984; Piccoli *et al.*, 1985 a e b; Correa da Silva & Marques-Toigo, 1985; Picarelli *et al.*, 1987; Guerra-Sommer *et al.*, 1991; Piccoli *et al.*, 1991; Correa da Silva *et al.*, 1996; Meyer & Marques-Toigo, 2000; Cazzulo-Klepzig, 2001; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 2005; Jasper *et al.*, 2006; Smaniotto *et al.*, 2006; Longhim, 2007, Cazzulo-Klepzig *et al.*, 2009; Mori & Souza, 2010; este trabalho,

figura V.6 - *Formação Palermo*: Leipnitz, 1981); Bacia do Amazonas no **Brasil** (*formações Nova Olinda e Andirá*: Playford & Dino, 2000); Bacia Paganzo na **Argentina** (*Formação Santa Máxima*: Ottone, 1989 - *Formação Água Colorada*: Vergel & Luna, 1992 - *Formação Tupe*: Césari, 1985; Césari & Gutiérrez, 2000 - *Formação Guandacol*: Vazquez Nístico & Césari, 1987; Césari & Vazquez Nístico, 1988 - *Formação Lagares*: Césari & Gutiérrez, 1984; Gutiérrez & Césari, 1988 - *Formação Jejenes*: Gonzáles-Amicón, 1973); Bacia San Rafael (*Formação El Imperial*: García, 1995); Bacia Tepuel Genoa (*Formação Rio Genoa*: Gutiérrez *et al.*, 2007; *Formação Piedra Shotel*: Gamarro & Archangelsky, 1981); Bacia Chacoparanense (Vergel, 1987(a, b); Césari *et al.*, 1995); Bacia Tarija (*Grupo Mandiyuti*: di Pasquo & Azcuy, 1997; *Grupo Manchareti e Mandiyuti*: di Pasquo, 1999); Bacia do Paraná no **Uruguai** (*Formação Melo*: Mautino *et al.*, 1998; *Formação Frayle Muerto e Tres Islas*: Beri & Daners, 1998; *Formação Tres Islas*: Beri, 1988; *Formação San Gregorio*: Beri & Goso, 1996; Beri *et al.*, 2006); Bacia de Perth na **Austrália** (Segroves, 1967).

***Portalites baculus* Gutiérrez & Césari 1988**

Basiônimo. *Portalites baculus* Gutiérrez & Césari 1988

Sinonímia.

Spongocystia eraduica Segroves 1967 (*pars.*), p. 297, est. 3, fig.10.

Portalites baculus Gutiérrez & Césari 1988, p. 92, e. II, fig. 5.

Registros adicionais.

1989 *Portalites baculus* Gutiérrez & Césari 1988, in Ottone, est. 12, fig. 1 e 3.

1996 *Portalites baculus* Gutiérrez & Césari 1988, in García, est. IV, fig. 12.

Descrição. Esporo circular; parede espessa (4-9 μm), compacta, baculada e/ou clavada (ornamentada com estruturas em forma de clavadas); com um poro-canal cilíndrico, que se desenvolve da endoexina até a exoexina, onde a exina torna-se mais espessa, semelhante a

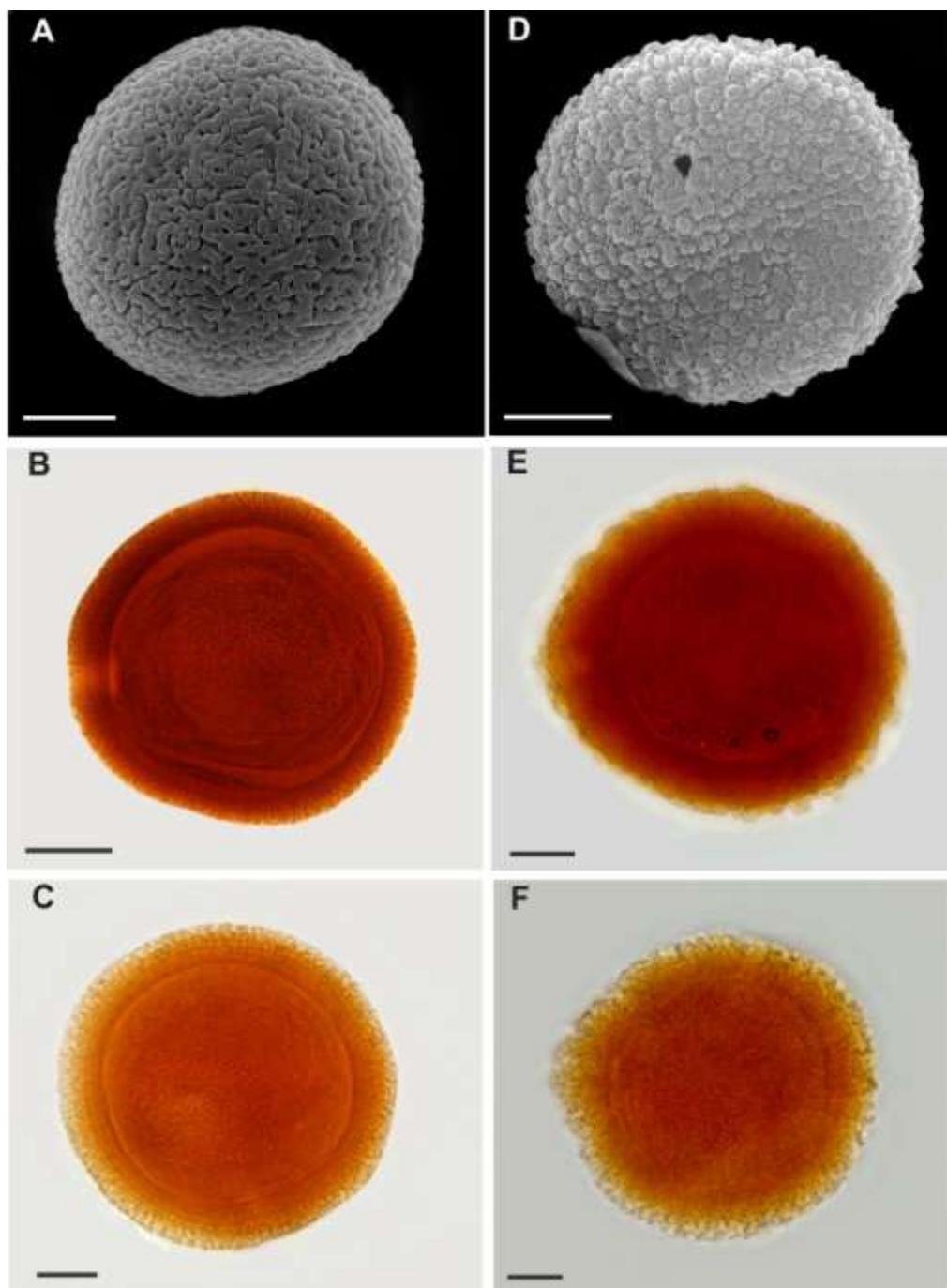
Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinórfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

forma de canal aspís (aspis channel); outros poros simples podem estar presentes, irregularmente distribuídos e restritos a ectoexina.

Dimensões (15 espécimes). Diâmetro 40 (54) 69 μm .

Distribuição estratigráfica.

Permiano: Bacia do Paraná **Brasil** (*Formação Rio Bonito*: este trabalho, figura V.6); Bacia Paganzo na **Argentina** (*Formação Santa Máxima*: Ottone, 1989); Bacia San Rafael (*Formação El Imperial*: García, 1996); Bacia de Perth na **Austrália** (Segroves, 1967).



Figuras V. 6. Gênero *Portalites*. **A-C** *Portalites gondwanensis* (**A**. Espécime observado em microscopia eletrônica de varredura; **B**. MP-P 7546, E.F. R51-1; **C**. MP-P 6975, E.F. K38); **D-F** *Portalites baculus* (**D**. Espécime observado em microscopia eletrônica de varredura; **E**. MP-P 6971, E.F. T35-2; **F**. MP-P 7546, E.F. F62-2). Material proveniente da Camada de carvão Banco Louco, Formação Rio Bonito, Permiano da Bacia do Paraná, em Candiota, Rio Grande do Sul. As lâminas referentes as ilustrações B, C, E e F estão depositadas no Laboratório de Palinologia Marleni Marques-Toigo do Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, sob prefixo MP-P. E.F. (coordenadas *England Finder*). Escala: 10 µm.

V.3.2 Distribuição estratigráfica

As três espécies validadas para o gênero *Portalites*, *P. confertus*, *P. gondwanensis* e *P. baculus*, têm distribuição estratigráfica diferenciada em depósitos de idades entre o Mississipiano e o Cisuraliano, com maior ocorrência no Pensilvaniano da Argentina e Cisuraliano do Brasil. Este trabalho apresenta registros inéditos para a Bacia do Paraná, no Brasil: *P. baculus* no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito. Na tabela V.3 são apresentados os números de citação de cada espécie por idade e região do Gondwana, permitindo o arranjo da distribuição paleogeográfica representada na figura V.7.

Nenhuma das espécies se apresenta como um bom indicador bioestratigráfico embora apontem um intervalo significativo do Gondwana.

Tabela V.3. Número de ocorrências de espécies do gênero *Portalites* de acordo com a idade e região do Gondwana. () Número de registros, * registros inéditos.

	<i>P. confertus</i>	<i>P. gondwanensis</i>	<i>P. baculus</i>
Mississipiano	Arábia Saudita (1)	Argentina (1)	
Pensilvaniano		Brasil (3) Argentina (10)	
Cisuraliano		Brasil (36 +1*) Argentina (6) Uruguai (5) Austrália (1)	Brasil (1*) Argentina (2) Austrália (1)

V.3.3 Paleobiogeografia

Todas as espécies do gênero estão circunscritas às regiões gondwânicas. Contudo, *P. confertus* e *P. baculus* são táxons menos expressivos quantitativamente e estratigraficamente. *P. gondwanensis* é abundante na maioria das áreas gondwânicas, paralelamente no Brasil e Argentina, entre o Pensilvaniano e Cisuraliano, diretamente associado aos depósitos de carvão.

O significado paleoecológico e a natureza biológica destas vesículas serão temas de um trabalho em desenvolvimento. Contudo sua interpretação como pertencente ao Reino Fungi é aceita neste trabalho, sendo que nas descrições morfológicas aqui propostas os táxons são mencionados como “esporos”.

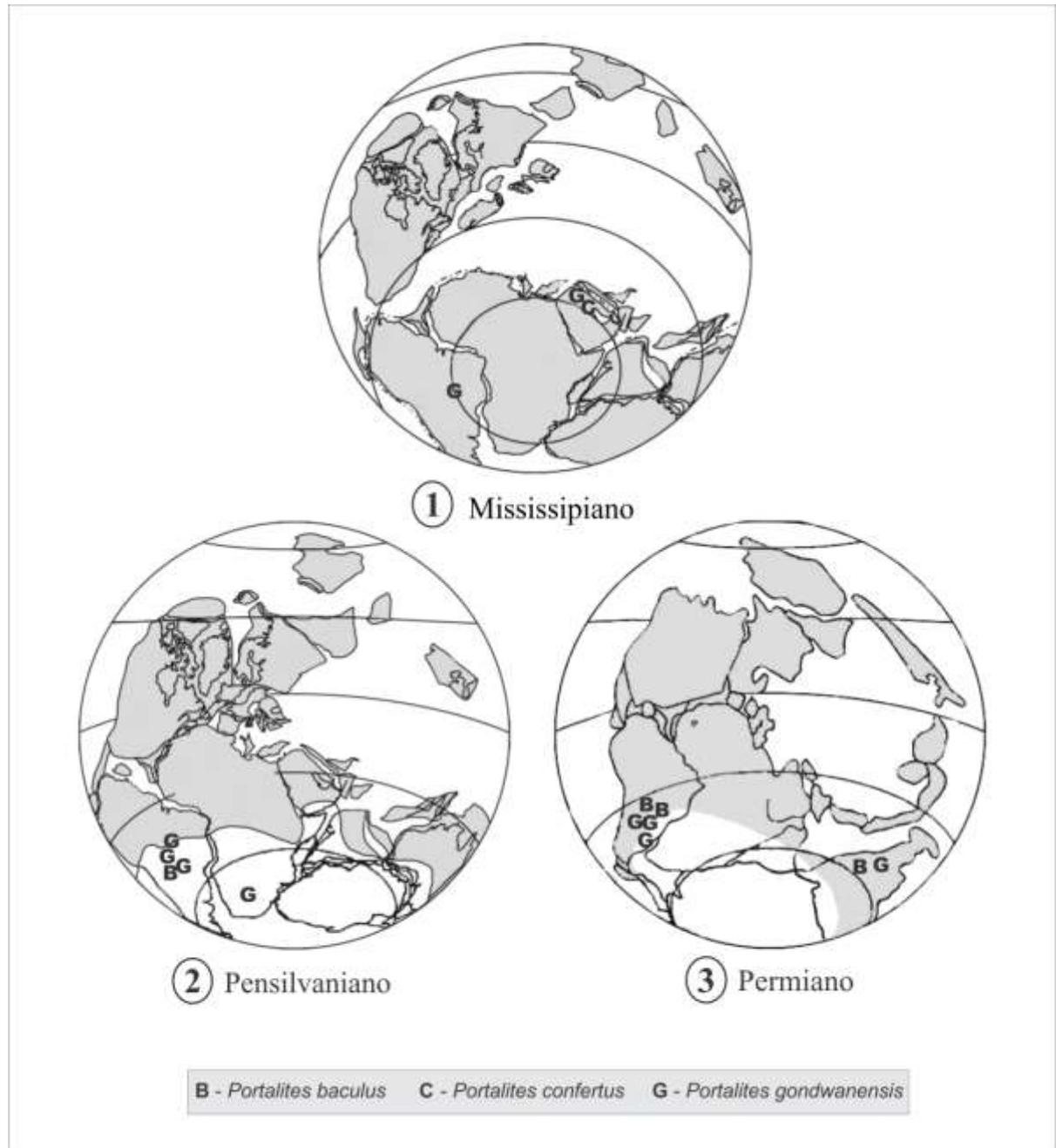


Figura V.7. Distribuição estratigráfica e paleogeográfica de espécies referidas ao gênero *Portalites* no Carbonífero e Permiano. (paleogeografia baseada em Torvisk & Cocks, 2004).

V.4 Conclusões

A análise dos caracteres diagnósticos de *Arabisphaera* Hemer & Nygreen 1967, *Portalites* Hemer & Nygreen 1967 e *Spongocystia* Segroves 1967 revelou a necessidade do estudo comparativo dos três gêneros, uma vez que dividem caracteres comuns.

Na análise morfológica e taxonômica, os caracteres diagnósticos considerados na comparação das espécies em estudo compreendem: a natureza (estratificação e ornamentação) e espessura da parede, a presença e quantidade de poros, bem como o tamanho das vesículas.

A publicação referente ao gênero *Arabisphaera* não apresenta dados suficientes para uma análise mais detalhada, e a tentativa de acesso ao material original não foi possível neste momento. Desta forma, não é prudente qualquer modificação ou confirmação taxonômica deste gênero.

Compartilhando as mesmas características diagnósticas os gêneros *Portalites* e *Spongocystia* são taxonomicamente ajustados, sendo *Spongocystia* incluído na sinonímia de *Portalites*. É proposta uma amplificação da diagnose do gênero e emendas para duas espécies (*P. confertus* e *P. gondwanensis*).

A análise e a observação de todos os exemplares atribuíveis ou comparáveis às espécies de *Portalites* indicam que não é possível qualquer diferenciação entre as espécies com base na quantidade de camadas constituintes da parede, ou em sua espessura, diâmetro e poros. O único carácter morfológico diagnóstico na diferenciação das espécies do gênero é o tipo de ornamentação da parede, caracterizado por três padrões: liso em *P. confertus*; ornado em *P. gondwanensis* e baculado em *P. baculus*.

A interpretação do gênero *Portalites*, como pertencente ao Reino Fungi, é aceita neste trabalho, de acordo com Traverse (2008) e Elsik (1996).

As três espécies validadas para o gênero *Portalites*, *P. confertus*, *P. gondwanensis* e *P. baculus*, têm distribuição estratigráfica diferenciada em depósitos de idades entre o Mississipiano e o Cisuraliano, com maior ocorrência no Pennsylvaniano da Argentina e Cisuraliano do Brasil. Este trabalho apresenta registros inéditos para a Bacia do Paraná, no Brasil: *P. baculus* no Subgrupo Itararé e Formação Rio Bonito.

Todas as espécies do gênero estão circunscritas às regiões gondwânicas, sendo que *P. gondwanensis* é abundante na maioria das áreas.

CAPÍTULO VI. INTEGRAÇÃO DOS RESULTADOS

VI.1. Associações do fitoplâncton

Em decorrência de sua importância bioestratigráfica, os esporómorfos despertaram mais atenção, em termos taxonômicos, nos estudos das bacias intracratônicas gondwânicas. Os demais palinómorfos associados foram subordinados a listas taxonômicas, com escassos trabalhos de descrição e análise detalhada. A presente tese procurou reordenar os representantes dos ambientes aquáticos e esporos de fungo comuns nas associações do intervalo Pensilvaniano-Permiano do Gondwana, tendo como base a observação direta de espécimes registrados na Bacia do Paraná e análise taxonômica das formas previamente propostas.

A importância do Grupo Acritarcha e algas Clorofíceas, em trabalhos de interpretação e reconstituições do paleoambiente, é indiscutível. O estudo de associações desses microfósseis pode esclarecer processos relacionados a mudanças no nível relativo do mar e delimitação de ambientes deposicionais aquáticos, sendo assim úteis como uma ferramenta para a paleogeografia.

Os acritarcos são muito utilizados para fins bioestratigráficos e de interpretação paleoambiental em diversas partes do mundo, especialmente para depósitos paleozóicos, com idade entre o Cambriano e o Devoniano. A partir do limite entre o Devoniano e o Carbonífero houve uma redução drástica da diversidade do grupo. Para Vecoli & Lé Hérisse (2004), os complexos *Micrhystridium* e *Veryhachium* representam as formas ecologicamente mais tolerantes e resistentes do fitoplâncton, que podem suportar grandes mudanças paleoecológicas. Na Bacia do Paraná, essas formas incluídas nesses dois complexos compõem a totalidade das associações de acritarcos na fase de “blackout” do fitoplâncton.

A presença e a abundância das algas clorofíceas são indicadores potenciais de paleoambiente. A maioria dessas formas evidencia ambientes límnicos. Contudo algumas espécies tais como *Botryococcus*, podem aparecer no registro paleontológico, associadas também a elementos marinhos. Isso pode representar transporte a partir de correntes fluviais ou algum limite de tolerância à salinidade. De acordo com Riegel (2008), as algas

prasinofíceas sobreviveram ao “blackout” do fitoplâncton sem uma maior interrupção. Atualmente são encontradas principalmente em ambiente marinho.

A aplicação das algas como indicadores ecológicos é bastante ampla. Cada conjunto de organismos presentes numa lâmina representa um momento diferente no desenvolvimento daquela comunidade. Em estudos com algas modernas Vidotti & Rollemberg (2004) constataram que elas são diretamente afetadas pelos efluentes químicos contendo os nutrientes principais Nitrogênio (N) e Fósforo (P); quando há excesso desses nutrientes, ocorre um rápido crescimento e multiplicação e, nestas condições, pode haver predomínio de uma(s) espécie(s) e/ou floração de algas.

Os táxons relacionados aos acritarcos e elementos algálicos registrados na Bacia do Paraná são diferenciados por suas características paleoecológicas:

1. Os acritarcos, complexos *Micrhystridium* e *Veryhachium*, são encontrados principalmente em ambiente marinho.
2. Algas Zignematáceas vivem em uma grande variedade de ambientes de água doce, como pântano, águas paradas, frias, quentes, solos úmidos, ácidos e turfas. São representadas, neste trabalho, principalmente pelos complexos *Tetraporina* e *Pilasporites*.
3. Algas Chlorococcales são abundantes em corpos d’água doce, enriquecidos com nutrientes e a sua ocorrência é fortemente relacionada ao grau de penetração de luz, com maior ou menor sensibilidade. O aumento de salinidade pode retardar ou diminuir o crescimento e reprodução dos indivíduos, mas considerável número pode ser observado em ambientes de salinidade variada. Para a bacia, temos os gêneros *Botryococcus* e *Quadrisporites*.
4. Algas da classe Prasinophyceae são atualmente encontradas principalmente em ambiente marinho, mas também têm seu registro em ambientes de águas doce ou salobra. Seus representantes fósseis, gêneros *Leiosphaeridia*, *Navifusa* e *Tasmanites* são encontrados em depósitos proximais (lagos rasos, áreas de deltas) e em sedimentos marinhos.
5. Quanto ao potencial bioestratigráfico, o fitoplâncton do intervalo Pensilvaniano-Permiano é subordinado aos palinomorfos de origem continental, devido a apresentarem um controle litofaciológico.

No intuito de apresentar uma distribuição esquemática do fitoplâncton para o Permiano da Bacia do Paraná foi elaborado um quadro (fig. VI.1), contendo as principais

formas registradas neste período e suas associações. Os dados foram obtidos a partir de análises realizadas no poço HN-25-RS.

A primeira associação (I), registrada para o Subgrupo Itararé, é representada pelos gêneros de algas prasinoíceas *Leiosphaeridia* e *Navifusa*, sendo que este último juntamente com *Botryococcus* ocorre em todos os níveis da associação. Algumas formas de acritarcos foram encontradas (e.g. gênero *Gosgonisphaeridium*), porém os espécimes apresentaram-se mal preservados, frequentemente quebrados e com características morfológicas diferenciadas em relação aos demais registros para este intervalo, tendo sido por este motivo, aqui consideradas como retrabalhamento. Quanto ao registro de palinómorfos de origem continental, fazem parte dessa associação esporos triletes lisos e ornamentados e, em menor quantidade, grãos de pólen mono e bissacados.

A partir da porção superior do Subgrupo Itararé o gênero *Botryococcus* desaparece do registro e, até a porção média da Formação Rio Bonito raros espécimes de *Navifusa* e *Leiosphaeridia* complementam a segunda associação. O registro de palinómorfos continentais permanece como na associação anterior.

O intervalo seguinte, parte mediana da Formação Rio Bonito até a Formação Palermo, exhibe a típica associação dos carvões (III), anteriormente registrada por outros autores (e.g. Piccoli *et al.*, 1985b; Dias, 1993; Cazzulo-Klepzig, 2001) com a presença de representantes dos complexos *Tetraporina* e *Pilasporites*, gêneros *Quadrifurcites*, *Botryococcus* e *Portalites*. Os palinómorfos de origem continental estão bem representados pelos esporos monoletes e triletes e, com registros mais escassos, os grãos de pólen mono e bissacados.

Nos níveis superiores da Formação Palermo até a porção média da Formação Irati o gênero *Botryococcus* diminui significativamente até desaparecer por completo. Não ocorre mais registro de algas zignematáceas. Surgem os acritarcos dos complexos *Michrystidium* e *Veryhachium* que estão associados com poucos exemplares de *Navifusa* e, tornam-se mais abundantes na base da Formação Irati, juntamente com as algas *Leiosphaeridia* (IV). Estes dados estão de acordo com Cazzulo-Klepzig *et al.* (1989) e Holz & Dias (1998) que observaram o início de um período transgressivo, abrangendo o topo da Formação Palermo até a base da Formação Irati, com base em associações do fitoplâncton marinho, especialmente dos gêneros *Michrystidium* e *Veryhachium*, intervalo considerado um marco estratigráfico na bacia. Os grãos de pólen e esporos são escassamente registrados.

A partir do topo da Formação Irati, passando pela Formação Serra Alta até Teresina ocorre uma única associação do fitoplâncton (V) com espécimes de *Leiosphaeridia* e *Botryococcus*. Os palinórfos de origem continental estão representados por grãos de pólen bissacados e poliplicados, sendo os esporos subordinados a estes.

A leitura da distribuição destes palinórfos destaca duas associações bem diferenciadas: uma contendo, principalmente, algas zignematáceas e Chlorococcales presentes nos níveis de carvão da Formação Rio Bonito; e uma segunda com acritarcos e algas prasinofíceas, na transição entre as formações Palermo e Irati, representando um ambiente com maior salinidade. Observa-se que nos níveis em que aumenta a salinidade, o gênero *Botryococcus* torna-se mais escasso no registro, até sua ausência total.

Grãos de pólen e esporos ocorrem em todos os níveis com variação na diversidade e abundância, não sendo possível, deste modo, delimitar ambientes aquáticos, lagunares, estuarinos ou marinhos sem a presença do fitoplâncton.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinóforos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

Litoestratigrafia	Profundidade das amostras (m)	Associações	
Fm. Tensina	5,00	Não há registros de acritarcos, permanece o gênero <i>Leiosphaeridia</i> , e <i>Botryococcus</i> reaparece escassamente no registro.	(V)
	14,50		
Fm. Serra Alta	16,00	Registros de acritarcos dos complexos <i>Micrhystridium</i> e <i>Veryhachium</i> (tornam-se abundantes nos níveis superiores da associação), poucos registros de <i>Navifusa</i> , <i>Leiosphaeridia</i> e <i>Maculatasporites</i> . Sem registro de <i>Botryococcus</i>	(IV)
	18,65		
Formação Irati	19,65	Associação típica dos carvões: Complexos <i>Pilasporites</i> e <i>Tetraporina</i> , <i>Botryococcus</i> e <i>Quadrисporites</i>	(III)
	20,65		
Formação Palermo	23,40	Escassos registros de <i>Navifusa</i> e <i>Leiosphaeridia</i> . Sem registro de <i>Botryococcus</i>	(II)
	24,50		
Formação Rio Bonito	25,50	Registros de <i>Navifusa</i> , <i>Leiosphaeridia</i> e <i>Botryococcus</i>	(I)
	24,50		
Subgrupo Itararé	26,60		
	55,40		
	59,70		
	64,10		
	66,40		
	68,60		
	72,40		
	72,00		
	73,00		
	74,90		
	75,80		
	77,30		
	78,00		
	81,90		
	90,20		
	95,60		
	98,40		
	105,00		
	111,90		
	117,10		
	120,60		
	122,85		
	123,90		
	125,30		
	125,60		
	126,70		
	126,80		
	127,40		
	127,80		
	129,40		
	131,00		
	134,00		
	137,30		
	138,00		
	142,90		
	143,90		
	146,80		
	147,70		
	148,70		
	149,70		
	150,50		
	151,55		
	171,20		
	174,50		
	175,00		
	175,10		
	178,65		
	182,10		
	184,00		
	184,85		
	185,93		
	186,00		
	186,60		
	186,70		

Figura VI.1. Representação resumida das associações registradas para o intervalo Permiano do poço HN-25-RS, Bacia do Paraná, no sul do Brasil.

VI.2. Considerações finais

Os estudos sobre acritarcos e clorofíceas na Bacia do Paraná são limitados, principalmente, a regiões de pesquisas de carvão, ensejando um estudo taxonômico detalhado para o maior conhecimento a respeito dos táxons registrados ao longo dos intervalos selecionados.

Neste trabalho têm destaque as algas da classe Chlorophyceae (gêneros *Quadrisporites* e *Botryococcus*), classe Zygnemaphyceae (complexos *Tetraporina* e *Pilasporites*, gêneros *Circulisporites* e *Congoites*) e classe Prasinophyceae (gêneros *Cymatiosphaera*, *Dictyotidium*, *Leiosphaeridia*, *Maculatasporites* e *Tasmanites*), assim como acritarcos dos complexos *Micrhystridium* e *Veryhachium*, com registros entre o Pensilvaniano e o Permiano.

Dois gêneros foram abordados mais detalhadamente, *Navifusa* e *Portalites*, devido ao fato de apresentarem registro abundante no intervalo selecionado, o que favoreceu as análises.

A proposta de, através de uma abordagem diferenciada, apresentar uma revisão e análise taxonômica crítica sobre cistos de parede orgânica fósseis, identificados como acritarcos (*sensu strictu*) e outros gêneros pertencentes às algas clorofíceas, traz consigo uma tentativa de ajuste taxonômico.

De acordo com Lindgren (1980), diferentes conjuntos de espécies de algas modernas podem variar em relação à morfologia e composição da parede celular. A morfogênese das algas é influenciada por modificações ambientais. Por esta razão certas algas podem ser pleomórficas (ocorrência de duas ou mais formas estruturais durante o ciclo de vida que pode depender de determinadas condições ambientais), o que pode dificultar a identificação e classificação. Adicionalmente, diferentes graus de preservação podem mascarar ou ressaltar algumas características, assim como impossibilitam a observação de outras.

A nova abordagem, aqui apresentada, procurou reunir formas muito semelhantes, com pequenas variações, exibindo uma transição morfológica entre elas. É importante destacar que, durante esta investigação, foram considerados dados referentes ao estado de preservação das vesículas, pois efeitos de corrosão, transporte, desgaste físico, e tantos outros, podem mascarar as reais feições morfológicas de um espécime. Cada etapa do

processo de desenvolvimento (fases ontogenéticas do ciclo de vida) encerra diferentes fragilidades, bem como requerimentos fisiológicos diversos. Sendo assim, a preservação é diferencial e tendenciada, pois determinadas formas resultantes de fases distintas terão mais probabilidade de permanecer no registro fóssil, por possuírem uma parede mais resistente ou serem mais abundantes naquele período.

Este novo tratamento taxonômico reitera a utilização destes elementos para análises e interpretações ambientais, uma vez que, utilizando as variações dos ciclos de desenvolvimento do fitoplâncton, propicia o reconhecimento de modificações intraespecíficas produzidas durante o crescimento (mudanças ontogenéticas) que podem ser discriminadas daquelas variações morfológicas induzidas por fatores paleoambientais.

Ao contrário dos esporórfos (que não apresentam ciclos ontogenéticos paleontologicamente visíveis), as algas percorrem etapas variadas, têm ciclos relativamente curtos e podem exibir mais de uma fase de desenvolvimento em um curto período de tempo, deixando no registro fóssil formas diversas, que interpretadas com base na sua maturação promovem melhor entendimento dos táxons e maior segurança nas inferências ambientais.

VI.3. Recomendações

A interpretação das formas relativas ao gênero *Portalites* Hemer & Nygreen 1967 como pertencentes ao Reino Fungi é aceita neste trabalho. Entretanto, são necessários estudos mais aprofundados sobre sua natureza e afinidade biológica, bem como o significado paleoecológico destas vesículas.

O gênero *Maculatasporites*, alga representante da classe Prasinophyceae, requer um estudo morfológico mais aprofundado, etapa não realizada neste trabalho devido à escassez dessas formas no registro paleontológico dos poços estudados, bem como também nas publicações pertinentes. Com a seleção de amostras de outros poços disponíveis e constatação da presença do táxon, poderá ser efetuada uma análise morfológica mais detalhada.

Adicionalmente, como etapa futura, pretende-se realizar um trabalho de análise das associações do fitoplâncton integrando-os aos esporómorfos referentes aos poços HN-05 e HN-25. A investigação da palinoestratigrafia dos palinómorfos de origem continental foi abordada em Mori (2010) e a integração destes dados pretende aprimorar a interpretação paleoambiental para este intervalo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Apak, S.N. & Backhouse, J. 1999. Stratigraphy and petroleum exploration objectives of the permo-carboniferous succession on the Barbwire Terrace and adjacent areas, Northeast Canning Basin, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia*, 68: 1-30.
- Arai, M. & Rösler, O. 1980. Poléns e Esporos Associados e Megafósseis Vegetais em S.J. do Triunfo, PR., Formação Rio Bonito (Permiano). *Boletim do IG-USP*, 11: 31-189.
- Armstrong, H.A. & Brasier, M.D. 2005. *Microfossils*. 2ª ed. Balckwell Publishing, Oxford, 296 p.
- Balarino, M.L. & Gutiérrez, P.R. 2006. Palinología de la Formación Tasa Cuna (Pérmico Inferior), Córdoba, Argentina: sistemática y consideraciones bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 43: 437-460.
- Batten, D.J. 1996. Colonial chlorococcales. In: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 191–203. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Batten, D.J. & Grenfell, H.R. 1996. *Botryococcus*. In: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 205-214. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Beri, A. & Daners, G. 1998. Estudio palinológico de la perforación 201 (DI.NA.MI.GE.), Pérmico, Uruguay. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geología)*, 94: 55-64.
- Beri, Á. & Goso, C.A. 1996. Análisis palinológico y estratigráfico de la Fm. San Gregorio (Pérmico Inferior) en el área de los Cerros Guazunambí, Cerro Largo, Uruguay. *Revista Española de Micropaleontología*, 28: 67-79.
- Beri, Á. 1988. Estudio sistemático del contenido palinológico de una muestra de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior) del Uruguay. *Paula-Coutiana*, 3: 27-48.
- Beri, Á., Gutiérrez, P.R., Cernuschi, F. & Balarino, L. 2006. Palinología del Pérmico Inferior en la perforación CLS-24 (Formación San Gregorio), departamento de Cerro Largo, Uruguay. Parte 1: esporas. *Ameghiniana*, 43: 227-244.

- Beri, Á., Gutiérrez, P. & Balarino, M.L. 2011. Palynostratigraphy of the late Palaeozoic of Uruguay, Paraná Basin. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 167(1-2): 16-29.
- Beri, Á., Martínez-Blanco, X. & Mourelle, D. 2010. A synthesis of palynological data from the Lower Permian Cerro Pelado Formation (Paraná Basin, Uruguay): a record of warmer climate stage during Gondwana glaciations. *Geologica Acta*, 8(4): 819-829.
- Besems, R.E. & Schuurman, W.M.L. 1987. Palynostratigraphy of Late Paleozoic glacial deposits of the Arabian Peninsular with special reference to Oman. *Palynology*, 11: 37-53.
- Bortoluzzi, C.A., Piccoli, A.E.M., Bossi, G.E., Guerra-Sommer, M., Marques-Toigo, M., Pons, M.E.H., Wolf, M. & Silva, Z.C.C. 1978. Pesquisa geológica na bacia carbonífera de Santa Catarina. *Pesquisas*, 11: 33-192.
- Brito, I.M. 1965. Novos microfósseis devonianos do Maranhão. *Universidade da Bahia, Escola de Geologia, Publicação Avulsa*, 2: 1-4.
- Brito, I.M. 1967a. Silurian and Devonian acritarcha from Maranhão Basin, Brazil. *Micropaleontology*, 13(4): 473-482.
- Brito, I.M. 1967b. Novo subgrupo de Acritarcha do Devoniano do Maranhão. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 39(1): 163-166.
- Brito, I.M. 1969. Un nouveau sous-groupe d'acritarche. *Boletim de Geologia*, UFRJ, 4: 11-13.
- Brito, I.M. & Quadros, L.P. 1984. Novas ocorrências de Acritarchae no Devoniano da Bacia do Parnaíba. *Boletim do IG-USP*, 15: 15-19.
- Brito, I.M. & Santos, A.S. 1965. Contribuição ao conhecimento dos microfósseis Silurianos e Devonianos da Bacia do Maranhão. I. Os Nethromorphitae (Leiofusidae). *Notas preliminares e Estudos DGM, DNPM*, 129: 1-29.
- Brück, P.M. & Vanguestaine, M. 2004. Acritarchs from the Lower Palaeozoic succession on the south County Wexford coast, Ireland: new age constraints for the Cullenstown Formation and the Cahore and Ribband Groups. *Geological Journal*, 39: 199-224.
- Burjack, M.I.A. 1976. *Estudo Palinológico da jazida Carbonífera de Charqueadas, Rio Grande do Sul, Brasil*. Mestrado em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, Brasil. 188 p.

- Burjack, M.I.A. 1984. *Caracterização da matéria orgânica dispersa nos sedimentitos da Formação Irati, Permiano Superior da bacia do Paraná*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 231 p.
- Burjack, M.I.A. & Oliveira, S.F. 1989. Contribuição ao conhecimento morfológico e sistemático do Gênero *Maranhites* Brito. *Boletim IG-USP (Publicação Especial)*, 7: 45–67.
- Callegari, L.M. 2001. *Palinologia da porção superior do Subgrupo Itararé na região de Jumirim e Tietê, estado de São Paulo*. Monografia, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 52 p.
- Cardoso, T.R.M. 2002. *Acritarcos Silurianos da Bacia do Amazonas: Sistemática e Bioestratigrafia*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 169 p.
- Cardoso, T.R.M. 2005. Acritarcos do Siluriano da Bacia do Amazonas: Biestratigrafia e Geocronologia. *Arquivos do Museu Nacional*, 63(4): 727-759.
- Cardoso, T.R.M. & Rodrigues, M.A.C. 2005. “Complexo” *Veryhachium*: Acritarcos Indicativos do Siluriano?. *Anuário do Instituto de Geociências – UFRJ*, 28(1): 143-157.
- Carrevedo, M.L. 2010. *Palinoestratigrafia y Palinofacies de la transición glacial-postglacial del Paleozoico Tardío en la Precordillera Sanjuanina, Argentina: Aspectos Paleoclimáticos, Paleobiológicos y Paleoambientales*. Tese de Doutorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, 306 p.
- Cauduro, A.D. 1970. Lower Gondwana Miospores from São Sepé Outcrop (Rio Grande do Sul, Brasil). *Escola de Geologia da UFRGS (Publicação Especial)*, 17: 1-34.
- Cazzulo-Klepzig, M. & Marques-Toigo, M. 1998. Considerações taxonômicas e paleoecológicas sobre o Gênero *Portalites* no Gondwana Sul-Americano. *Revista Pesquisas*, 25(2): 59-65.
- Cazzulo-Klepzig, M. 2001. Significado paleoecológico de alguns palinóforos ocorrentes nos carvões permianos do Rio Grande do Sul. *Pesquisas em Geociências*, 28(1): 81-97.
- Cazzulo-Klepzig, M. & Dias-Fabrizio, M.E. 1987. Ocorrência de Acritarcha no Permiano Superior da Bacia do Paraná. 7º Simpósio Argentino de Paleobotânica y Palinologia (Buenos Aires), *Actas*, 1: 37-41.
- Cazzulo-Klepzig, M., Dias-Fabrizio, M.E. & Marques-Toigo, M. 1982. Palynological characterization of rocks associated to coal seams of Santa Rita coalfield, Rio Bonito and

- Palermo Formations, Paraná Basin, Permian, Rio Grande do Sul, Brazil. 3º Congresso Geológico Chileno (Concepcion), *Actas*, 1: 65-83.
- Cazzulo-Klepzig, M., Guerra-Sommer, M. & Menegat, R. 2005. Palynology and Palaeobotany in the reconstruction of landscape units from the Candiota Coalfield, Permian of Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 81(1): 83-98.
- Cazzulo-Klepzig, M., Mendonça Filho, J.G., Guerra-Sommer, M., Menezes, T., Simas, M., Mendonça, J. & Degani-Schmidt, I. 2009. Effect of volcanic ash-fall on a Permian peat-forming environment, on the basis of palynology, palynofacies and paleobotany (Faxinal Coalfield, Brazil). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(3): 179-194.
- Cazzulo-Klepzig, M., Piccoli, A.E.M. & Marques-Toigo, M. 1989 Reconhecimento de um marco estratigráfico com significado paleoecológico no Permiano da Bacia do Paraná (Grupos Guatá e Passa Dois). 11º Congresso Brasileiro de Paleontologia (Curitiba), *Anais*, 2: 971-982.
- Césari, S.N. 1985. Palinología de la Formación Tupe (Paleozoico Superior) Sierra de Maz, Provincia de La Rioja. Parte 2. *Ameghiniana*, 22(3-4): 197-212.
- Césari, S.N. 2007. Palynological biozones and radiometric data at the Carboniferous-Permian boundary in western Gondwana. *Gondwana Research*, 11: 529-536.
- Césari, S.N. & Gutierrez, P.R. 2000. Palynostratigraphy of upper Paleozoic sequences in central-western Argentina. *Palynology*, 24: 113-146.
- Césari, S.N. & Vázquez Nístico, B. 1988. Palinología de la Formación Guandacol (Carbonífero), Provincia de San Juan, República Argentina. *Revista Española Micropaleontología*, 20: 39-58.
- Césari, S.N., Archangelsky, S. & Seoane, L.V. 1995. Palinología del Paleozoico Superior de la perforación Las Mochas, Provincia de Santa Fé, Argentina. *Ameghiniana* 32: 73-106.
- Christensen, T. 1962. Alger. In: Böcher, T. W., Lange, M. & Sørensen, T. (eds). *Botanik: Systematisk Botanik*, v.1: 1-178. Munksgaard, Copenhagen.
- Colbath, G. K. 1996. Green and blue-green algae, introduction. In: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*, v.1: 171-172. American Association of Stratigraphic Palynologists, Utah.
- Colbath, G.K. & Grenfell, H.R. 1995. Review of biological affinities of Paleozoic acid-resistant, organic-walled eukaryotic algal microfossils (including "acritarchs"). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 86: 287-314.

- Combaz, A. 1966. Remarques sur les niveaux a Tasmanacées du Paleozoique Saharien. *Palaeobotanist*, 15(1-2): 29-34.
- Combaz, A. 1980. Les kerogenes vues au microscope. In: Durand, B. (ed). *Kerogen-insoluble Organic Matter from Sedimentary Rocks*, p. 55-111. Technip, Paris.
- Combaz, A., Lange, W. & Pansart, J. 1967. Les “Leiofusidae” Eisenack, 1938. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 1: 291-307.
- Corrêa da Silva, Z.C & Marques-Toigo, M. 1985. Considerações petrográficas e palinológicas sobre a Camada Candiota, Jazida Carbonífera de Candiota, Rio Grande do Sul. 2º Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia (Florianópolis), *Anais*, 1: 407-418.
- Corrêa da Silva, Z.C., Bortoluzzi, C.A., Cazzulo-Klepzig, M., Dias-Fabricio, M.E., Guerra-Sommer, M., Marques-Toigo, M., Paim, P.S.G., Picolli, A.E.M. & Silva Filho, B.C. 1984. Geology of Santa Rita Coal Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *International Journal of Coal Geology*, 3: 383-400.
- Corrêa da Silva, Z.C., Marques-Toigo, M., Cazzulo-Klepzig, M., Paim, P.S.E.G., Dias-Fabricio, M.E.D. & Henz, G.I. 1982. Características petrográficas e palinológicas do perfil das camadas de carvão na Sondagem P4, Bacia Carbonífera de Santa Rita-RS. 32º Congresso de Geologia (Salvador), *Anais*, 4: 1271-1283.
- Corrêa da Silva, Z.C., Araújo, C.V., Cazzulo-Klepzig, M. & Marques-Toigo, M. 1996. Fácies orgânica, maturação e ambiente deposicional do carvão coletado na sondagem 2-AO-01-RS, Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Latino-Americana de Geoquímica Orgânica*, 2: 39-54.
- Cramer, F.H. 1968. *Geron*, an Acritarch Genus from the Silurian. *Bulletin de la Société Belge de Géologie*, 77: 217-25.
- Cramer, F.H. 1971. Implications from Middle Paleozoic palynofacies transgressions for the rate of crustal movement, especially during the Wenlockian. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 43: 51-66.
- Cramer, F.H. & Díez de Cramer, M.C. 1972. North American Silurian palynofacies and their spatial arrangement: acritarchs. *Palaeontographica Abt. B*, 138: 107-180.
- Cramer, F.H. & Díez, M.C.R. 1976. Acritarchs from the La Vid Shales (Emsian to Lower Couvinian) at Colle, León, Spain. *Palaeontographica Abt. B*, 158: 72-103.
- Cruz, N.M. 2004. Acritarcos. In: Carvalho, I.S. (ed.). *Paleontologia*. v.1: 405-410. Editora Interciência, Rio de Janeiro.

- Daemon, R.F. 1974 Integração dos resultados palinológicos aos de fauna e flora de camadas fossilíferas do Neopaleozóico da bacia do Paraná, Implicações estratigráficas e paleogeográficas. *Revista Unimar*, 1: 25-41.
- Daemon, R.F. & Quadros, L.P. 1970. Bioestratigrafia do Neopaleozóico da Bacia do Paraná. 24º Congresso Brasileiro de Geologia (Brasília), *Anais*, 1: 359-412.
- Daemon, R.F., Quadros, L.P. & Silva, L.C. 1967. Devonian Palynology and Biostratigraphy of the Paraná Basin. *Boletim Paranaense de Geociências*, 21-22: 99-132.
- Daemon, R.F., Quadros, L.P., Picarelli, A.T., Marques-Toigo, M. & Cazzulo-Klepzig, M. 1992. Arcabouço bioestratigráfico da Bacia do Paraná – Grupo Itararé. Fase 1: Palinologia quantitativa e a evolução paleoambiental do Grupo Itararé. *Relatório Interno PETROBRÁS* (projeto 01.02.41), Rio de Janeiro, 156 p., 9 anexos.
- Deflandre, G. 1935. Considérations biologiques sur les microorganismes d'origine planctonique conservés dans les silex de la craie. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 69: 213-244.
- Deflandre, G. 1937. Microfossiles des silex crétacés. Deuxième partie. Flagellés *incertae sedis* Hystrichosphaeridés. Sarcodinés. Organismes divers. *Annales de Paléontologie*, 26: 51-103.
- Deflandre, G. 1947a. Sur quelques microorganismes planctoniques des silex jurassiques. *Bulletin de l'Institut océanographique*, 921: 1-10.
- Deflandre, G. 1947b. Le probleme des Hystrichospheres. *Bulletin de l'Institut océanographique*, 918: 1-23.
- Deflandre, G. & Deflandre-Rigaud, M. 1965a. Remarques critiques sur le genre *Micrhystridium* Deflandre. *Revue de Micropaléontologie*, 8: 85-89.
- Deflandre, G. & Deflandre-Rigaud, M. 1965b. Acritarches II. Acanthomorphae 1. Genre *Micrhystridium* Deflandre sens Archives originales, Centre de documentations, Centre national de la recherche scientifique. *Fichier Micropaléontologique General*, 402 (1-5): 2176-2521.
- Deunff, J., 1954. *Veryhachium*, genre nouveau d'Hystrichosphères du Primaire. *Compte Rendu Sommaire de la Société géologique de France*, 13: 305-306.
- Deunff, J. 1955. Un microplancton fossile Dévonien á Hystrichosphères du Continent Nord-Américain. *Bulletin de la Microscopie Appliquée*, 2,5(11-12): 138-149.

- di Pasquo, M.M. 1999. *Palinologia, bioestratigrafia y correlacion de las asociaciones presentes en los Grupos Machareti y Mandiyuti, Neopaleozoico de Argentina*. Tese de Doutorado, Universidade de Buenos Aires, 480p.
- di Pasquo, M.M. & Azcuy, C.L. 1997. Palinología del Grupo Mandiyutí, Carbonífero Superior, Cuenca Tarija, Argentina. 10º Congreso Geológico Chileno (Antofagasta), *Actas*, 1: 475-479.
- di Pasquo, M.M., Azcuy, C.L. & Starck, D. 2001. Palinología de la Formación San Telmo en la Sierra San Antonio, provincia de Salta. Argentina. *Ameghiniana*, 38: 85-98.
- di Pasquo, M.M., Azcuy, C.A. & Souza, P.A. 2003a. Palinología del Carbonífero Superior del Subgrupo Itararé en Itaporanga, Cuenca Paraná, Estado de São Paulo, Brasil. Parte 1: sistemática de esporas y paleofitoplancton. *Ameghiniana*, 40(3): 277-296.
- di Pasquo, M.M., Azcuy, C.L. & Souza, P.A. 2003b. Palinología del Carbonífero Superior del Subgrupo Itararé en Itaporanga, Cuenca Paraná, Estado de São Paulo, Brasil. Parte 2: sistemática de polen y significado paleoambiental y estratigráfico. *Ameghiniana*, 40(3): 297-313.
- Dias-Fabrizio, M.A. 1981. Palinologia da Formação Rio Bonito na Área de Gravataí - Morungava, Rio Grande do Sul. *Pesquisas*, 14: 69-130.
- Dias-Fabrizio, M.A. 1983. Micrósporos da Bacia Carbonífera de Gravataí - Morungava, Permiano da Bacia do Paraná, Rio Grande do Sul, Brasil. 1º Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia (Porto Alegre), *Atas*, 1: 170-183.
- Dias, M.E.R. 1993. Palinologia do Grupo Itararé na Porção Centro-Sul do Rio Grande do Sul, Permiano da Bacia do Paraná, Brasil. *Pesquisas*, 20(2): 119-131.
- Dias, M.E. & Guerra-Sommer, M. 1994. Integração entre dados mega e microflorísticos na Jazida do Faxinal, Rio Grande do Sul: estudos preliminares. *Acta Geologica Leopoldensia*, 39(1): 249-260.
- Dornig, K.J. 1981. Silurian acritarchs from the type Wenlock and Ludlow of Shropshire, England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 34(2): 175-203.
- Dorning, K.J. 2005. Acritarchs. In: Selley, R., Cocks, L. & Pilmer, I. (eds.), *Encyclopedia of Geology*. v.1: 418-428. Elsevier, Amsterdam.
- Dotzler, N., Taylor, T.N. & Krings, M. 2007. A prasinophycean alga of the genus *Cymatiosphaera* in the Early Devonian Rhynie chert. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 147: 106-111.

- Downie, C. 1973. Observations on the nature of acritarchs. *Palaeontology*, 16: 239-259.
- Downie, C. & Sarjeant, W.A.S. 1963 On the interpretation and status of some hystrichosphaer genera. *Palaeontology*, 6: 83-96.
- Downie, C., Williams, G.L. & Sarjeant, W.A.S. 1961. Classification of fossil microplankton. *Nature*, 192: 471.
- Downie, C., Evitt, W.R. & Sarjeant, W.A.S. 1963. Dinoflagellates, hystrichospheres and the classification of the acritarchs. Stanford University. *Publications in Geological Sciences*, 7: 1-16.
- Eisenack, A. 1934. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. III. Und neue Mikrofossilien des bhmischen Silurs. *Palaeontologische Zeitschrift*, 16: 52-76.
- Eisenack, A. 1937. Neue Mikrofossilien des baltischen Silurs. IV. *Palaeontologische Zeitschrift*, 19: 217-243.
- Eisenack, A. 1938. Hystrichosphaerideen und verwandte Formen im baltischen Silur. *Zeitschrift für Geschiebeforschung und Flachlandsgeologie*, 14: 1-30.
- Eisenack, A. 1958. *Tasmanites* Newton 1875 und *Leiosphaeridia* n.g. als Gattungen der Hystrichosphaeridea. *Palaeontographica Abt. A*, 110: 1-19.
- Eisenack, A. 1963. Mitteilungen zur Biologie der Hystrichosphären und neue Arten. *Palaeontographica Abt. A*, 118: 207-216.
- Eisenack, A. 1965. Mikrofossilien aus dem Silur Gotlands. Hystrichospären, Problematika. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 122: 257-274.
- Eisenack, A., Cramer, F.H. & Díez, M. 1979. Katalog der fossilen Dinoflagellaten, Hystrichosphären und verwandten Mikrofossilien. Band VI: Acritarcha 3. Teil. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, Germany, 1104 p.
- El-Nakhal, H.A., Stephenson, M.H. & Owens, B. 2002. New Late Carboniferous-Early Permian palynological data from glacial sediments in the Kooli Formation, Republic of Yemen. *Micropaleontology*, 48: 222-228.
- Elsik, W.C., 1996. Fungi. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 293-305. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Engel, M.S. 1980. The Northwest European Pollen Flora, 19. Haloragaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 26: 199-207.

- Erdtman, G. 1953. On the difference between the pollen grains in *Alnus glutinosa* and those in *Alnus incana*. *Svensk Botanisk Tidskrift*, 47: 449-450.
- Evitt, W.R. 1963. A discussion and proposals concerning fossil dinoflagellates, hystrichospheres, and acritarchs, II. *National Academy of Sciences*, 49: 158-164.
- Eyles, N., Eyles, C.H., Apak, S.N. & Carlsen, G.M. 2001. Permian – Carboniferous tectono-stratigraphic evolution and petroleum potential of the northern Canning Basin, Western Australia. *AAPG Bulletin*, 85(6): 989-1006.
- Farr, E.L., Leussink, J.A. & Stafleu, F.A. 1979. Index nominum genericorum (plantarum). v.2. Eprolithus-Peersia. *Regnum Vegetabile*, 101: 631-1276.
- Fatka, O. & Brocke, R. 2008. Morphological variability and method of opening of the Devonian acritarch *Navifusa bacilla* (Deunff 1955) Playford 1977. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 108-123.
- Félix, C.M. 2009. A revision on selected Gondwanan species of vesicles from Late Paleozoic strata: Implications on biostratigraphic and paleogeographic distribution. 14° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Mar Del Plata), *Resúmenes*, p. 4.
- Fensome, R.A., Williams, G.L., Barss, M.S., Freeman, J.M. & Hill, J.M. 1990. Acritarchs and fossil prasinophytes: an index to genera species and infraspecific taxa. *American Association of Stratigraphic Palynologists (Contributions Series)*, 25: 1-771.
- Filipiak, P., 2005. Late Devonian and Early Carboniferous acritarchs and prasinophytes from the Holy Cross Mountains (central Poland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 134: 1-26.
- Foster, C.B. 1979. Permian plant microfossils of the Blair Athol Coal Measures, Baralaba Coal Measures, and Basal Rewan Formation of Queensland. *Geological Survey of Queensland*, 372(45): 1-154.
- Gamerro, J.C. & Archangelsky, S. 1981. Hallazgo de palinómorfos pérmicos en sedimentitas de la Formación Piedra Shotel, Estancia La Casilda y en la perforación Cañadón Pastos Blancos (YPF Ch CPB es-1), Chubut, Argentina. 2° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Porto Alegre), *Anais*, 1: 169-179.
- García, G. 1996. Palinología de la Formación El Imperial, Paleozoico Superior, Cuenca San Rafael, República Argentina. Parte II: granos de polen *incertae sedis*, acritarcas. *Ameghiniana*, 33: 7-34.

- González, F. 2009. Reappraisal of the organic-walled microphytoplankton genus *Maranhites*: morphology, excystment, and speciation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 154: 6-21.
- González, F., Moreno, C., López, M.J., Dino, R. & Antonioli, L. 2004. Palinoestratigrafía del Grupo Pizarroso-Cuarcítico del sector más oriental de la Faja Pirítica Ibérica, SO de España. *Revista Española de Micropaleontología*, 36: 279-304.
- Gradstein, F.M. & Ogg, J.G. 2009. The geologic time scale. In: Hedges, S.B. & Kumar, S. (eds.). *The Timetree of Life*. Oxford University Press, New York, 527p. [http://www.stratigraphy.org/column.php?id=Chart/Time Scale](http://www.stratigraphy.org/column.php?id=Chart/Time%20Scale). Setembro 2010.
- Grenfell, H.R. 1995. Probable fossil zygnematacean algal spore genera. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 84(3-4), 201-220.
- Guerra-Sommer, M., Marques-Toigo, M., Paim, P.S.G., Henz, G.I., Silveira, J.B.R. & Backheuser, Y. 1984. Estudo microflorístico e petrológico dos carvões da Mina do Faxinal, Formação Rio Bonito (Permiano), RS. *Boletim do Instituto Oceanográfico*, 15: 73-83.
- Guerra-Sommer, M., Marques-Toigo, M. & Corrêa da Silva, Z.C. 1991. Original Biomass and Coal Deposition In Southern Brazil (Lower Permian, Parana Basin). *Bulletin Societe Geologique De France*, 162(2): 227-237.
- Guerra-Sommer, M., Cazzulo-Klepzig, M., Formozo, M.L., Menegat, R. & Basei, M.A.S. 2005. New radiometric data from ash fall rocks in Candiota coal-bearing strata and the palynostratigraphic framework in southern Paraná Basin (Brazil). 12° Gondwana (Mendoza) *Abstracts*, p. 89.
- Guerra-Sommer, M., Cazzulo-Klepzig, M., Santos, J.O.S., Hartmann, L.A., Ketzer, J.M. & Formoso, M.L.L. 2008a. Radiometric age determination of tonsteins and stratigraphic constraints for the Lower Permian coal succession in southern Paraná Basin, Brazil. *International Journal of Coal Geology*, 74: 13–27.
- Guerra-Sommer, M., Cazzulo-Klepzig, M., Formoso, M.L.L., Menegat, R. & Mendonça, J.G. 2008b. U-Pb dating of tonstein layers from a coal succession of the southern Parana Basin (Brazil): A new geochronological approach. *Gondwana Research*, 14: 474-482.
- Gutiérrez, P.R. & Césari, S.N. 1988. Nuevas microfloras de la Formación Lagares (Carbonífero), provincia de La Rioja, República Argentina. *Ameghiniana*, 25: 85-96.
- Gutiérrez, P.R., Balarino, M.L., Escapa, I. & Cúneo, R. 2007. Formación Río Genoa (Pérmico Inferior, Cuenca Tepuel-Genoa, Chubut): nuevos datos sobre su contenido

- palinológico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (nueva serie)*, 2: 125-152.
- Gutiérrez, R.R., Césari, S.N. & Archangelsky, S. 1997. *Deusilites tenuistratus* sp. nov. (Acritarca) en el Permico inferior de la cuenca Chacoparanense (Argentina). *Ameghiniana*, 34: 247-250.
- Guy-Ohlson, D. 1992. *Botryococcus* as an aid in the interpretation of palaeoenvironmental depositional processes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 71: 1-15.
- Guy-Ohlson, D. 1996. Prasinophycean algae. In: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (eds.). *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 181-189. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Utah.
- Guy-Ohlson, D. & Boalch, G.T. 1992. Comparative morphology of the genus *Tasmanites* (Pterospermales, Chlorophyta). *Phycologia*, 31: 523-528.
- Hemer, D.O. & Nygreen, P.W. 1967. Algae, acritarchs and other microfossils incertae sedis from the Lower Carboniferous of Saudi Arabia. *Micropaleontology*, 13(2): 183-194.
- Hennelly, J.P.F. 1959. Spores and pollen from a Permian-Triassic transition. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, 83: 363-369.
- Hill, P.J. & Molyneux, S.G. 1988. Biostratigraphy, palynofacies and provincialism of Late Ordovician-Early Silurian acritarchs from northeast Libya. In: El-Arnauti, A., Owens, B. & Thusu, B. (eds.). *Subsurface Palynostratigraphy of Northeast Libya*. v.1: 27-43. Garyounis University, Benghazi, Libya.
- Hoffmeister, W.S., Staplin, F.S. & Malloy, R.E. 1955. Mississippian plant spores from the Hardinsburg Formation of Illinois and Kentucky. *Journal of Paleontology*, 29: 372-399.
- Holz, M. & Dias, M.E. 1997. Taphonomy of palynological records in a sequence stratigraphy framework: an example from the Eo-Permian from the Paraná Basin of southern Brazil. 15º Congresso Brasileiro de Paleontologia (São Pedro), *Anais*, 1: 163-163.
- Hyde, H.A. & Williams, D.A. 1944. The Right Word. *Pollen Analysis Circular* 8: 6.
- Jacobson, S.R. 1979. Acritarchs as paleoenvironmental indicators in Middle and Upper Ordovician rocks from Kentucky, Ohio, and New York. *Journal of Paleontology*, 53: 1197-1212.
- Jameson, D. 2009. Principles of Fluorescence Techniques. Recuperado em 4 junho 2009 de <http://www.fluorescence-foundation.org/lectures/chicago2009/lecture1.pdf>.

- Jankovská, V. & Komarék, J. 2000. Indicative value of *Pediastrum* and other coccal green algae in palaeoecology. *Folia Geobotanica*, 35: 59-82.
- Jansonius, J. & Hills, L.V. 1977/1981. Genera File of Fossil Spores. Department of Geology, University of Calgary (*Special Publication*), Calgary, Alberta.
- Jardiné, S., Combaz, A., Magloire, L., Peniguel, G. & Vachey, G. 1974 Distribution Stratigraphique des acritarches dans le Paleozoique du Sahara Algérien. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 18: 99-129.
- Jasper, A., Menegat, R., Guerra-Sommer, M., Cazzulo-Klepzig, M. & Souza, P.A. 2006. Depositional cyclicity and paleoecological variability in an outcrop of Rio Bonito Formation, Early Permian, Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 21(2): 276-293.
- Kar, R.K. & Bose, M.N. 1976. Palaeozoic spora dispersae from Zaïre (Congo): XII. Assise a couches de houille from Greinerville region. *Musée Royal de l'Afrique Centrale, 8^o Annalen*, 77: 23-113.
- Kemp, E.M. 1975. The palynology of Late Palaeozoic glacial deposits of Gondwanaland. In Campbell, K.S.W. (ed.), *Gondwana Geology*. Canberra: Australian National University Press, papers from the Gondwana Symposium, p. 397-416.
- Kützing, F.T. 1843. *Phycologia generalis oder, Anatomie Physiologie und Systemkunde der Tange*. Brockhaus, 458 p.
- Kützing, F.T. 1849. *Species algarum*. Brockhaus, Leipzig, 922 p.
- Le Hérissé, A. 2002. Paleoecology, biostratigraphy and paleogeography of Late Silurian to early Devonian acritarchs and Prasinophycean phycmata in well A161, Western Libya, North Africa. *Review of Paleobotany and Palynology*, 118: 359-395.
- Le Hérissé, A. & Gourvennec, R. 1995. Biogeography of upper Llandovery and Wenlock acritarchs. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 86: 111-133.
- Le Hérissé A., Gourvennec, R. & Wicander, R. 1997. Biogeography of late Silurian and Devonian acritarchs and prasinophytes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 98: 105-124.
- Le Hérissé, A., Servais, T. & Wicander, R. 2000. Devonian acritarchs and related forms. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg Frankfurt*, 220: 195-205.
- Leipnitz, B. 1981. *Estudo palinológico da Formação Palermo, Estado de Santa Catarina, Permiano, Bacia do Paraná, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 141 p.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinómorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

- Lele, K.M. & Chandra, A. 1972. Palynology of the marine intercalations in the Lower Gondwana of Madhia Pradesh, India. *Palaeobotanist*, 19(3): 253-262.
- Lele, K.M. & Shukla, M. 1980. Studies in the Talchir flora of India-12. Palynology of the Talchir Formation of Hutar Coalfield, Bihar. *Geophytology*, 10(1-2): 231-238.
- Li, J. 1987. Ordovician acritarchs from the Meitan Formation of Guizhou Province, southwest China. *Palaeontology*, 30: 613-634.
- Li, J., Servais, T. & Brocke, R. 2002. Chinese acritarch research: review and perspectives. *Review Palaeobotany Palynology*, 118: 181-193.
- Loeblich Jr, A.R. 1970. Morphology, ultra structure and distribution of Paleozoic acritarchs. *Proceedings of the North American Paleontological Convention*, part G, 2: 705-788.
- Longhim, M.E. 2007. *Palinoestratigrafia na passagem do Grupo Itararé ao Guatá (Carbonífero-Permiano), no sul do Estado do Paraná e norte do Estado de Santa Catarina, borda leste da Bacia do Paraná*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geologia Regional, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, 165 p.
- Longhim, M.E., Souza, P.A. & Rohn, R. 2002. Palinologia do Grupo Itararé na região de Salto (Carbonífero Superior), estado de São Paulo, Brasil. Parte 1- Palinologia Sistemática. *Revista Universidade Guarulhos*, 7(6): 43-60.
- Lüdingren, S. 1980. Algal microfossils of the form genus *Tetraporina* from Upper Cretaceous clays, southern Sweden. *Review Palaeobotany Palynology*, 30: 333-359.
- Marchand, L. 1895. Synopsis et tableau Synoptique des familles qui composent la Classe des Phycophytés (Algues, Diatomées et Bactériens). Paris: Societé D'Etat. 20p.
- Marques, J.C., Chemale Jr., F., Lopes, R.C., Souza, P.A., Justino, D. & Dussin, I.A. 2007. LA-ICP-MS U-Pb zircon age from an ash fall rock of the uppermost Rio Bonito Formation, Southern Paraná Basin. 4º Simpósio sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná (Armação de Búzios), *Anais*, p. 32.
- Marques-Toigo, M., Dias-Fabricao, M.E. & Cazzulo-Klepzig, M. 1982. Palynological and paleoecological characterization of Santa Rita Coalfield, Rio Grande do Sul, Paraná Basin, Lower Permian of Southern Brazil. *Acta Geológica Leopoldensia*, 16: 55-74.
- Marques-Toigo, M. & Correa da Silva, Z.C. 1984. On the origin of Gondwanic South Brazilian coal measures. *Comunicações do Serviço Geológico de Portugal*, 70(2): 151-160.

- Marques-Toigo, M. & Pons, M.E. 1974. Estudo palinológico do furo de sondagem P7 malha oeste da Bacia Carbonífera do Iruí, RS - Brasil. 28º Congresso Brasileiro de Geologia (Porto Alegre), *Anais*, 1: 503-515.
- Marques-Toigo, M., Cazzulo-Klepzig, M. & Dias-Fabício, M.E. 1981a. Interpretação da análise palinológica de camadas de carvão da área de Marins (PR), Paleozóico da Bacia do Paraná, Brasil. 3º Simpósio Regional de Geologia (Curitiba), *Atas*, 2: 322-335.
- Marques-Toigo, M., Dias-Fabício, M.E. & Piccoli, A.E.M. 1981b. Ocorrência de microfósseis marinhos na Região de Gravataí, RS. Permiano Inferior, Bacia do Paraná, Brasil. 2º Congresso Latino Americano de Paleontologia (Porto Alegre), *Anais*, 1: 201-207.
- Marques-Toigo, M., Correa da Silva, Z. C. & Herter, G.G. 1975. Geology and palynology of Candiota Coal Mine, RS, Brazil. 1º Congreso Argentino de Paleontología e Bioestratigrafía (Tucumán), *Actas*, 1: 401-428.
- Marques-Toigo, M., Dias-Fabício, M.E. & Cazzulo-Klepzig, M. 1984. A sucessão da Microflora nas Camadas de carvão da Bacia Carbonífera de Charqueadas- Formação Rio Bonito, RS, Brasil. *Boletim do IG-USP*, 15: 65-72.
- Martin, F. 1993. Acritarchs: A review. *Biological Reviews*, 68: 475-538.
- Martínez, M.A., Quattrocchio, M.E. & Prámparo, M.B. 2005. Análisis palinológico de la Formación Los Molles, Grupo Cuyo, Jurásico medio de la cuenca Neuquina, Argentina. *Ameghiniana*, 42(1): 67-92.
- Matos, S.L.F., Yamamoto, J.K., Riccomini, C., Hachiro, J. & Tassinari, C.C.G. 2001. Absolute dating of Permian ash-fall in the Rio Bonito Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, 4: 421-426.
- Maunder, P.M. 2008. *Bioestratigrafia do Devoniano da Bacia do Paraná-Brasil, com ênfase na Sub-Bacia de Alto Garças*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Universidade do Estado do Rio de Janeiro, 141 p.
- Mautino, L., Anzótegui, L. & Vergel, M. 1998. Palinología de la Formación Melo (Pérmico Inferior) en Arroyo Seco, departamento Rivera, República Oriental del Uruguay. Parte V: granos de polen, acritarcas e *incertae sedis*. *Ameghiniana*, 35: 299-314.
- McGregor, D.C. 1973. Lower and Middle Devonian spores of eastern Gaspé, Canada. I. Systematics. *Palaeontographica Abt. B*, 142: 1-77.

- McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hawksworth, D.L., Marhold, K., Nicolson, D.H., Prado, J., Silva, P.C., Skog, J.E., Wiersema, J.H. & Turland, N.J. 2007. *Código Internacional de Nomenclatura Botânica*. São Paulo, Ed. Rima. 181 p.
- McPhilemy, B. 1988. The value of fluorescence microscopy in routine palynofacies analysis: Lower Carboniferous successions from counties Armagh and Roscommon, Ireland. *Review Palaeobotany Palynology*, 56: 345-359.
- Meyer, K.E.B. & Marques-Toigo, M. 2000. O significado paleoambiental da microflora dos carvões da malha IV, Mina de Candiota, RS, Permiano da Bacia do Paraná, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos*, 5(volume especial): 17-20.
- Milani, E.J., Melo, J.H.G, Souza, P.A., Fernandes, L.A. & França, A.B. 2007. Bacia do Paraná. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15(2): 265-287.
- Mizusaki A.M.P., Thomaz-Filho A., Milani E.J. & Césero P. 2002. Mesozoic and Cenozoic igneous activity and its tectonic control in northeastern region of Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 15(2): 183-198.
- Modie, B.N. & Le Hérisse, A. 2009. Late Palaeozoic palynomorph assemblages from the Karoo Supergroup and their potential for biostratigraphic correlation, Kalahari Karoo Basin, Botswana. *Bulletin of Geosciences*, 84(2): 337-358.
- Molyneux, S.G., Manger, W. & Owens, B. 1984. Preliminary account of Late Devonian palynomorph assemblages from the Bedford Shale and Berea Sandstone Formations of central Ohio, U.S.A. *Journal of Micropalaeontology*, 3(2): 41-51.
- Molyneux, S.G., Le Hérisse, A. & Wicander, R. 1996. Palaeozoic Phytoplankton. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. v.2: 493-529. American Association of Stratigraphic Palynologist Foundation, Utah.
- Montenari, M. & Leppig, U. 2003. The Acritarcha: their classification morphology, ultrastructure and palaeoecological/palaeogeographical distribution. *Paläontologische Zeitschrift*, 77: 173-194.
- Mori, A.L.O. 2010. *Análise palinoestratigráfica de depósitos permianos da Bacia do Paraná no sul do estado do Rio Grande do Sul, Brasil: uma nova proposta bioestratigráfica*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, UFRGS, 289 p.
- Mori, A.L.O. & Souza, P.A. 2010. Palinologia das formações Rio Bonito e Palermo (Permiano Inferior, Bacia do Paraná) em Candiota, Rio Grande do Sul, Brasil: novos dados e implicações bioestratigráficas. *Ameghiniana*, 47: 61-78.

- Mori, A.L.O., Souza, P.A., Marques, J.C. & Lopes, R.C. 2012. A new U–Pb zircon age dating and palynological data from a Lower Permian section of the southernmost Paraná Basin, Brazil: biochronostratigraphical and geochronological implications for Gondwanan correlations. *Gondwana research*, 21: 654–669.
- Mullins, G.L., Aldridge, R.J. & Siveter, D.J., 2004. Microplankton associations, biofacies and palaeoenvironment of the type lower Ludlow Series, Silurian. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 130: 163-194.
- Mullins, G.L. & Servais, T. 2008. The diversity of the Carboniferous phytoplankton. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 149(1-2): 29-49.
- Nahuys, J., Alpern, B. & Ybert, J.P. 1968. Estudo palinológico e petrográfico de alguns carvões do sul do Brasil. *Boletim Técnico do Instituto Tecnológico do Rio Grande do Sul*, 46: 3-61.
- Naumova, S.N. 1939. Spores and pollen of coals of the U.S.S.R. 17^o International Geological Congress (Moscow), 1937, 1: 353-364.
- Neregato, R., Souza, P.A. & Rohn, R. 2008. Registros Palinológicos Inéditos nas Formações teresinae Rio do Rasto (Permiano, Grupo Passa Dois, Bacia do Paraná). Implicações biocronoestratigráficas e paleoambientais. *Pesquisas em Geociências*, 35(2): 9-21.
- Norris, R.E. 1980. Prasinophytes. In: Cox, E.R (ed.). *Phytozoozoetes*. 1: 85-146. Elsevier.
- Oliveira, S.F. 1997. *Palinologia da seqüência Devoniana da Bacia do Paraná no Brasil, Paraguai e Uruguai: Implicações biocronoestratigráficas, paleoambientais e paleogeográficas*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, 232 p.
- Oltmanns, F. 1904. *Morphologie und biologie der algen*. 1: 1-733.
- Ottone, E.G. & Mancuso, A.C. 2006. Algas Chlorococcales como indicadores paleoambientales: Nuevos datos de la Formación Los Rastros, Triásico Medio a Superior del centro-oeste de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia*, 8: 209-220.
- Ottone, E.G. 1989. Palynoflores de la Formation Santa Máxima, Paléozoïque Supérieur, République Argentine. *Palaeontographica Abt. B*, 231: 89-117.
- Ottone, E.G. 1996. Devonian palynomorphs from the Los Monos Formation, Tarija Basin, Argentina. *Palynology*, 20: 101-151.

- Ottone, E.G., Mancuso, A.C. & Resano, M. 2005. Miospores and chlorococcalean algae from the Los Rastros Formation, Middle to Upper Triassic of central-western Argentina. *Ameghiniana*, 42: 347-362.
- Parcher, A. 1932. *Süßwasser-Flora Mitteleuropas. Zygnematales*. Germany. 222p.
- Pereira, Z. 2004. Glossário de Palinologia: banco de dados mantido pela INETI/e-Geo (Sistema Nacional de Informação Científica). Disponível em: <http://e-geo.ineti.pt/bds/palinologia/default.htm>
- Pérez Loinaze, V. & Césari, S. 2004. Palynology of the Estratos de Mascasín, Upper Carboniferous, Paganzo Basin, Argentina: systematic descriptions and stratigraphic considerations. *Revista Española de Micropaleontología*, 36: 407-438.
- Perez Loinaze, V.S., Césari, S.N., López Gamundí, O. & Buatois, L. 2010. Palynology of the Permian San Miguel Formation (Western Paraná Basin, Paraguay): Gondwanan biostratigraphic correlations. *Geologica Acta*, 8(4): 483-493.
- Picarelli, A.T. & Marques-Toigo, M. 1985. Estudo Palinológico das Camadas de Carvão S2 e I na sondagem D 112, Minas do Leão, RS, Brasil. In: Campos, D.A., Ferreira, C.S., Brito, I.M. & Viana, C.F. (Org.). *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos* (2ª ed.). Brasília: Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM), 27: 409-418.
- Picarelli, A.T., Dias-Fabício, M.A. & Cazzulo-Klepzig, M. 1987. Considerações sobre a Paleoeologia e a Palinologia da Jazida Carbonífera de Santa Terezinha, RS, Brasil – Permiano da Bacia do Paraná. 3º Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia (Curitiba), *Atas*, 1: 351-372.
- Piccoli, A.E.M., Marques-Toigo, M. & Correa da Silva, Z. 1985a. Environments of deposition and facies changes in Charqueadas-Santa Rita coalfield, Rio Grande do Sul, southern Brazil. 10º Congress International Stratigraphie et Geologie du Carbonifere (Madri), 1983, *Compte Rendu*, 3: 213-221.
- Piccoli, A.E.M., Marques-Toigo, M., Dias-Fabício, M.E. & Cazzulo-Klepzig, M. 1985b. Correlação de sequências sedimentares na Bacia Carbonífera de Charqueadas (RS) com base em dados lito e biofaciológicos. 8º Congresso Brasileiro de Paleontologia, 1983, *Série Geologia*, 27: 419-426.
- Piccoli, A.E.M., Menegat, R., Guerra-Sommer, M., Marques-Toigo, M. & Porcher, C.C. 1991. Faciologia da seqüência sedimentar das folhas de Quitéria e Várzea do Capivarita, Rio Grande do Sul. *Pesquisas*, 18(1): 31-43.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinóforos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

- Playford, G. 1977. Lower to Middle Devonian acritarchs of the Moose River Basin, Ontario. *Geological Survey of Canada Bulletin*, 279: 1-87.
- Playford, G. 2003. Acritarchs and prasinophyte phycomata: a short course. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contributions Series*, 41: 1-39.
- Playford, G. & Dino, R. 2000. Palynostratigraphy of upper Palaeozoic strata (Tapajós Group), Amazonas Basin, Brazil: Part two. *Palaeontographica Abt. B*, 255: 87-145.
- Playford, G. & Wicander, R. 2006. Organic-walled microphytoplankton of the Sylvan Shale (Richmondian: Upper Ordovician), Arbuckle Mountains, southern Oklahoma, U.S.A. *Bulletin of Oklahoma Geological Survey*, 148: 1-116.
- Pons, M.E. 1976. Estudo palinológico do Sub-Grupo Itararé na "Coluna White", Permiano Inferior, Santa Catarina, Brasil. II Parte. *Ameghiniana*, 13(3-4): 235-253.
- Pöthe de Baldis, E.D. 1974. El microplancton de Devónico Medio de Paraguay. *Revista Española de Micropaleontología*, 6(3): 367-369.
- Potonie, R. & Lele, K.M., 1961. Studies in the Talchir Flora of India - 1. Spores dispersae from the Talchir Beds of South Rewa Gondwana Basin. *The Palaeobotanist*, 8: 22-37.
- Prauss, M., Ligouis, B. & Luterbacher, H. 1991. Organic matter and palynomorphs in the "Posidonienschiefer" (Toarcian, Lower Jurassic) of southern Germany. In: Tyson, R.V. & Pearson, T.H. (eds.), *Modern and Ancient Continental Shelf Anoxia. Geological Society Special Publication* 58: 335-351.
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 143: 1-81.
- Quadros, L.P. 1982. Distribuição bioestratigráfica dos Chitinozoa e Acritarchae na Bacia do Parnaíba. *Petrobrás - SINTEP*, 12: 1-76.
- Quadros, L.P. 1985. Natureza do contato entre as formações Trombetas e Maecuru (Bacia do Amazonas). *DNPM (Série Geologia)*, 27: 435-441.
- Quadros, L.P. 1986. Ocorrências de Microfósseis (Acritarchae) Ordovicianos na sub-bacia do Alto Amazonas, Brasil. *Boletim Técnico da Petrobrás*, 29(3): 181-191.
- Quadros, L.P. 1999. Silurian-Devonian acritarch assemblages from Parana Basin: an update and correlation with northern Brazilian basins. In: Rodrigues, M.A.C., Pereira, E (eds.). *Ordovician-Devonian Palynostratigraphy in Western Gondwana: Update, Problems and Perspectives*. UERJ, 1: 105-145.
- Quadros, L.P. 2002. Acritarchos e Tasmanites do Permo-Carbonífero da bacia do Paraná. *Revista do Instituto Geológico de São Paulo*, 23: 39-50.

- Quintavalle, M. & Playford, G. 2008. Stratigraphic distribution of selected acritarchs in the Ordovician subsurface, Canning Basin, Western Australia. *Revue de Micropaléontologie*, 51(1): 23-37.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 2007. *Biologia vegetal*. (7^a ed.) Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 728 p.
- Remy, W. 1975. The floral changes at the Carboniferous–Permian boundary in Europe and North America. In: Barlow, J.A. (ed.). *The Age of the Dunkard – Proceedings of the First I.C. White Memorial Symposium*, 1: 305-343.
- Riegel, W. 2008. The Late Palaeozoic phytoplankton blackout - Artefact or evidence of global change?. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148(2-4): 73-90.
- Rocha-Campos, A.C., Basei, M.A.S., Nutman, A.P. & Santos, P.R. 2006. Shrimp U-Pb Zircon geochronological calibration of the Late Paleozoic Supersequence, Paraná Basin, Brazil. 5^o South American Symposium on Isotopic Geology (Punta del Este), *Short Papers*, 1: 298-301.
- Rocha-Campos, A.C., Basei, M.A.S., Nutman, A.P. & Santos, P.R. dos. 2007. SHRIMP U-PB zircons ages of the late Paleozoic sedimentary sequence, Paraná Basin, Brazil. 4^o Simpósio sobre Cronoestratigrafia da Bacia do Paraná (Búzios), *Boletim de Resumos*, p. 33.
- Robert, P. 1981. Classification of organic matter by means of fluorescence; application to hydrocarbon source rocks. *International Journal of Coal Geology*, 1: 101-137.
- Round, F.E. 1971. The taxonomy of the Chlorophyta II. *British Phycological Journal*, 6: 235-264.
- Rubinstein, C.V. 1993. Acritarchs from the Upper Silurian of San Juan, Argentina: Biostratigraphy and palaeogeography. In: Molyneux, S. & Doming, K. (eds.), *Contributions to acritarch and chitinozoan research, Special Papers in Paleontology*, 48: 67-78.
- Rubinstein, C.V. 1995. Acritarchs from the Upper Silurian of Argentina: Their relationship with Gondwana. *Journal of South American Earth Sciences*, 8(1): 103-115.
- Rubinstein, C.V. & Toro, B.A. 2001. Review of acritarch biostratigraphy in the Arenig of Eastern Cordillera, northwestern Argentina. New data and calibration with the graptolite zonation. In: Weiss R.H. (eds.), *Contributions to Geology and Palaeontology of Gondwana – In honour of Helmut Wopfner*.1: 421-439. Geological Institute, University of Cologne Germany.

- Rubinstein, C.V., Le Hérissé, A. & Steemans, P. 2008. Lochkovian (Early Devonian) acritarchs and prasinophytes from the Solimões Basin, northwestern Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 249(2): 167-184.
- Saad, A.R. 1977. *Estratigrafia do Subgrupo Itararé no centro sul do Estado de São Paulo*. Dissertação de mestrado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 107p.
- Santos, R.V., Souza, P.A., Alvarenga, C.J.S. de, Dantas, E.L., Pimentel, M.M., Oliveira, C.G. & Araújo, L.M. 2006. Shrimp U–Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, 9: 456-463.
- Sarjeant, W.A.S. & Stancliffe, R.P.W. 1994. The *Micrhystridium* and *Veryhachium* complexes (Acritarcha: Acanthomorphytae and Polygonomorphytae): a taxonomic reconsideration. *Micropaleontology*, 40(1): 1-77.
- Sarjeant, W.A.S. 1967. Observations on the acritarch genus *Micrhystridium* (Deflandre). *Revue de Micropaléontologie*, 9(4): 201-208.
- Sarjeant, W.A.S. 1974. *Fossil and Living Dinoflagellates*. Academic Press, London, New York, 182 p.
- Schopf, Wilson & Bentall 1944.
- Segroves, K.L. 1967. Cutinized microfossils of probable nonvascular origin from the Permian of Western Australia. *Micropaleontology*, 13(3): 289-305.
- Segroves, K.L. 1967. Cutinized microfossils of probable nonvascular origin from the Permian of Western Australia. *Micropaleontology*, 13(3): 289-305.
- Servais, T., Li, J., Molyneux, S.G. & Raevskaya, E. 2003. Ordovician organic-walled microphytoplankton (acritarch) distribution: the global scenario. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 195: 149-172.
- Smaniotto, L.P., Fischer, T.V., Souza, P.A. & Iannuzzi, R. 2006. Palinologia do Morro Papaléo, Mariana Pimentel (Permiano Inferior, Bacia do Paraná), Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(3): 311-322.
- Smittenberg, R.H., Baas, M., Schouten, S. & Sinninghe Damsté, J.S. 2003. The demise of the alga *Botryococcus braunii* from a Norwegian fjord is due to early eutrophication. In: Smittenberg, H. (ed.), *Holocene environmental changes disclosed from anoxic fjord sediments by biomarkers and their radiocarbon content*. 1: 115-126. Proefschrift Universiteit Utrecht, Utrecht.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinomorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

- Sommer, F.W. 1956. Novas espécies de *Tasmanites* do Devoniano do Pará. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 28: 455-463.
- Souza, P.A. 1996. *Palinologia e bioestratigrafia do Subgrupo Itararé em Araçoiaba da Serra (Westphaliano, Bacia do Paraná), Estado de São Paulo, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, 192 p.
- Souza, P.A. 1998. Palaeoenvironmental considerations about the Itararé Subgroup at Araçoiaba da Serra, State of São Paulo, (Upper Carboniferous, Paraná Basin), Brazil. *Ameghiniana*, 35(3): 315-320.
- Souza, P.A. 2000. *Palinobioestratigrafia do Subgrupo Itararé, Carbonífero/Permiano, na porção nordeste da Bacia do Paraná (SP/PR, Brasil)*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, 199 p.
- Souza, P.A. 2003. New Palynological data of the Itararé Subgroup from the Buri Coal (Late Carboniferous, Paraná Basin), São Paulo State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 5: 49-58.
- Souza, P.A. 2006. Late Carboniferous palynostratigraphy of the Itararé Subgroup, northeastern Paraná Basin, Brazil. *Review of Paleobotany and Palynology*, 138: 9-29.
- Souza, P.A. & Callegari, L.M. 2004. An Early Permian palynoflora from the Itararé Subgroup, Paraná Basin, Brazil. *Revista Española de Micropaleontologia*, 36(3): 439-450.
- Souza, P. A. & Marques-Toigo, M. 2003. An overview on the Palynostratigraphy of the Upper Paleozoic strata of the Brazilian Paraná Basin. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5(2): 205-214.
- Souza, P. A. & Marques-Toigo, M. 2005. Progress on the palynostratigraphy of the Permian strata in Rio Grande do Sul State, Paraná Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 77(2): 353-365.
- Souza, P.A., Amaral, P.G.C. & Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 2006. A Late Carboniferous palynoflora from the Itararé Subgroup (Paraná Basin) in Campinas, São Paulo State, Brazil. *Revue de Micropaléontologie*, 49(2): 105-115.
- Souza, P.A., Batezelli, C.V.B., di Pasquo, M., Azcuy, C.L., Saad, A.R. & Perinotto, J.A.J. 2000. Ocorrência de palinomorfos no Subgrupo Itararé (C/P da Bacia do Paraná) em Jundiá (SP, Brasil). *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, 5(volume especial): 28-32.

- Souza, P.A., Petri, S. & Dino, R. 2003. Late Carboniferous palynology from the Itararé Subgroup (Paraná Basin) at Araçoiaba da Serra, São Paulo State, Brazil. *Palynology*, 27: 39-74.
- Souza, P.A., Félix, C.M., Pérez-Aguilar, A. & Petri S. 2010. Pennsylvanian palynofloras from the Itu rhythmites (Itararé Subgroup, Paraná Basin) in São Paulo State, Brazil. *Revue de Micropaléontologie*, 53(2): 69-83.
- Staplin, F.L. 1961. Reef-controlled distribution of Devonian Microplankton in Alberta. *Palaeontologie*, 4(3): 392-424
- Staplin, F.L., Jansonius, J. & Pocock, S.A.J. 1965. Evaluation of some acritarchous hystnchosphere genera. *Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie, Abhandlungen*, 123: 167-201.
- Stephenson, M.H. 2009. The age of the Carboniferous-Permian Converrucosisporites confluesn Opper Biozone: New data from the Ganigobis Shale Member (Dwyka Group) of Namibia. *Palynology*, 33(1): 167-177.
- Stevens, M.K. & Apak, S.N. 1999. GSWA Empress 1 and 1^a well completion report, Yowalga Sub-basin, Officer Basin, Western Australia. *Geological Survey of Western Australia*, 4: 1-110.
- Stricanne, L., Munnekec, A., Pross, J. & Servais, T. 2004. Acritarch distribution along an inshore-offshore transect in the Gorstian (Lower Ludlow) of Gotland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 130: 195-216.
- Strother, P.K. 2008. A speculative review of factors controlling the evolution of phytoplankton during Paleozoic time. *Revue de Micropaléontologie*, 51: 9-21.
- Strother, P.K. 1996. Acritarchs. In: Jansonius, J. & McGregor, D.C. (Eds.). *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 81–106. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.
- Sundaram, D. 1986. *Palinologia do Subgrupo Itararé (Neopaleozóico), Bacia do Paraná, no estado de São Paulo, Brasil*. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, 311 p.
- Tappan, H. 1980. *The Paleobiology of Plant Protists*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, U.S.A. 1028 p.
- Tappan, H. & Loeblich, A.R. 1973. Evolution of the oceanic plankton. *Earth-Science Reviews*, 9: 207-240.

- Thomson, P.W. & Pflug, H. 1953. Pollen und Sporen der mitteleuropäischen Tertiärs. *Palaeontographica Abt. B*, 94: 1-138.
- Tiwari, R.S. 1964. New miospore genera in the coals of Barakar Stage (Lower Gondwana) of India. *Palaeobotanist*, 12(3): 250-259.
- Tiwari, R.S. 1965. Miospore assemblage in some coals of Barakar Stage (Lower Gondwana) of India. *Palaeobotanist*, 13(2): 168-214, 9 pl.
- Tiwari, R.S. & Navale, G.K.B. 1967. Pollen and spore assemblages in some coals of Brasil. *Pollen et Spores*, 9: 583-606.
- Tongiorgi, M., Yin Leiming & Di Milia, A. 1995. Arenigian acritarchs from the Daping Section (Yangtze Gorges area, Hubei province, southern China) and their palaeogeographic significance. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 86: 13-48.
- Torsvik, T.H. & Cocks, L.R.M. 2004. Earth geography from 400 to 250 Ma: a palaeomagnetic, faunal and facies review. *Journal of the Geological Society*, 161: 555-572.
- Trainor, F. R. 1970. Algal morphogenesis: nutritional factors. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 175: 749-756.
- Traverse, A. 2008. *Paleopalynology*. Dordrecht: Springer, U.S.A. 813p.
- Trindade, V.S.F. 2010. *Estudo do microfítotplâncton da Formação Pimenteira (Devoniano Médio), Bacia do Parnaíba*. Dissertação de mestrado, IGEO, Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ), 73p.
- Turner, N.E., Spinner, E., Spode, F. & Wignall, P.B. 1994. Palynostratigraphy of a Carboniferous transgressive systems tract from the earliest Alportian (Namurian) of Britain. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 80: 39-54.
- Tyson, R.V. 1995. *Sedimentary Organic Matter: Organic Facies and Palynofacies*. Chapman & Hall. London, 615 p.
- van der Zwan, C.J. 1979. Aspects of Late Devonian and Early Carboniferous palynology of southern Ireland. I. The *Cyrtospora cristifer* morphon. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 28: 1-20.
- van Geel, B. & Grenfell, H.R. 1996. Spores of Zygnemataceae. In: Jansonius, J., McGregor, D.C. (eds.), *Palynology: Principles and Applications*. v.1: 173-179. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, Utah.

- van Gijzel, P. 1967. Palinology and fluorescence microscopy. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2: 49-79.
- van Oyen, F.H. 1963. Compte rendu de la réunion du Groupe 9 Acritarcha (ex Hystrichosphères) de la Commission Internationale de Microflore du Paléozoïque. France. *Société Nationale des Pétroles d'Aquitaine*, 24 p.
- Vanguetaine, M. 1986. Late Devonian and Carboniferous acritarch stratigraphy and paleogeography. *Annales de la Société Géologique de Belgique*, 109: 93-102.
- Vavrdová, M. & Isaacson, P.E. 1999. Late Famennian phytogeographic provincialism: evidence for a limited separation of Gondwana and Laurentia. In: Feist, R., Talent, J.A. & Daurer, A. (eds.), *North Gondwana: Mid-Paleozoic Terranes, Stratigraphy and Biota*. 54: 453-463. Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt, Viena.
- Vavrdová, M. 1974. Geographical differentiation of Ordovician acritarch assemblages in Europe. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 18: 171-175.
- Vaz, P.T., Rezende, N.G.A.M., Wanderley Filho, J.R. & Travassos, W.A.S. 2007. Bacia do Parnaíba. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, 15(2): 253-263.
- Vazquez Nístico, B. & Césari, S.N. 1987. Nuevos elementos paleoflorísticos de la Formación Guandacol (Carbonífero) en la Cuesta de Huaco, provincia de San Juan. 7º Simposio de Paleobotánica y Palinología (Buenos Aires), *Actas*, 1: 71-74.
- Vecoli, M. & Le Hérisse, A. 2004. Biostratigraphy, taxonomic diversity and patterns of morphological evolution of Ordovician acritarchs (organic-walled microphytoplankton) from the northern Gondwana margin in relation to palaeoclimatic and palaeogeographic changes. *Earth Science Reviews*, 67: 267-311.
- Vergel, M. 1991. *Palinología del Neopaleozoico en la Cuenca Chacoparanense, Argentina*. Tese de doutorado, Biblioteca Facultad Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lilo (UNT), Tucumán, 254 p.
- Vergel, M.M. & Luna, F. 1992. Registros palinológicos en sedimentos del Neopaleozoico de la Sierra de Paimán, La Rioja, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 17: 161-168.
- Vergel, M.M., 1987a. Consideraciones sobre el contenido microflorístico de la perforación YPF SE AB Paleozoico Superior, Arbol Blanco, provincia de Santiago Del Estero, Argentina. 7º Simposio Argentino de Paleobotánica e Palinología (Buenos Aires), *Actas*, 1: 75-78.

- Vergel, M.M. 1987b. Palinología del Paleozoico Superior en la perforación YPF J1 (Josefina), Provincia de Santa Fe, Argentina. II. Anteturma Variegerminantes, grupo Acritarcha e *incertae sedis*. *Ameghiniana*, 24: 67-80.
- Veroslavsky, G., Daners, G. & Santa Ana, H. 2003. Rocas sedimentarias pérmicas de la plataforma continental uruguaya: el prerift de la Cuenca de Punta del Este. *Geogaceta*, 34: 203-206.
- Vidotti, E.L. & Rollemberg, M.D. 2004. Algas: da economia nos ambientes aquáticos a bioremediação e à química analítica. *Química Nova*, 1: 139-145.
- Wake, L.V. & Hillen, L.W., 1980. Study of a “bloom” of the oil-rich alga *Botryococcus braunii* in the Darwin River Reservoir. *Biotechnology and Bioengineering*, 22: 1637-1656.
- Wall, D. 1965. Microplankton, pollen and spores from de lower jurassic in Britain. *Micropaleontology*, 11(2): 151-190.
- Weschenfelder, J., Kirchheim, R.E., Scherer, C.M.S. & Cazzulo-Klepzig, M. 1994. Ocorrência de rochas sedimentares Gondwânicas Eo-Permianas sobre a borda leste do escudo sul-rio-grandense. *Acta Geológica Leopoldensia*, 39(2): 599-614.
- Wetzel, O. 1933. Die in organischer Substanz erhaltenen Mikrofossilien des baltischen Kreide-Feuersteins mit einem sedimentpetrographischen und stratigraphischen Anhang. *Palaeontographica Abt. A*, 78: 1-110.
- Wicander, R. 1975. Fluctuations in a Late Devonian–Early Mississippian phytoplankton flora of Ohio. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 17: 89-108.
- Wicander, E.R. & Playford, G. 1985. Acritarchs and spores from the Upper Devonian Lime Creek Formation, Iowa, USA. *Micropaleontology*, 31(2): 97-138.
- Wicander, R. & Playford, G. 2008. Upper Ordovician microphytoplankton of the Bill's Creek Shale and Stonington Formation, Upper Peninsula of Michigan, U.S.A.: biostratigraphy and paleogeographic significance. *Revue de Micropaléontologie*, 51(1): 39-66.
- Wicander, E.R. & Wood, G.D. 1981. Systematics and biostratigraphy of the organic-walled microphytoplankton from the Middle Devonian (Givetian) Silica Formation, Ohio, USA. *American Association of Stratigraphic Palynologists, Contribution Series*, 8: 1-137.
- Williams, D.B. & Sarjeant, W.A.S. 1967. Organic-walled micro fossils as depth and shoreline indicators. *Marine Geology*, 5: 389-412.

Félix, C.M. Tese de doutoramento, 2012. Nova abordagem para o tratamento taxonômico de determinadas espécies de palinomorfos do Paleozóico Superior do Gondwana, com ênfase na Bacia do Paraná, Brasil.

Winslow, M. 1962. Plant spores and other microfossils from the Upper Devonian and Lower Mississippian rocks of Ohio. *Geological Survey Professional Paper Journal*, 364: 1-89.

Ybert, J.P. 1975. Étude des miospores du Basin Houiller de Candiota-Hulha Negra, Rio Grande do Sul, Bresil. *Pesquisas*, 5: 181-226.