

NOVA BRIÓFITA DO CARBONÍFERO INFERIOR DA BOLÍVIA

NELSA CARDOSO

Programa de Pós-graduação em Geociências, UFRGS, Cx. P. 15.001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
liegeff@terra.com.br

ROBERTO IANNUZZI

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, UFRGS, Cx. P. 15.001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.
roberto.iannuzzi@ufrgs.br

RESUMO – Uma nova briófito, *Hepaticites simpliciformis* sp. nov. do Carbonífero Inferior da Bolívia é apresentada. Corresponde a uma planta talóide, sem rizóides ou estruturas férteis preservadas. Pseudonervura proeminente, costelas sobre as alas e impressões celulares estão presentes, enquanto que poros superficiais não foram observados. A estrutura do talo é muito semelhante à encontrada em membros atuais da Família Metzgeriaceae e, portanto, *Hepaticites simpliciformis* sp. nov. é uma forma que pode ser relacionada às hepáticas. O material estudado está associado a elementos da “Flora *Nothorhacopteris*” sensu Iannuzzi & Rösler (*Archaeocalamites* sp., *Nothorhacopteris kellybelenensis*, *Triphyllopteris boliviana*, ?*Sphenopteridium intermedium*) e foi coletado em depósitos da Formação Siripaca (Grupo Ambo, Bacia do Titicaca) gerados em planície aluvial pantanosa, na Península de Copacabana, Lago Titicaca. A Formação Siripaca é de idade eocarbonífera tardia (Viseano tardio – Serpukoviano precoce). Logo, a espécie descrita pode ser considerada como o mais antigo registro de briófito para a América do Sul. A “Flora *Nothorhacopteris*” corresponde a comunidades de terrenos baixos que viveram sob um clima temperado quente em ambientes onde, localmente, desenvolveram-se condições para a formação de turfeiras. A presença de briófitas nesta flora confirma os altos níveis de umidade nos ambientes correspondentes a estes níveis da Formação Siripaca.

Palavras-chave: Briófito, Altiplano Boliviano, Formação Siripaca, Carbonífero Inferior.

ABSTRACT – A NEW BRYOPHYTE FROM THE LOWER CARBONIFEROUS OF BOLIVIA. A new bryophyte, *Hepaticites simpliciformis* sp. nov., from Lower Carboniferous of Bolivia is a thalloid plant without rhizoids or fertile structures. Midrib, cellular impressions and laminar “ribs” are present while superficial pores are not observed. The thallus structure is similar to the living Metzgeriaceae family, so, *Hepaticites simpliciformis* sp. nov. is possibly a liverwort. The studied material is associated with elements of the “*Nothorhacopteris* Flora” sensu Iannuzzi & Rösler (*Archaeocalamites* sp., *Nothorhacopteris kellybelenensis*, *Triphyllopteris boliviana*, ?*Sphenopteridium intermedium*), and was collected in the Siripaca Formation (Ambo Group, Titicaca Basin) on the Copacabana Peninsula, Titicaca Lake, that represents deposits of a swampy alluvial plain sequence. The Siripaca Formation is dated as latest Early Carboniferous (Late Visean – earliest Serpukhovian). Hence, the species shown can be considered the oldest record of bryophytes in South America. The “*Nothorhacopteris* Flora” corresponds to lowland communities that lived under a warm-temperate climate in environments where peat-forming conditions were locally developed. The presence of bryophytes associated with this flora confirms the high levels of moisture for the environment in this part of the Siripaca Formation.

Key words: Bryophyte, Bolivian Altiplano, Siripaca Formation, Lower Carboniferous.

INTRODUÇÃO

As briófitas têm sido interpretadas como um grupo ecologicamente intermediário entre as algas verdes e as plantas vasculares. As briófitas atuais estão distribuídas entre 900 gêneros compostos por 24.000 a 25.000 espécies, enquanto que, entre os fósseis, foram encontradas menos de 100 espécies distribuídas entre o Paleozóico e Mesozóico (Meyen, 1987). A maioria das formas do Paleozóico é talosa e

está relacionada com Metzgeriineae (Taylor & Taylor, 1993), sendo a mais antiga a espécie *Pallavicinites devonicus* (= *Hepaticites devonicus* Hueber) do Devoniano Superior. Musgos verdadeiros (= *Muscites plumatus*) foram encontrados a partir do Carbonífero Inferior, enquanto que a ocorrência de antóceros está baseada em esporos provenientes do Cretáceo (Miller, 1982). O registro fóssil de briófitas é raro devido à falta de um tecido de resistência potencialmente fossilizável nestes vegetais. Por isso, a determinação da his-

tória evolutiva deste grupo de plantas, desde a sua origem até as formas atuais, não é tão clara, pois ou há falta de evidências paleontológicas que nos levem a uma total compreensão das briófitas, ou ainda não se distinguem totalmente entre os antigos grupos extintos aqueles de afinidade briofítica, por terem assumido formas tão diferentes das atuais (Taylor & Taylor, 1993).

As briófitas têm sua origem relacionada a duas principais linhagens, ainda duvidosas. Para alguns autores teriam originado-se das algas, enquanto outros atribuem sua derivação da degeneração das Rhyniophytas. Evidências existem para ambos os pontos de vista, mas parece não haver ligação tão direta com as algas, por falta de compatibilidade química e sua associação com as plantas vasculares, no entanto, é apoiada no tipo de pigmento, padrão biossintético e tipo de gametângios (Chandra, 1995). Acredita-se ainda, que seus três grandes grupos, Hepatophyta, Bryophyta e Anthocerotophyta, têm origem distinta. No entanto, a evolução e origem das briófitas continuam sendo um complexo problema pela falta de registro fóssil (Taylor & Taylor, 1993).

Na América do Sul, as mais antigas evidências de briófitas provinham da Província de San Luís, na Argentina e consistiam de formas folhosas de estratos do Carbonífero Superior/Permiano Inferior (Di Paola *et al.*, 1996; Ottone & Archangelsky, 2001).

MATERIALE GEOLOGIA

O material em estudo foi coletado na Península de Copacabana, mais precisamente na localidade de Kellay-Belén distante aproximadamente 8 km à nordeste da cidade de Copacabana, a qual está situada à noroeste de La Paz, no Altiplano Boliviano (Figura 1). A amostra que contém os espécimes analisados corresponde a um argilito esverdeado e foi coletada em estratos do "Membro Superior" da Formação Siripaca, como definido por Díaz-Martínez (1991, 1995)

para a área da Península. A Formação Siripaca tem sido considerada de idade eocarbonífera tardia (Viseano tardio-Serpunkoviano precoce) com base: a) na datação relativa das unidades sub (Formação Cumaná) e sobrejacentes (Formação Yaurichambi), b) na correlação com a Formação Kaka, no subandino norte da Bolívia, e c) no seu conteúdo megafloístico (Iannuzzi *et al.*, 1999).

Os fósseis encontram-se preservados na forma de adpressões relativamente bem conservadas o que permite a observação em nível de tecido e morfologia celular. Uma associação megafloística relativamente rica, composta por abundantes restos de caules, folíolos e frutificações de esfenófitas (*Archaeocalamites* sp.) e de frondes de prováveis pteridospermas primitivas (*Nothorhacopteris kellybelenensis*, *Triphyllopteris boliviana*, *?Sphenopteridium intermedium*), ocorre nas mesmas camadas das quais provém o material analisado. Esta associação corresponde ao registro de elementos da "Flora *Nothorhacopteris*" típica da porção centro-norte da América do Sul, como definido por Iannuzzi & Rösler (2000). A amostra pertence ao repositório do Museo de Historia Natural de Cochabamba, Bolívia, no qual está registrada sob a sigla MHNC, dentro da coleção tipo de paleobotânica.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Divisão HEPATOPHYTA

Ordem METZGERIALES?

Gênero *Hepaticites* Walton 1925

Hepaticites simpliciformis sp. nov.

(Figuras 2-4)

Etimologia. Latim, *simplicis* e *forma*, aludindo à simplicidade morfológica dos espécimes estudados.

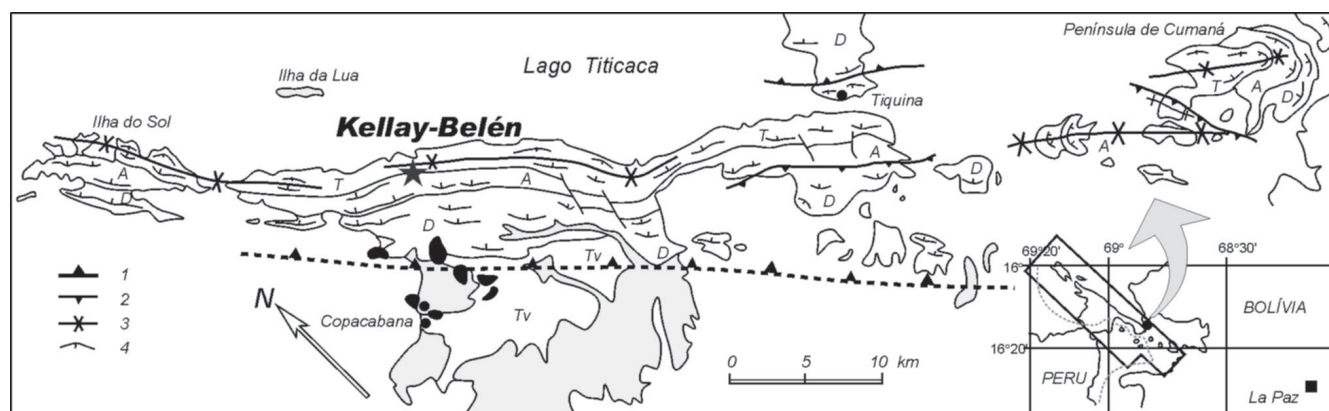


Figura 1. Mapa de localização da área de estudo a sudeste do lago Titicaca e as principais unidades geológicas (modificado de Ascarruntz & Radelli, 1964, e Iannuzzi *et al.*, 1999), destacando a localidade de Kellay-Belén (estrela). Legenda: unidades sedimentares devonianas (D), Grupo Ambo (A), Grupo Titicaca (T), depósitos clásticos terciários (cinza), intrusões subvulcânicas (preto) e depósitos vulcânicos terciários (Tv) associados à Falha Coniri (1), outras falhas reversas e de empurrão (2) relacionados à Falha Coniri, sinclinais (3), e contorno estrutural das camadas (4).

Figure 1. Location map of the study area at the SE of the lake Titicaca, showing the Kellay-Belén locality (black star) and main geological units (modified after Ascarruntz & Radelli, 1964, and Iannuzzi *et al.*, 1999). Code: Devonian sedimentary units (D), Ambo Group (A), Titicaca Group (T), Tertiary clastic deposits (gray), subvolcanic intrusions (black) and Tertiary volcanic deposits (Tv) associated to the Coniri Fault (1), other thrusts and backthrusts (2) related to the Coniri Fault, sinclines (3), and structural contour of beds (4).

Material. Holótipo MHNC 13022A, parátipos MHNC 13022B,C,D.

Repositório. Coleção de paleobotânica do Museo de Historia Natural de Cochabamba (MHNC).

Localidade-tipo. Localidade de Kellay-Belén, Península de Copacabana, Altiplano Boliviano, Departamento de La Paz, Bolívia (Figura 1).

Estrato-tipo. Argilitos esverdeados fitofossilíferos que se encontram intercalados a finos pacotes de arenitos do “Membro Superior” da Formação Siripaca (Carbonífero Inferior, Bacia do Titicaca).

Diagnose. Planta pequena, prostrada, de hábito taloso. Talos de margens lisas, dicotomizados nove vezes. Pseudonervura composta por duas ou quatro fileiras de grandes células alongadas, fusiformes, paralelamente arranjadas. Costelas intramarginais lineares, finas. Alas formadas por fileiras de células poligonais alongadas a isodiamétricas. Poros de contato com a superfície, rizóides e estruturas férteis ausentes.

Diagnosis. Adpressions of small plant, thalloid, prostrate. Thallus dichotomizes at least nine times, entire and parallel margins. Midrib conspicuous, consisting of two to four rows of elongate fusiform large cells parallelly arranged. Lateral “ribs” linear and thin. Lamina composed of rows of isodiametric to elongate polygonal cells. Superficial pores, rhizoids and fertile structures unknown.

Descrição. Fragmentos de planta prostrada, dicotomicamente ramificada em talos de margens lisas. O espécime A ramificada nove vezes em ângulos que variam entre 23 e 40° (Figura 2A, 3B) e apresenta talos que variam de 0,6 até 1,1 cm de comprimento e 0,6 a 0,8 cm de largura entre as alas. O espécime B ramifica três vezes em ângulos de 18 a 30° (Figura 2A), os talos variam de 0,6 até 1,0 cm de comprimento por 0,1 a 0,3 cm de largura entre as alas. O espécime C ramifica quatro vezes em ângulos entre 17 e 18° (Figura 2A) e os talos variam entre 0,6 até 0,9 cm de comprimento e 0,1 cm de largura entre as alas. O espécime D também ramifica quatro vezes em ângulos de 20 a 33° (Figura 2B, 3A), sendo que os talos alcançam no máximo 0,3 cm de comprimento por 0,1 cm de largura. Os quatro espécimes apresentam pseudonervuras evidentes, multiseriadas, compostas por 2 a 4 fileiras de grandes células fusiformes alongadas (175-730 x 18-55 μm), paralelamente arranjadas (Figura 2D, 4). Finas e tênues costelas intramarginais lineares a levemente arqueadas (Figura 2C, 2D, 3C) ocorrem sobre as alas que são formadas por fileiras de células poligonais (Figura 2D, 4) de diversos tamanhos (70-440 x 35-73 μm). As costelas são resultado do arranjo das fileiras de células e divergem das pseudonervuras em ângulos entre 10 e 20°, atingindo as margens das alas em ângulos que variam 13 à 34°. Poros superficiais e rizóides não evidentes, estruturas férteis ausentes.

Discussão. As formas em análise são incluídas no grande grupo das briófitas, por apresentarem talos dicotômicos de margens regulares e paralelas com pseudonervura central conspícua. O bom estado de preservação dos espécimes permite constatar que o vegetal possuía células organizadas em tecido com certa resistência mecânica. Tais características são incompatíveis com os representantes das Algae e,

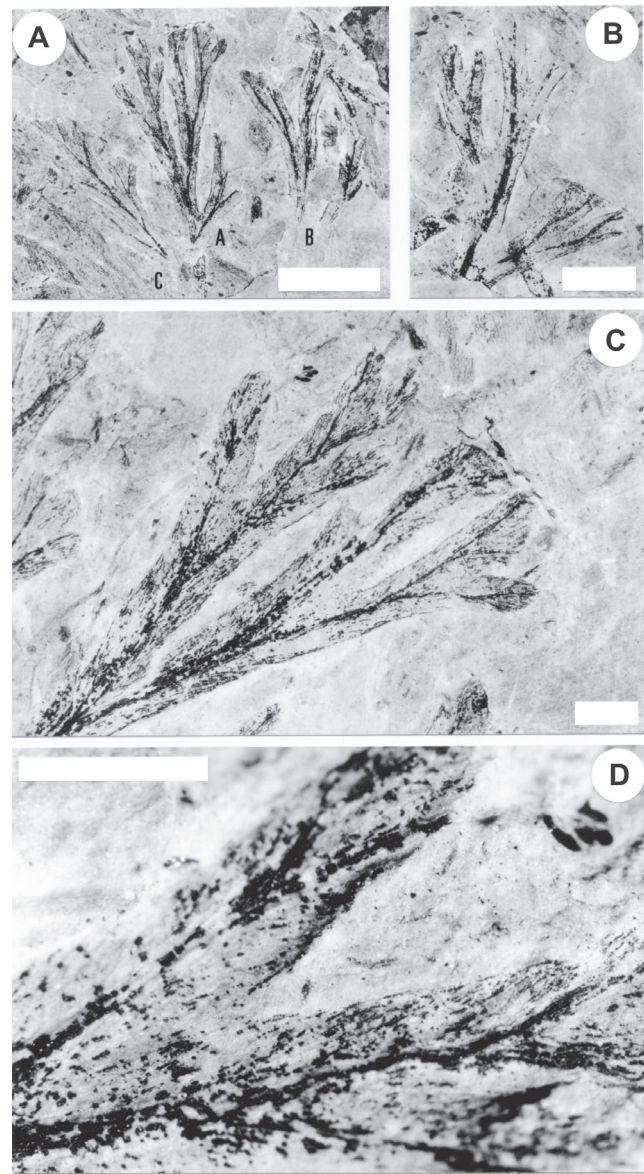


Figura 2. *H. simpliciformis* sp. nov. Fotografias dos espécimes (amostra MHNC 13022). **A.** Vista geral do espécime A (holótipo), B e C. **B.** Vista geral do espécime D. **C, D.** Detalhe de parte do espécime A (holótipo), mostrando em **C** pseudonervuras centrais nítidas e finas costelas sobre as alas, e em **D** os tipos celulares fusiformes alongados encontrados na pseudonervura (a) e os mais equidimensionais e poligonais das alas (b). Escala: A = 5 mm; B = 2,5 mm; C, D = 1 mm.

Figure 2. *H. simpliciformis* sp. nov. Described specimens, all found in the same sample: MHNC 13022. **A.** Specimens A (holotype), B and C, general view. **B.** Specimen D, general view. **C, D.** Part of the specimen A (holotype), showing in **C** prominent midribs and thin ribs on the lamina, and in **D** the elongate fusiform and isodiametric to elongate polygonal cells from midribs and lamina, respectively. Scale bars: A = 5 mm; B = 2.5 mm; C, D = 1 mm.

por isso afastam também sua afinidade com Pteridophyta (Raven *et al.*, 1996).

Na divisão Hepatophyta o hábito taloso e a presença de talos prostrados, sem evidência de estruturas férteis e com ramificação dicotômica, são características que aproximam muito os fósseis analisados às atuais hepáticas, em especial com os representantes das Metzgeriales, apesar de não ser

possível observar nos fósseis, a presença de talo uniestratificado. As dimensões apresentadas são também muito próximas das encontradas no talo dos atuais representantes da ordem, mais precisamente ao gênero *Metzgeria* Raadi, da família Metzgeriaceae Klinggr (Michel, 2001). A constituição morfológica é outro aspecto que confirma esta afinidade, não só por tratar-se de uma forma talosa e dicotomizada, mas também pela ausência de poros de contato com a superfície. Caso presentes, relacionaria o material com as atuais Marchantiales que apresentam essas aberturas especializadas para trocas gasosas (Vianna, 1985).

Em termos de táxons fósseis, alguns autores poderiam incluir esse material, com base na morfologia apresentada, no morfogênero *Marchantites* (Brongniart) Walton, ou mesmo, em *Thallites* Walton. Contudo, morfogêneros como *Mar-*

chantites (Brongniart) Walton ou *Marchantiolites* Lundbland deveriam conter apenas formas com clara afinidade com Marchantiaceae viventes. Em *Marchantiolites* são incluídas hepáticas talosas que conservaram suas estruturas celulares e as exibem sobre a face superior do talo, com poros complexos, características que não estão presentes no material boliviano (Lundbland, 1954 in Jovet-Ast, 1967). Já *Marchantites* foi um táxon erigido para incluir aquelas formas antes classificadas em *Thallites* que apresentavam afinidade com Marchantiaceae atuais (Walton, 1925). Na prática, poros superficiais e tecidos pluriestratificados são as características diagnósticas das formas incluídas em *Marchantites* (Jovet-Ast, 1967). Estas feições não estão presentes ou não podem ser verificadas no material em análise.

Thallites é um morfogênero que se refere a plantas fósseis talosas que se parecem com algas, briófitas ou plantas superiores (gametófitos de fetos ou esfenófitas) e, portanto, de afinidades sistemáticas incertas ou consideradas “problemáticas” (Walton, 1925; Jovet-Ast, 1967). O material analisado, dado às suas feições morfológicas, havia sido preliminarmente classificado por Iannuzzi *et al.* (1998) nesse morfogênero que abriga uma grande diversidade de tipos “*incertae sedis*” (Walton, 1925). Entretanto, por não haver dúvidas quanto ao seu vínculo com as briófitas talosas, prefere-se não referir a forma aqui abordada a *Thallites*, pois isto significaria a sua descaracterização do ponto de vista sistemático. Além disso, alguns autores sugerem o abandono do morfogênero *Thallites* tendo em vista que a espécie-tipo (*T. erectus*) foi pobremente definida e posteriormente transferida por Harris (1942) para *Hepaticites arcuatus*. Chandra (1995) propôs duas novas designações genéricas para o material antes incluído neste morfogênero, a saber: *Algathallites*, para as formas mais afins às algas, e *Bryothallites*, para aqueles talos *incertae sedis* que aparentam ser mais semelhantes às briófitas.

Por outro lado, em razão de sua simplicidade morfológica e da aparente proximidade com as atuais Metzgeriales, o material analisado poderia até ser incluído em *Metzgeriites* Steere. Nesse gênero são incluídas espécies fósseis de formas talosas anacróginas, isto é, que possuem estruturas reprodutivas originadas na porção mediana, superior ou inferior do talo. Além disso, as espécies de *Metzgeriites* apresentam também talos dicotômicos compostos por pseudonervuras medianas e lâminas uniestratificadas, desprovidas de escamas ventrais e divididas em lobos irregulares com numerosos rizóides unicelulares, não ramificados, separados uniformemente (Steere, 1946). Todas estas características ou não foram constatadas ou não podem ser verificadas nos espécimes analisados, tendo em vista as suas limitações preservacionais.

Por fim, as formas aqui estudadas são comparáveis às incluídas em *Hepaticites* Walton. Neste morfogênero incluem-se plantas fósseis semelhantes às briófitas atuais e distintas de algas, pteridófitas ou vegetais mais complexos (Walton, 1925), porém, incluindo formas briófitas de afinidade incerta, ou seja, sem táxons superiores definidos. Jovet-Ast (1967) salienta, ainda, que a única característica que distingue as for-

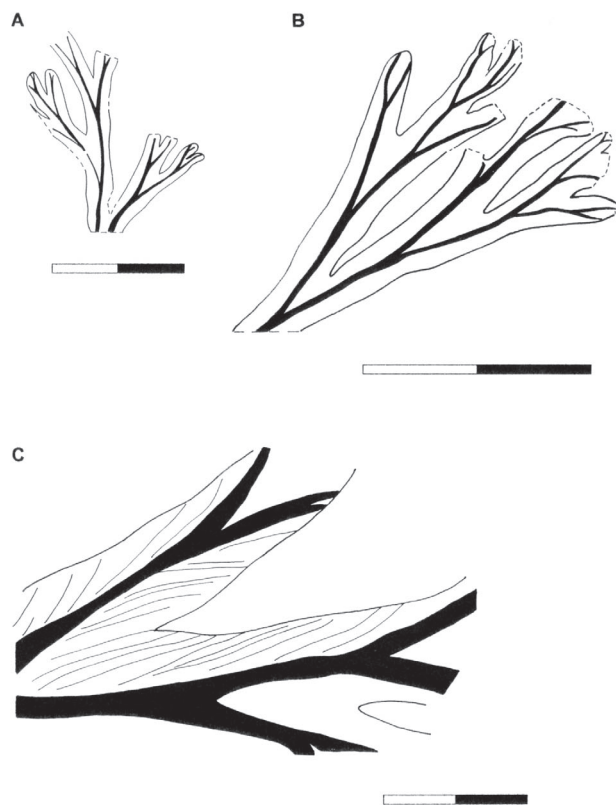


Figura 3. *H. simpliciformis* sp. nov. Desenhos de espécimes descritos, todos encontrados na mesma amostra: MHNC 13022. **A., B.** Espécimes D e A (holótipo), respectivamente, mostrando o padrão de ramificação e contorno dos talos e a largura das pseudonervuras (em preto). **C.** Detalhe do espécime A (holótipo), mostrando o padrão de arranjo das costelas sobre as alas e pseudonervuras em preto. Linhas contínuas = contorno preservado; linhas pontilhadas = contorno não bem definido; linhas tracejadas = contorno quebrado ou interrompido. Escala: A, B = 5 mm; C = 1 mm.

Figure 3. *H. simpliciformis* sp. nov. Drawings of specimens described, all found in the same sample: MHNC 13022. **A., B.** Specimens D and A (holotype), respectively, showing the branching pattern, thallus outline and thickness of midrib (in black). **C.** Specimen A (holotype), showing the thin ribs on lamina, midrib in black. Continuous line = outline preserved; dotted line = outline not well preserved; chain line = outline broken. Scale bars: A, B = 5 mm; C = 1 mm.

mas *Hepaticites* de *Thallites* é a presença de rizóides preservados nas formas incluídas no primeiro gênero.

Tendo em vista a similaridade existente entre formas *Hepaticites* e *Thallites* no registro, e os aspectos já referidos a *Thallites*, prefere-se incluir o material boliviano em *Hepaticites*, um morfogênero afim às briófitas, apesar de os espécimes estudados não apresentarem rizóides. Outros autores (Drinnan & Chambers, 1986; Chandra, 1995) já incluíram igualmente formas sem rizóides preservados em *Hepaticites*.

Em termos específicos, a forma boliviana diferencia-se da maioria das espécies descritas para *Hepaticites* basicamente pela ausência de rizóides (Walton, 1925; Harris, 1942; Steere, 1946; Townrow, 1958; Jovet-Ast, 1967; Drinnan & Chambers, 1986; Chandra, 1995). Estas espécies foram definidas a partir de espécimes anatomicamente preservados, o que torna uma comparação detalhada inviável.

Levando-se em consideração o tipo de preservação e as características presentes, os espécimes bolivianos podem ser comparáveis às espécies: *H. undulatus* Drinnan & Chambers (1986) e *H. umariaensis* Chandra (1995). A forma aqui descrita distingue-se de *H. umariaensis* por apresentar talos mais profusamente dicotomizados, com finas costelas lineares sobre as alas, contornos celulares nítidos e ausência de estruturas do tipo pêlo ou marcas circulares sobre os talos. Difere ainda de *H. undulatus*, por apresentar talos com margens inteiras e lisas, sem a presença de áreas pálidas e tênues sobre as alas, e pseudonervuras estreitas, constituídas por poucas fileiras de células (duas a quatro), de onde partem costelas finas e lineares, contínuas até às margens dos talos. Assim sendo, opta-se pela inclusão dos espécimes bolivianos em uma nova espécie designada pelo epíteto *H. simpliciformis*.

CONCLUSÕES

Em razão de sua simplicidade morfológica e da aparente proximidade com as atuais Metzgeriales, o material analisado poderia, por exemplo, ser incluído um novo morfogênero dentro desta ordem. Porém, não é conveniente, ainda, multiplicar nomes genéricos baseando-se em formas e estruturas vegetativas, tendo em vista que uma classificação mais precisa necessitaria incluir a análise de estruturas reprodutivas.

O material estudado exhibe relações com as atuais Metzgeriales, consideradas pelos botânicos as mais primitivas formas de hepáticas. Segundo Mehra (1969), forças seletivas teriam atuado sobre a evolução e manutenção do talo uniestratificado nas Metzgeriales o que potencializaria a eficiência de suas lâminas em absorver a umidade atmosférica, principalmente nos ambientes tropicais ou subtropicais. A presença de *H. simpliciformis* sp. nov. junto aos pelitos fitofossilíferos da Formação Siripaca indica, portanto, a ocorrência de subambientes extremamente úmidos dentro do sistema de planície aluvial, atribuído para estes níveis da unidade e corroborado pela existência de finas camadas de carvão intercaladas à camada amostrada (“Seção Belén” de Díaz-Martínez, 1995).

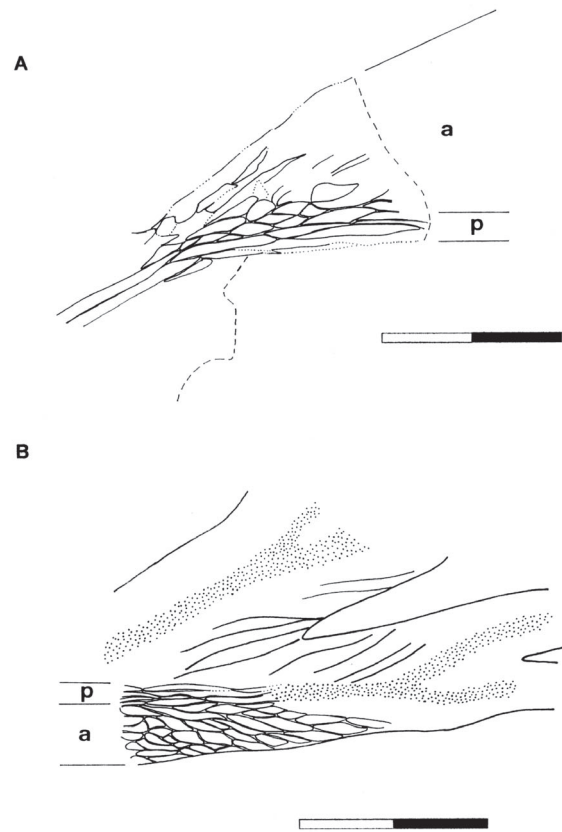


Figura 4. *H. simpliciformis* sp. nov. Desenhos de espécimes encontrados na amostra MHNC 13022. **A, B.** Detalhes dos espécimes A (holótipo) e D, respectivamente, mostrando os tipos celulares fusiformes alongados encontrados nas pseudonervuras (p) e os mais isodiamétricos e poligonais das alas (a). Linhas contínuas = contorno preservado; linhas pontilhadas = contorno não bem definido; linhas tracejadas = contorno quebrado ou interrompido. Escalas = 1 mm.

Figure 4. *H. simpliciformis* sp. nov. Drawings of specimens described, all found in the same sample: MHNC 13022. **A, B.** Specimens A (holotype) and D, respectively, showing the elongate fusiform and isodiametric to elongate polygonal cells from midribs (p) and laminae (a). Continuous line = outline preserved; dotted line = outline not well preserved; chain line = outline broken. Scale bars = 1 mm.

As associações relativas à “Flora *Nothorhacopteris*” na Bolívia são consideradas comunidades pertencentes a um extenso cinturão florístico intra-Gondwana (“Reino Paraca”) que viveram sob condições de um clima temperado quente e úmido (Iannuzzi & Pfefferkorn, 2002). Essa umidade é indicada pela presença (a) de pelitos carbonosos e camadas de carvões intercalados aos níveis fitofossilíferos, (b) de licófitas arborescentes (i.é, *Tomiodendron* spp.) e, agora, (c) de restos de briófitas do tipo hepática.

Tendo em vista a idade atribuída à Formação Siripaca, os restos da talófito analisada representam o vestígio mais antigo de briófitas no continente sul-americano.

AGRADECIMENTOS

Os autores expressam seus agradecimentos a Ramiro Suárez-Soruco, do Museo de Historia Natural de Cocha-

bamba, Oscar Rösler, da Universidade do Contestado, pela coleta e cedência do material para estudo, a Luis Flávio P. Lopes, pela elaboração do material fotográfico e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela bolsa concedida ao autor sênior NC para o desenvolvimento de tese de doutoramento junto ao Curso de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS. Este trabalho é uma contribuição ao Projeto IGCP 471.

REFERÊNCIAS

- Ascarruntz, R. & Radelli, L. 1964. Geologia della Penisola di Copacabana e delle Isole del settore sud del Lago Titicaca. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano*, **103**(3):273-284.
- Chandra, S. 1995. Bryophytic remains from the early Permian sediments of India. *The Palaeobotanist*, **43**(2):16-48.
- Díaz-Martínez, E. 1991. Litoestratigrafia del Carbonífero del Altiplano de Bolívia. *Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, **12**(2):295-302.
- Díaz-Martínez, E. 1995. Devónico superior y Carbonífero del Altiplano de Bolívia: estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica. *Informe ORSTOM Bolívia*, **46**:1-109.
- Di Paola, A., C.; Gonzalez M. & Almandoz, G. 1996. Microfacies microbialíticas y briofíticas Paleozoicas del Bajo de Véliz, San Luis, Argentina. *Ameghiniana*, **33**(3):319-326.
- Drinnan, A.N. & Chambers, T.C. 1986. *Early Cretaceous plants, Koonwarra*. In: P. A. Jell & J. Roberts (eds.) *Plants and invertebrates from the later Cretaceous Koonwarra fossil bed, South Gippsland*, Association of Australasian Paleontologists, p. 9-19.
- Harris, T.M. 1942. On two species of hepatics of the Yorkshire Jurassic Flora. *Annals and Magazine of Natural History*, **2**(9):393-401.
- Iannuzzi, R. & Pfefferkorn, H. W. 2002. A pre glacial, warm-temperate floral belt in Gondwana (late Visean, early Carboniferous). *Palaios*, **17**:571-590.
- Iannuzzi, R. & Rösler, O. 2000. Floristic migration in South America during the Carboniferous: phytogeographic and biostratigraphic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **161**:71- 94.
- Iannuzzi, R.; Pfefferkorn, H. W.; Díaz-Martínez, E.; Alleman, V. & Suárez-Soruco, R. 1998. La flora Eocarbonífera de la Formación Siripaca (Grupo Ambo, Bolivia) y su correlación con la flora de Paracas (Grupo Ambo, Perú). *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, **88**:39-51.
- Iannuzzi, R.; Díaz-Martínez, E. & Suárez-Soruco, R. 1999. Los elementos florísticos de la Formación Siripaca (Grupo Ambo, Bolívia) y su contexto bioestratigráfico. *Pesquisas*, **26**(1):21-40.
- Jovet-Ast, S. 1967. Bryophyta. In: S. Jovet-Ast (ed.) *Traité de Paléobotanique, Tome II, Bryophyta, Psilophyta, Lycophyta*, Masson et Cie, p.17-190.
- Mehra, P. N. 1969. Evolutionary trends in Hepaticae with particular reference to the Marchantiales. *Phytomorphology*, **19**(3):203-218.
- Meyen, S. 1987. *Fundamentals of Paleobotany*. 1ª ed. Londres, Chapman and Hall, 89 p.
- Michel, E.L. 2001. *Hepáticas epífitas sobre o pinheiro brasileiro no Rio Grande do Sul*. 1ª ed., Porto Alegre, Editora da UFRGS, 191 p.
- Miller, H.A. 1982. Bryophyte evolution and geography. *Biological Journal of the Linnean Society*, **18**:145-196.
- Ottone, E.G. & Archangelsky, S. 2001. A new bryophyte from the upper Carboniferous of Argentina. *Ameghiniana*, **38**(2):219-223.
- Raven, P.H., Evert, R.F. & Eichhorn, S.E. 1996. *Biologia Vegetal*. 5ª ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 728 p.
- Steere, W.C. 1946. Cenozoic and Mesozoic bryophytes of North America. *The American Midland Nature*, **36**:298-324.
- Taylor, T.N. & Taylor E.L. 1993. *The biology and evolution of fossils plants*. 1ª ed. New Jersey, A. Simon & Schuster Company, 982 p.
- Townrow, J.A. 1958. Two triassic bryophytes from South Africa. *Journal of South African Botany*, **25**:1-22.
- Vianna, E.C. 1985. Flora ilustrada do Rio Grande do Sul: Marchantiales. *Boletim do Instituto de Biociências (Botânica)*, **38**:1-213.
- Walton, J. 1925. Carboniferous Bryophyta, I. Hepaticae. *Annals of Botany*, **39**:563-572.