Pesquisas em Geociências

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias>

Los Elementos Florísticos de la Formacion Siripaca (Grupo Ambo, Bolivia) y su Contexto Bioestratigrafico

Roberto Ianuzzi, Enrique Diaz-Martinez, Ramiro Suarez-Soruco

Pesquisas em Geociências, 26 (1): 21-40, jan./abr., 1999.

Versão online disponível em:

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/article/view/21131>

Publicado por

Instituto de Geociências

Portal de Periódicos UFRGS

UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL

Informações Adicionais

Email: pesquisas@ufrgs.br

Políticas: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/editorialPolicies#openAccessPolicy>

Submissão: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#onlineSubmissions>

Diretrizes: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#authorGuidelines>

Data de publicação - jan./abr., 1999.

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Los Elementos Florísticos de la Formación Siripaca (Grupo Ambo, Bolivia) y su Contexto Bioestratigráfico

ROBERTO IANUZZI¹, ENRIQUE DÍAZ-MARTÍNEZ² & RAMIRO SUÁREZ-SORUCO³.

¹ Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Caixa Postal 15.001,
CEP 91.501-970 Porto Alegre, RS, Brasil.

² Instituto de Geología Económica (CSIC-UCM), Facultad de Ciencias Geológicas, 28040 Madrid, España.

³ Museo de Historia Natural de Cochabamba, Casilla 4324, Cochabamba, Bolivia.

(Recebido em 09/98. Aceito para publicação em 03/99)

Abstract - The fossil flora of the Siripaca Formation (Ambo Group, Copacabana Peninsula, Bolivia) was originally characterized by two endemic taxa: *Nothorhacopteris kellybelenensis* and *Triphyllopteris boliviana*. Other taxa of this flora were recently collected and are described here: *Paulophyton sommeri*, *Diplothema bodenbenderi* and *?Sphenopteridium intermedium*. The biostratigraphic value of all the fossil plants described for the Siripaca Formation is here analysed considering these new elements and their presence in other Gondwana floras. We propose a late Viséan to earliest Serpukhovian (latest Early Carboniferous) age for the flora in the Siripaca Formation. The biochrons of these elements within South America are also proposed.

Key words - Carboniferous, Siripaca Formation, Bolivia, paleobotany, biostratigraphy.

INTRODUCCIÓN

La Formación Siripaca fue propuesta recientemente por Díaz-Martínez (1991) para los niveles con carbón y restos de plantas ubicados estratigráficamente en la parte más alta de la Formación Kasa. Estas dos unidades forman parte del Grupo Ambo, que aflora a lo largo de la Isla del Sol y Península de Copacabana, en la región sur del Lago Titicaca, Bolivia (Fig. 1). Los depósitos de la Formación Siripaca han proporcionado una gran cantidad de restos vegetales megafósiles identificables. La presencia de vegetales fósiles y carbones en la Península de Copacabana e Isla del Sol es conocida desde antiguo, como lo demuestran los trabajos de Forbes (1861) y de Agassiz & Garman (1871-1875) mencionados por Gregory (1913), y de Berry (1922a, b). Además, la flora fue estratigráficamente ubicada por Suárez-Soruco (1986). Durante los últimos años, parte de estos fósiles vegetales han sido estudiados en detalle (Azcuy & Suárez-Soruco, 1993; Iannuzzi *et al.*, 1993b). Actualmente continúa el estudio de la flora fósil de la Formación Siripaca. En este trabajo se describen tres nuevos elementos de esta flora y se presenta una síntesis dentro de los resultados taxonómicos obtenidos hasta la fecha.

La Formación Siripaca tiene una edad Viséano Tardío, según el análisis de sus plantas fósiles (Azcuy & Suárez-Soruco, 1993; Iannuzzi *et al.*, 1993b, 1994) y puede correlacionarse con la Formación Kaka, del Subandino Norte de Bolivia (Azcuy & Ottone, 1987; Isaacson & Díaz-Martínez, 1995), la cual está datada como eocarbonífero (Viséano?) por su contenido palinológico (Azcuy & Ottone, 1987). Teniendo en estos trabajos anteriores, y los nuevos elementos recientemente obtenidos en esta contribución, se realiza una nueva evaluación de la edad indicada por las plantas fósiles. Para ello, se analiza la presencia de estos taxones en otras floras de América del Sur y otras áreas de Gondwana. Con este objetivo, se consideraron únicamente aquellos elementos florísticos descritos y/o ilustrados, cuya edad hubiera sido también añalada por otros elementos tales como palinomorfos, faunas marinas o dataciones isotópicas. Estos criterios han restringido en gran parte el número de floras aquí analizadas. Sin embargo, los resultados obtenidos fueron satisfactorios, y permitieron alcanzar conclusiones de utilidad para futuros estudios florísticos y bioestratigráficos en el Gondwana de América del Sur y áreas relacionadas.

Em respeito ao meio ambiente, este número foi impresso em papel branqueado por processo parcialmente isento de cloro (ECF)

Figura 1 - Mapa geológico de la Península de Copacabana (modificado de Ascarrunz & Radelli, 1964), con indicación de las localidades en las que se han muestreado las plantas fósiles de la Formación Siripaca: Siripaca, Kellay-Belén y Collasuyo. Símbolos: D, Devónico medio y superior (Fms. Belén, Sica Sica y Colpacucho); A, Grupo Ambo; T, Grupo Titicaca; Tv, depósitos volcánicos neógenos; negro, cuerpo subvolcánico; punteado, depósitos sedimentarios cenozoicos; 1, zona de falla (frente de cabalgamiento) Coniri; 2, cabalgamiento; 3, eje de anticlinal; 4, eje de sinclinal; 5, contorno estructural de capas.

Las distribuciones temporales (biocrones) de los elementos florísticos euroamericanos que se encuentran presentes en Gondwana no pueden ser aplicadas con seguridad a nivel genérico ni específico (Wagner, 1984), ya que la mayoría de las formas gondwánicas son endémicas. Por lo tanto, uno de los objetivos principales de este estudio es el establecimiento de los posibles biocrones de las especies aquí tratadas.

GEOLOGÍA DEL ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra cerca del límite entre dos dominios tectonoestratigráficos marcadamente diferentes que se hallan separados por la zona de falla correspondiente al Frente de Cabalgamiento Coniri (Sempere *et al.*, 1988; ver Fig. 1). Hacia el suroeste de esta falla se encuentra el dominio del Altiplano que en su zona norte se caracteriza por varios kilómetros de espesor de materiales sedimentarios y volcánicos cenozoicos. Éstos descansan sobre un basamento Precámbrico y del Paleozoico Inferior mediante un delgado espesor de depósitos del Cretácico Superior, ninguno de los cuales llega a aflorar en la Península de Copacabana.

Hacia el nordeste de la Falla Coniri se encuentra la denominada Faja Plegada y Corrida de Huarina (Sempere *et al.*, 1990), un cinturón de deformación con vergencia pacífica y con un buen registro sedimentario a partir del Silúrico. Los niveles de despegue de los cabalgamientos dentro de esta faja se encuentran principalmente en las lutitas de la Formación Uncía del Silúrico Medio, y de la Formación Belén del Devónico Inferior y Medio. En la Península

de Copacabana, es la Formación Belén la que constituye el nivel de despegue principal asociado a la Falla Coniri, con lo que el registro sedimentario que aflora en la península abarca una sucesión del Devónico Inferior al ?Triásico Inferior, a lo largo de una estructura sinclinal en cuyo flanco sudoeste se encuentran los materiales estudiados de la Formación Siripaca (Fig. 1). Esta estructura se encuentra afectada por fallas menores con componente horizontal y por retrocabalgamientos como los que se observan hacia el extremo sudeste de la península.

CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO Y BIOESTRATIGRÁFICO

Los depósitos del Carbonífero Inferior del Altiplano boliviano fueron inicialmente atribuidos al Grupo Ambo, definido por Newell *et al.* (1953) para los estratos del Carbonífero Inferior del Perú. Posteriormente, el término Grupo Ambo ha sido utilizado esporádicamente por algunos investigadores al referirse a los depósitos carboníferos del Altiplano boliviano (por ejemplo, Oviedo, 1965). Estudios recientes de las sucesiones carboníferas del Altiplano proponen mantener el término Grupo Ambo y lo redefinen para designar las unidades litoestratigráficas del Devónico terminal y del Carbonífero Inferior del Altiplano (Díaz-Martínez, 1991, 1995a). El Grupo Ambo redefinido de esta manera está constituido, en orden cronológico, por las Formaciones Cumaná, Kasa y Siripaca (Fig. 2). Por encima del Grupo Ambo se registra una importante discontinuidad erosiva sobre la cual se asientan los depósitos del Grupo Titicaca (Carbonífero Superior-?Triásico basal), compuesto por

las Formaciones Yaurichambi, Copacabana y Chutani (Chamot, 1965; Isaacson & Díaz-Martínez, 1995). Dentro de este contexto se encuentra la flora fósil de la Formación Siripaca, ubicada en la parte superior de la sucesión sedimentaria del Grupo Ambo (Fig. 2).

Figura 2 - Esquema simplificado de la litoestratigrafía de la secuencia tipo del carbonífero del Altiplano de Bolivia (modificado de Díaz-Martínez, 1991, 1995a), con indicación de la situación de las muestras estudiadas. Escala vertical aproximada. Litologías: ladrillos = calizas, margas e dolomías; negro = lutitas con niveles de carbones y restos de plantas; blanco = lutitas y areniscas de grano fino; punteado claro = areniscas y conglomerados; punteado oscuro = diamictitas y areniscas.

La Formación Siripaca presenta un espesor variable en la Península de Copacabana, debido a su erosión parcial durante el Carbonífero Medio, previo a la sedimentación del Grupo Titicaca. En general se observa una reducción progresiva de su espesor de noroeste a sudeste, llegando a alcanzar unos 140 m en la Isla del Sol, hasta desaparecer bajo la Formación Yaurichambi hacia el extremo suroeste de la Península de Copacabana. La unidad no aflorara en la Península de Cumaná, donde ha sido totalmente erosionada junto con la parte superior de la Formación Kasa. En otras áreas de Bolivia, esta erosión eliminó todo el Carbonífero Inferior, y en algunos lugares también el Devoniano, aunque la discordancia angular es muy ligera, generalmente imperceptible a escala de afloramiento.

El intervalo de depositación representado por la Formación Siripaca está definido por la datación relativa de las unidades infra y suprayacentes. En la Península de Copacabana, la sucesión del Grupo Ambo está restringida a un intervalo acotado por microfósiles de rango temporal conocido (palinomorfs para el límite inferior, y foraminíferos, algas calcáreas y conodontos para el límite superior). En la base de la sucesión (Formación Cumaná) se encuentran palinomorfs reconocidos en las series tipo europeas del Fameniano Superior (Vavrdová *et al* , 1991, 1993). Sin embargo, recientemente di Pasquo y Azcuy (1997) demostraron la presencia en la base de la Formación Cumaná de elementos del Carbonífero Temprano mezclados con otros redepositados del Devónico por lo cual, según esos autores, la Formación Cumaná quedaria acotada dentro del Carbonífero. La parte superior de la secuencia carbonífera, por encima de la discontinuidad estratigráfica que limita el tope de la Formación Siripaca, corresponde a la parte inferior del Grupo Titicaca, el cual inició su sedimentación en el Bashkiriano basal, según los registros más antiguos de conodontos, algas calcáreas, foraminíferos y macrofaunas de invertebrados marinos (Díaz-Martínez & Dalenz, 1995; Isaacson *et al* ., 1995; Mamet, 1994, 1996; Mamet & Isaacson, 1997). Por lo tanto, los depósitos de las Formaciones Kasa y Siripaca están restringidos a un intervalo que se extiende desde el Tournaisiano al Serpukhoviano. En consecuencia, la edad eocarbonífero tardío atribuida a la Formación Siripaca en función de las plantas fósiles descritas hasta ahora corrobora el cuadro estratigráfico expuesto.

SISTEMAS DEPOSITACIONALES

Dentro de la Formación Siripaca se reconocen dos miembros principales (Díaz-Martínez, 1995a). El miembro inferior corresponde a depósitos de llanura deltaica, con desarrollo de canales distributarios de tipo meandriforme y de bahías interdistributarias con depósitos de llanura de inundación y desarrollo de paleosuelos hidromorfs y rizoconcreciones, niveles con bioturbación intensa y acumulación de fragmentos de plantas. Posiblemente se trate de depósitos de marisma (estuarinos), aunque por el momento no se han identificado fósiles marinos en la Formación Siripaca. Este miembro inferior se encuentra en continuidad estratigráfica y secuencial con los depósitos deltaicos del miembro superior de la Formación Kasa. El

miembro superior de la Formación Siripaca se caracteriza por depósitos de llanura fluvial distal con desarrollo de canales de tipo meandriforme somero y depósitos de llanura de inundación. En estos últimos se observan paleosuelos con evidencias de alternancia estacional (marmorizaciones y concentraciones de carbonatos), además del marcado color rojizo que indica la exposición subaérea de estos depósitos, con un nivel freático más bajo que para el miembro inferior. Los depósitos canalizados muestran estratificación cruzada de tipo epsilon, indicadora de acreción lateral. En conjunto, la tendencia de la Formación Siripaca es de tipo regresivo, por progradación de los sistemas deposicionales continentales sobre los marinos, en clara continuidad con el resto del Grupo Ambo del Altiplano boliviano. Sin embargo, junto con la presencia de los restos de plantas, la parte central de la Formación Siripaca se caracteriza además por un cambio marcado en la composición de las areniscas, las cuales pasan de ser arcósicas a líticas. Este cambio evidencia importante influencia de un área madre volcánica que no existía antes, y que a partir de ese momento se mantiene durante el resto del Paleozoico (Díaz-Martínez, 1995b).

Los carbones y los restos de plantas se encuentran generalmente dentro de una misma asociación de litofacies, en la zona media de la unidad, tanto en uno de los miembros como en el otro. La principal asociación de litofacies muestreada consiste en capas de lutitas verdes, laminadas y rizoturbadas, con delgadas intercalaciones de areniscas con laminación horizontal y ondulitas de corriente. Sin embargo, por el momento no se ha realizado un estudio exhaustivo y detallado de todas las facies con restos de plantas, lo cual en un futuro permitirá identificar otras asociaciones de litofacies con potencial para la interpretación de la tafonomía de esos restos.

MATERIAL Y MÉTODOS

La flora fósil estudiada en este trabajo proviene de tres localidades diferentes (Siripaca, Kellay-Belén y Collasuyo) las cuales se hallan situadas relativamente próximas unas de otras a lo largo de la franja de afloramientos del Grupo Ambo en la Península de Copacabana (Fig. 1). En todas las localidades, las plantas fósiles fueron recolectadas siempre dentro de la misma facies, compuesta por lutitas y limolitas verdosas (ocres cuando están oxidadas), de carácter masivo o con laminación difusa horizontal u ondulada, y con

interdigitación y superposición desordenada de los fragmentos de plantas. Esta facies se interpreta como parte de depósitos de desbordamiento de canal y de llanura de inundación (Díaz-Martínez, 1995a). Los megafósiles vegetales se presentan bastante fragmentados y preservados en forma de impresiones o una combinación de compresiones carbonizadas y moldes.

En términos de abundancia, los taxones *Nothorhacopteris kellybelenensis* Azcuy & Suárez-Soruco (1993) y *Triphyllopteris boliviana* Iannuzzi, Rösler y Suárez-Soruco (1993) son los más comunes, encontrándose con relativa facilidad en todas las localidades estudiadas (Tab. 1). *?Sphenopteridium intermedium* (Feistmantel) Rigby (1973), a pesar de ser una forma rara, se encuentra también en las tres localidades (Tab. 1). *Diplothmema bodenbenderi* (Kurtz) Césari (1987) y *Paulophyton sommeri* Dolianiti (1954) son formas bastante raras. *D. bodenbenderi* sólo se encontró en la localidad de Collasuyo, mientras que la presencia de *P. sommeri* se restringe a la localidad de Kellay-Belén (Tab. 1).

La metodología utilizada fue la usual empleada en estudios paleobotánicos. Los dibujos de *P. sommeri* fueran hechos a partir de observaciones en lupa binocular con cámara clara. En cuanto a los dibujos de *?S. intermedium* fueran hechos a partir de imágenes generadas en una computadora adosada a la lupa binocular. Las fotografías fueron tomadas con diferentes cámaras, utilizándose película blanco y negro de 100 ASA.

La flora abajo mencionada há sido motivo de frecuentes investigaciones realizadas durante los últimos años en cooperación entre investigadores de Bolivia (Ramiro Suárez-Soruco, Mario Suárez-Riglos), Argentina (Carlos Azcuy), Brasil (Roberto Iannuzzi y

Tabla 1 - Distribución y frecuencia de los taxones analizados en las tres localidades fosilíferas en la Península de Copacabana de donde se obtuvieron las plantas fósiles de la Formación Siripaca. Simbología: +++ = presencia abundante; ++ = presencia común; + = presencia rara; - = ausencia.

Taxones de la Fm Siripaca	SIRIPACA	KELLAY-BELÉN	COLLASUYO
<i>Nothorhacopteris</i>			
<i>kellybelenensis</i>	++	+++	+
<i>"Triphyllopteris"</i>			
<i>boliviana</i>	+	++	+
<i>?Sphenopteridium</i>			
<i>intermedium</i>	+	+	+
<i>Paulophyton</i>			
<i>sommeri</i>	-	+	-
<i>Diplothmema</i>			
<i>bodenbenderi</i>	-	-	+

Oscar Rösler) y España (Enrique Díaz-Martínez), con el apoyo logístico de la empresa nacional de petróleos de Bolivia (YPFB), el servicio geológico de Bolivia (SERGEOMIN), y el Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM Bolivie). El material recolectado se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural de Cochabamba, el Departamento de Paleontología e Estratigrafía da Universidade de São Paulo y el Departamento de Paleontología e Estratigrafía da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, bajo las siglas MHNC, GP/3T y MP-Pb, respectivamente.

RESULTADOS SISTEMÁTICOS

Actualmente existen numerosos problemas nomenclaturales relacionados con la taxonomía de las plantas fósiles carboníferas de Gondwana. Las floras gondwánicas carboníferas están constituidas en su gran mayoría por taxones (especies o géneros) endémicos que han sido descritos y/o ilustrados de forma sucinta, y correlacionados con taxones euroamericanos (véanse los trabajos de Alleman & Pfefferkorn, 1988; Archangelsky, 1981, 1983). Analizando esos estudios previos se puede observar que en muchos casos se describieron formas semejantes bajo nombres diferentes, mientras que formas bastante distintas fueron atribuidas a un mismo taxón. Por otra parte algunas determinaciones taxonómicas están basados en escasos ejemplares a veces mal conservados y/o muy fragmentarios. Además de esto, es posible observar diferentes grados de preservación de los fósiles en cada una de las diferentes localidades, lo cual dificulta los estudios comparativos.

En vista de la situación mencionada, es evidente que hace falta una revisión detallada y cuidadosa de toda la información disponible. Durante las dos últimas décadas, algunos paleobotánicos argentinos han sintetizado la información paleobotánica y bioestratigráfica de ese país (Archangelsky *et al.*, 1987, 1996; Archangelsky & Cúneo, 1991; Sessarego & Césari, 1989). Recientemente, Azcuy & Suárez-Soruco (1993), Iannuzzi *et al.* (1993) y Erwin *et al.* (1994) dieron a conocer nuevos taxones procedentes de depósitos carboníferos del centro-oeste de América del Sur (Bolivia y Perú). Este trabajo es una continuación de tales estudios taxonómicos poniendo énfasis en el valor bioestratigráfico de las plantas fósiles de esa edad.

A continuación se analizan los taxones identificados para la flora de la Formación Siripaca. Los ejemplares examinados y atribuidos a *T. boliviana* y *N. kellybelenensis* sólo serán discutidos ya que: a)

en el caso de *T. boliviana*, ya fueron descritos por Iannuzzi *et al.* (1993b) y b) en el caso de *N. kellybelenensis*, fueron descritos por Azcuy & Suárez-Soruco (1993). Por lo tanto, sólo se transcribirán las diagnósticas originales de *T. boliviana* y *N. kellybelenensis* con la única intención de contribuir a la discusión taxonómica de este trabajo.

Incertae Sedis

Género: *Paulophyton* (Dolianiti) Leguizamón & Archangelsky, 1981

Especie tipo: *Paulophyton sommeri* Dolianiti, 1954

Paulophyton sommeri Dolianiti, 1954
Fig. 3; Láms. 1a – d

Material estudiado: MHNC 076, MHNC 165, MHNC 8059, MHNC 8062, GP/3T 2208, GP/3T 2209, GP/3T 2210, GP/3T 2211, GP/3T 2212, GP/3T 2213, GP/3T 2214, GP/3T 2215, GP/3T 2216.

Descripción del material: Se describen aquí los ejemplares de porciones fértiles o con partes vegetativas más completas apesar que el material analizado se presenta bastante fragmentario.

El espécimen MHNC 076 (Fig. 3a; Lám. 1a) representa un fragmento de porciones distales de un sistema de ramificación dicotómico tridimensional, compuesto por ejes áfilos que portan esporangios terminales. Eje basal fino, de 0,3 a 0,4 mm de ancho, recorrido por una vena central, dicotomo en el ápice, dando origen a dos ejes de segundo orden incompletos, finos (de 0,1 a 0,2 mm de ancho), erectos a recurvados, los cuales se bifurcan de forma isotómica tres veces más, en planos ligeramente distintos. Dicotomías distales con brazos relativamente largos (de 1,0 a 1,2 mm de longitud), erectos, portando esporangios apicales. Esporangios ovalados, de 0,7 a 0,9 mm de largo por 0,5 a 0,7 mm de ancho, dispuestos en pares que se encuentran reunidos en pequeños grupos, sin marca de dehiscencia. Algunos esporangios presentan una especie de columna central, de ancho similar a los ejes terminales, que alcanza hasta 2/3 del largo total del esporangio, preservada en forma de una región saliente o deprimida a lo largo del cuerpo del esporangio.

El ejemplar GP/3T 2213A (contraparte: MHNC 165A – Fig. 3b; Láms. 1b, c) corresponde a un pequeño fragmento de partes más distales de un sistema de ramificación dicotómico, formado por cuatro ejes áfilos, portando cada uno de ellos un único esporangio terminal. Ejes terminales erectos, finos (de 0,1 a 0,3 mm de ancho),

relativamente largos (de 0,8 a 1,0 mm de longitud), recorridos por una única vena central, originados de dos dicotomías isotómicas consecutivas de un eje basal muy incompleto. Esporangios ovalados, dispuestos en pares, de 0,7 a 0,9 mm de largo por 0,4 a 0,5 mm de ancho, sin marca de dehiscencia aparente.

El ejemplar GP/3T 2211 representa dos fragmentos de porciones fértiles y estériles que se encuentran asociados pero no en conexión orgánica. La porción estéril corresponde a un fragmento de una parte proximal de un sistema de ramificación dicotómico y áfilo. Ésta está compuesta por una rama principal incompleta, desnuda, levemente sinuosa, con más de 2,68 cm de largo por 1,3 a 1,0 mm de ancho hacia el ápice, soportando alternadamente dos ejes de segundo orden bastante incompletos, insertos en ángulo agudo, de 0,7 mm de ancho en la base de inserción. La porción fértil muestra un eje incompleto, de 0,2 mm de ancho, que se bifurca dando origen a dos ejes distales, cada uno de ellos con dos esporangios terminales. Ejes distales erectos, finos (de 0,2 a 0,3 mm de ancho) y relativamente largos (de 1,1 a 1,2 mm de longitud). El único esporangio completo es ovalado, de 1,0 mm de largo por 0,6 mm de ancho, sin marca de dehiscencia.

El ejemplar GP/3T 2213B (contraparte: MHNC 165B) representa una porción proximal de un sistema de ramificación áfilo, compuesto por una rama principal y dos ejes de segundo orden. Rama principal levemente sinuosa, con más de 2,35 cm de largo por 0,9 a 0,5 mm de ancho hacia el ápice, portando de forma alterna dos ejes de segundo orden incompletos, de 0,5 mm de ancho en la base de inserción, insertos en ángulo agudo. Eje secundario apical oblicuo a la rama principal, con una pequeña incisión a 0,5 cm de la base de inserción, la cual representa el inicio de la bifurcación del eje.

El ejemplar GP/3T 2213C (contraparte: MHNC 165C – Lám. 1d), que se encuentra al lado del ejemplar GP/3T 2213A en la misma muestra, corresponde a una porción distal de un sistema de ramificación tridimensional compuesto por ejes áfilos. Eje principal incompleto, sinuoso, fino, con más de 13,3 mm de largo por 0,4 a 0,2 mm de ancho hacia el ápice, portando alternadamente y de forma oblicua ejes de segundo orden que se bifurcan de forma isotómica repetidas veces en diferentes planos. A partir de una bifurcación isotómica en el ápice del eje principal surgen dos ejes de segundo orden apicales, los cuales llevan ejes de tercer orden incompletos, dispuestos de modo alterno y oblicuos a ellos. El único eje terciario completo se bifurca dos veces más, dando origen a un sistema

dicotómico isotómico, con ejes de 0,1 a 0,2 mm de ancho, brazos de las últimas dicotomías sensiblemente breves (de 0,4 a 0,5 mm de largo) y asimétricos.

Por último, el ejemplar GP/3T 2214A representa también una porción distal de un sistema de ramificación tridimensional compuesto por ejes áfilos. Eje basal bastante incompleto, de 0,5 a 0,6 mm de ancho, dicotomo en el ápice, dando origen a dos ejes de segundo orden, de 0,4 a 0,5 mm de ancho. Eje secundario más completo, a la izquierda, se bifurca tres a cuatro veces en planos ligeramente diferentes, dando origen a un sistema dicotómico isotómico, con ejes de 0,3 a 0,4 mm de ancho, con los brazos de las últimas dicotomías más finos (de 0,2 mm de ancho), breves (de 0,9 a 2,3 mm de largo) y asimétricos.

Discusión: El género *Paulophyton* fue creado por Dolianiti (1954) para pequeños esporangios sin señal de dehiscencia, dispuestos de a pares sobre tallos áfilos y dicotómicos, mencionados para el Carbonífero Temprano del NE de Brasil. Además de la especie tipo *P. sommeri* Dolianiti (1954), posteriormente sólo se han propuesto tres especies más. Kräusel (1957) describió *P. jongmansii* para el Namuriano de Alemania. Posteriormente, Leguizamón & Archangelsky (1981) describieron dos especies más, procedentes de depósitos del Carbonífero Superior de Argentina, a saber: *P. cuyanum* y *P. llanensis*. Estos mismos autores propusieron una enmienda que incorpora la descripción de las porciones vegetativas de sus ejemplares a la diagnosis original del género.

Recientemente, Iannuzzi (1994) sugirió la creación de una nueva especie a partir de ejemplares recolectados junto con otros de la especie tipo en el NE de Brasil. En este mismo estudio, describió y caracterizó las porciones vegetativas de *P. sommeri*. Sin embargo, estas consideraciones, y la descripción de los ejemplares, fueron publicados sólo de forma preliminar por Iannuzzi (1996) y Iannuzzi & Rösler (1993).

Las cuatro especies formalmente descriptas de *Paulophyton* son fácilmente diferenciables entre sí por las características de sus tallos terminales fértiles. Los ejemplares fértiles descriptos aquí, por las dimensiones de sus esporangios (largo entre 0,6 y 1,0 mm; ancho entre 0,4 y 0,7 mm) y por la inserción de los mismos en tallos terminales relativamente largos y erectos, sólo pueden ser atribuidos a la especie tipo *P. sommeri*. Las porciones vegetativas de las especies de *Paulophyton* fueron analizadas con más detalle por Iannuzzi (1994). Según este autor los ejemplares correspondientes sólo a las porciones vegetativas de la planta son similares a los de la especie tipo *P.*

sommeri, por presentar tallos relativamente largos a lo largo de todo el sistema de ramificación, y alternancia entre distribuciones simpodiales y pseudomonopodiales de los tallos de los últimos órdenes. Apesar del estado bastante fragmentario del material aquí analizado, se acepta la presencia de la especie tipo *P. sommeri* en la flora de la Formación Siripaca.

Género: *Sphenopteridium* Schimper, 1874

Especie tipo: *Sphenopteridium dissectum* (Goeppert) Schimper, 1874

?*Sphenopteridium intermedium* (Feistmantel) Rigby, 1973 Figs. 4, 5; Láms. 1e – g

1980? "*Sphenopteridium complex*" Morris, photo 18.2, Figs. 1-5.

Material estudiado: MHNC 059, MHNC 8086, GP/3T 2217, GP/3T 2218, MP-Pb 3365, MP-Pb 3373, MP-Pb 3382.

Descripción del material: El material

Figura 3 - *Paulophyton sommeri* Dolianiti. a) Porción distal del sistema de ramificación dicotómico tridimensional, compuesto por ejes áfilos recorridos por una vena central (flechas largas); los ejes llevan esporangios terminales, los cuales presentan una columna central (flechas cortas), MHNC 076 (escala = 5mm). b) Detalle de partes más distales del sistema de ramificación dicotómico, formado por cuatro ejes rectos, recorridos por una única vena central (flechas largas), portando respectivamente cuatro esporangios terminales ovalados y dispuestos en pares, uno de los cuales muy incompleto (flecha corta), MHNC 165A (escala = 1mm). Simbología: línea continua = contorno nítido; línea a puntos = contorno dudoso o poco nítido; línea a trazos = contorno sugerido o interrumpido.

estudiado presenta un estado de preservación muy bueno, aunque relativamente fragmentario. Los tres ejemplares más completos se describen a continuación.

El ejemplar MHNC 059 (Fig. 4a; Lám. 1e) corresponde a un fragmento de fronde imperfectamente bipinada. Ráquis principal estriado, de 3,0 mm de ancho en la parte basal, adelgazándose hacia el ápice de la fronde. Pinas cortas, imbricadas, dispuestas en forma alterna, insertas en ángulo agudo. Sólo las pinas a la izquierda del ráquis principal se encuentran bien preservadas. La pina más completa es de forma ovalada, imparipinada, de 2,07 cm de largo por más de 1,27 cm de ancho; ráquis secundario imprecisamente delineado, adelgazándose gradualmente hacia la base de las pínulas, cerca de 1,0 cm de largo por 1,8 mm de ancho, dos o más venas de mayor calibre recorren el ráquis; cuatro pínulas insertas, la más basal catadrómica. Pínulas cuneiformes a romboidales, de base decurrente y ligeramente constricta, de limbo coriáceo, imbricadas, dispuestas en forma alterna, profundamente disectadas en tres segmentos basales aproximadamente cuneiformes, de márgenes enteros rectos o levemente curvados, los cuales se dividen dos veces más, dando origen a pequeños segmentos terminales digitiformes, de ápice agudo y redondeado. Venación abierta, dicotómica. Dos venas penetran en la base de las pínulas, y una única vena alcanza los segmentos terminales.

El ejemplar MP-Pb 3365 (Lám. 1f) representa una porción apical de la fronde, imparipinada, ráquis principal estriado de 0,6 mm de ancho en la base; portando pinas y pínulas en forma alterna a subopuesta, insertas a una cierta distancia unas de las otras. Pinas muy cortas, cuneiformes a flabeliformes, levemente imbricadas, profundamente laciniadas en segmentos en forma de cuña, los cuales se dividen una o dos veces más originando cortos segmentos digitiformes, de ápice agudo y redondeado. Hacia el sector terminal de la fronde, las pinas se transforman en pínulas formadas por dos o tres segmentos cuneiformes, de ápice recortado por segmentos terminales semejantes a aquéllos de las pinas. Limbo coriáceo, venación abierta, dicotómica, donde una única vena alcanza los segmentos terminales.

El ejemplar MHNC 8086 (Figs. 4b, 5; Lám. 1g) corresponde a un fragmento incompleto de pina imparipinada. Ráquis imperfectamente delimitado, de 0,5 mm de ancho en la parte basal, portando dos pinulas, las cuales se presentan incompletas. Pínulas cuneiformes a romboidales, de base decurrente y levemente constricta, de limbo coriáceo, ligeramente imbricadas, dispuestas alternadamente, disectas

profundamente en tres segmentos estrechos en la base, los cuales se subdividen dos veces más, dando origen a pequeños segmentos terminales digitiformes, de ápice agudo y redondeado. Venación abierta, dicotómica, con dos venas penetrando en la base de las pínulas, y una sola vena alcanzando cada segmento terminal.

Discusión: Los ejemplares aquí descriptos son considerados idénticos a los ilustrados por Rigby (1973) en su Lámina 3, Figuras 11 y 12A, y denominados por él como *?Sphenopteridium intermedium*. Posteriormente, estos mismos ejemplares fueron recombinados por Rigby (1985) en *Fedekurtzia intermedia* nov. comb. Sin embargo, *Fedekurtzia* es un género creado por Archangelsky (1981) para frondes asociadas o en conexión con (sólo se observa en un único espécimen) pequeñas fructificaciones en forma de espiga o racimo. Rigby (1985), a su vez, indica en la diagnosis de *F. intermedia* que su fructificación es desconocida y propone la sinonimia entre una forma caracterizada sólo por sus hojas, y otra de fructificación conocida, lo cual no es válido en términos taxonómicos. Por lo tanto, la recombinación establecida por Rigby (1985) no es aceptada manteniendo la designación anterior de *?Sphenopteridium intermedium*.

Además de lo arriba expuesto, existen otros argumentos que sugieren la exclusión de los ejemplares australianos de *Fedekurtzia*. Comparando las descripciones y ilustraciones facilitadas por Rigby (1973, 1985), se observan características que diferencian a los ejemplares australianos de las frondes de *Fedekurtzia* caracterizadas por Archangelsky (1981) y Césari (1986), a saber: fronde imperfectamente bipinada; pínulas del tipo “*Aphlebia*” con segmentos terminales digitiformes y uninervados. Estas distintivas características están presentes en los ejemplares aquí analizados, y justifican su identificación con el material de Australia. Algunos ejemplares ilustrados e identificados por Morris (1980) como “*Sphenopteridium* complex”, para los depósitos de la Formación McInnes, en New South Wales, Australia, también muestran características similares a las mencionadas. En este trabajo consideramos los ejemplares estudiados por Morris (1980) como sinónimos de los aquí descritos, aunque con ciertas reservas.

La duda expuesta por Rigby (1973) en la designación del material australiano a nivel genérico - *?Sphenopteridium* - también se acepta para el presente material. A pesar de encontrarse muy bien conservado, el grado de fragmentación tanto de los ejemplares australianos ilustrados como de los aquí analizados, no permite la visualización de ciertas características típicas del morfogénero *Sphenopteridium*, tal como la fronde bifurcada en la

Figura 4 - *?Sphenopteridium intermedium* (Feistmantel) Rigby. a) Porción de fronde imperfectamente bipinada (RP = ráquis principal; R = ráquis secundario) mostrando una pínula incompleta, compuesta originalmente por cuatro pínulas (números); una de las pínulas se encuentra representada sólo por su base de inserción (flecha larga), mientras que la más completa (pínula 2) muestra una venación abierta, dicotómica, con dos venas penetrando en la base y una sola vena alcanzando cada segmento terminal preservado (flechas cortas). MHNC 059 (escala = 1cm). b) Porción más distal de pínula imparipinada con ráquis imperfectamente delimitado (R = ráquis), portando dos pínulas incompletas (1, 2), profundamente disectadas en tres segmentos basales, con venación abierta y dicotómica, donde una única vena alcanza los segmentos terminales digitiformes (flechas cortas). MHNC 8086 (escala = 1cm). Simbología: línea continua = contorno nitido; línea a puntos = contorno dudoso o poco nitido; línea a trazos = contorno sugerido o interrumpido.

Figura 5 - Reconstrucción de una porción de una pínula terminal de *?Sphenopteridium intermedium* (basado en el ejemplar MHNC 8086).

base. Sin embargo, los fragmentos de frondes analizados poseen pínulas con disposición, formato y patrón de venación muy similar al de especies descritas como *Sphenopteridium* para el Carbonífero de Inglaterra (Kidston, 1923; Scott *et al.*, 1994). Es necesaria la adquisición de material más completo para una definitiva clasificación taxonómica de estas formas.

Género: *Triphyllopteris* (Schimper) Knaus, 1994

Especie tipo: *Triphyllopteris colombiana* (Schimper) Knaus, 1994

"*Triphyllopteris*" *boliviana* Iannuzzi, Rösler y Suárez-Soruco, 1993

Láms. 2a, b

1965 *Eremopteris australis* White, pl. 3, fig. 4.

1973? *?Sphenopteridium intermedium*

(Feistmantel) Rigby, pl. 3, fig. 10.

1980? "*Sphenopteridium complex*" Morris, photo 18.2, fig. 6.

1982? *Triphyllopteris lescuriana* (Meek)

Lesquerex; Singh *et al.*, pl. 3, fig. 22; text-figs. 4G, 5

1987? *Triphyllopteris gothani* Daber; Lejal-Nicol, pl. 9, fig. 2; pl. 10, fig. 3.

1990 *Adiantites paracasica* Gothan; White, fig. 96.

1995? *Triphyllopteris lescuriana* (Meek)

Lesquerex; Pant & Srivastava, pl. 8, figs. 1-3; text-figs. 3B-D.

Material estudiado: MHNC 031, MHNC 167, GP/3T 1832, GP/3T 1833, GP/3T 1834, GP/3T 1835, GP/3T 1836, GP/3T 1837, GP/3T 1838, GP/3T 1839, GP/3T 1840, GP/3T 1841, GP/3T 1842, GP/3T 1843, GP/3T 1844, GP/3T 1845, GP/3T 1846.

Diagnosis original: "Frondes bipinadas, pequeñas. Pínulas coriáceas, heteromorfas a lo largo de la pina, por lo menos pentalobadas, con lóbulos romboide-ovalados a oblanceolados, a veces bilobulados, nunca redondeados. Hacia el ápice de la pina pasan a romboidales, trilobadas hasta transformarse en pínulas apicales simples y alargadas. Venación poco densa, subparalela a los márgenes, alcanzándolos en las porciones más distales de los segmentos pinulares" (transcrito y traducido de Iannuzzi *et al.*, 1993b).

Discusión: "*Triphyllopteris*" *boliviana*, al ser creada por Iannuzzi *et al.* (1993b), fue identificada como una nueva especie del morfogénero *Triphyllopteris*, conforme a la diagnosis de Schimper (1869). Posteriormente, Knaus (1994) enmendó la diagnosis del género *Triphyllopteris*, al estudiar material tipo más completo, similar al utilizado originalmente por Schimper. En ese mismo trabajo, Knaus (1994) demostró que varias de las especies asignadas por diversos autores a *Triphyllopteris* no mostraban los caracteres

diagnósticos presentes en el material tipo. En consecuencia, excluyó todas las especies norteamericanas previamente señaladas para *Triphyllopteris*, y las recombino en un nuevo morfogénero: *Genselia*.

Al mismo tiempo, Knaus (1994) estableció diagnosis extensas y detalladas para *Triphyllopteris* y *Genselia*, basadas en frondes bastante completas, lo cual tornó difícil su aplicación en material un poco más fragmentario, como el aquí analizado. Los ejemplares bolivianos parecen compartir características con ambos de los géneros definidos por Knaus (1994). Basándose en este hecho, no se puede descartar la hipótesis de que los ejemplares aquí analizados correspondan a un nuevo género, aunque serían necesarios ejemplares más completos para poder establecer su verdadera ubicación taxonómica.

Mientras tanto, se mantienen con reservas los ejemplares bolivianos en el género *Triphyllopteris*, teniendo en cuenta que se trata de una denominación ampliamente utilizada para englobar frondes bipinadas del Carbonífero Temprano que soportaban pínulas, como mínimo, tripartitas. Tal como mencionó Knaus (1994), *Triphyllopteris* se tornó en una denominación aplicada a diferentes tipos de fronde, perdiendo así su valor taxonómico a lo largo del tiempo.

Los ejemplares discutidos aquí son prácticamente los mismos utilizados por Iannuzzi *et al.* (1993b) al establecer la especie "*T.*" *boliviana*. Esta especie fue originalmente descrita para los depósitos de la Formación Siripaca en la localidad de Kellay-Belén. En este trabajo se extiende su registro a las localidades de Siripaca y Collasuyo, en la Península de Copacabana. Esta especie también ha sido reconocida en estratos del Grupo Ambo, en la Península de Paracas, Perú (Iannuzzi *et al.*, 1997; en prensa).

"*T.*" *boliviana* se caracteriza por presentar pequeñas frondes bipinadas; pínulas heteromorfas a lo largo de las pinas, siendo las más proximales profundamente multilobuladas (hasta 7 lóbulos/pínula) en segmentos oblanceolados, de limbo coriáceo y recurvado, y de venación poco densa y subparalela a los márgenes laterales. Algunos ejemplares ilustrados por Rigby (1973) y Morris (1980) de los depósitos del Carbonífero de New South Wales (Formación McInnes y Upper Kuttung Series, Cuenca de Sydney) muestran características similares a las mencionadas. Por otra parte, los ejemplares descritos y/o ilustrados por White (1965, pl. 3, fig. 4; 1990, fig. 96) de las secciones carboníferas de Queensland (Formación Clarke River) son prácticamente idénticos a los de "*T.*" *boliviana*, presentando nítidamente las características enumeradas más arriba. Rigby (1973) y White (1990) ya habían

destacado la posible identidad entre las formas sudamericanas (de Paracas) y las australianas (de Queensland). Sin embargo, los ejemplares por ellos estudiados fueron identificados como *Eremopteris australis* White (1965) y *Adiantites paracasica* Gothan (1928), respectivamente. Esas dos denominaciones han sido establecidas a partir de unos pocos ejemplares pobremente ilustrados y sin la descripción del material ni la elaboración de una diagnosis formal (véase Gothan, 1928; White, 1965). Por lo tanto, esas denominaciones son consideradas aquí como «*nomem nudum*».

Otras formas muy similares fueron descritas e ilustradas por Singh *et al.* (1982) y Pant & Srivastava (1995) para los depósitos de la Formación Fenestella Shale, en Punjab-Kashmir, India. Lejal-Nicol (1987) describió y ilustró ejemplares semejantes para el norte de Africa (sudoeste de Egipto y norte de Sudán). Formas similares fueron mencionadas bajo diversas denominaciones para Nigeria (Formación Guezouman, Montañas Air; de Rouvre, 1985, 1988; Pfefferkorn, com. pers.). Sin embargo, tanto los ejemplares indúes como los africanos citados no se hallan bien preservados, presentándose en general muy fragmentarios. Sólo el examen de nuevos ejemplares más completos podría confirmar su identidad con el material boliviano. Por lo tanto, las sinonimias aquí propuestas se realizan con reservas para el material africano e indú, pero se admite la presencia de “*T.*” *boliviana* en Australia, principalmente considerando los ejemplares de White (1965, 1990).

Clase: Pteridospermopsida

Género: *Diplothemema* Stur, 1877

Especie tipo: *Diplothemema patentissima* (Etting) Stur, 1877

Diplothemema bondenbenderi (Kurtz) Césari, 1987
Láms. 2c – f

Material estudiado: MP-Pb 3359, MP-Pb 3360, MP-Pb 3361, MP-Pb 3362, MP-Pb 3364, MP-Pb 3366, MP-Pb 3367, MP-Pb 3368, MP-Pb 3369, MP-Pb 3370, MP-Pb 3371, MP-Pb 3372, MP-Pb 3374, MP-Pb 3375, MP-Pb 3376, MP-Pb 3378, MP-Pb 3379, MP-Pb 3380, MP-Pb 3381.

Descripción del material: Debido al acentuado estado de fragmentación del material estudiado, sólo unos pocos ejemplares presentan suficientes características diagnósticas.

El ejemplar MP-Pb 3370A (Lám. 2c) corresponde a una porción de fronde tripinada, ráquis principal de 3,0 mm de ancho, un poco flexuoso,

portando una pina incompleta, inserta en ángulo cercano a los 90°. Ráquis secundario flexuoso, de 5 mm de ancho en la base, del cual nacen en ángulo casi recto dos ráquis es de tercer orden dispuestos en forma alterna. Ráquis es de tercer orden flexuosos, de 0,8 a 1 mm de ancho. Uno de ellos presenta alternadamente bases de inserción de pínulas no preservadas. La única pínula conservada es de forma oblonga, dividida en segmentos deltoides, de ápices no bien definidos. Venación abierta, dicotómica, isotómica, una única nervadura penetra en la base de las pínulas y hay por lo menos dos venas por cada segmento terminal.

En la misma muestra que se encuentra el ejemplar anterior, se encuentra también el ejemplar MP-Pb 3370B (Lám. 2c), el cual posiblemente representa un fragmento basal de fronde. Ráquis principal desnudo, de 6,6 mm de ancho, dicotomo en el ápice, dando origen a dos ráquis es de segundo orden de calibre similar (4,8 y 5,0 mm, respectivamente), separados por un ángulo de 40°.

MP-Pb 3366A (Lám. 2d) representa un fragmento de pina de ?cuarto orden, ráquis de 1,0 mm de ancho, levemente flexuoso, portando de forma alterna pínulas incompletas, insertas en ángulos casi rectos. La pínula más completa es de forma suborbicular y dividida en dos porciones. Cada porción porta segmentos deltoides, enteros, de ápices emarginados o cortamente bilobados, trancos a subredondados. Venación abierta, dicotómica, isotómica, donde una única vena penetra en la base de las pínulas y por lo menos cuatro venas ocurren por cada segmento terminal.

El ejemplar MP-Pb 3362 (Lám. 2e) también corresponde a una porción basal de fronde. Ráquis principal desnudo, cerca de 5 mm ancho, dicotomo en el ápice, donde surgen dos ráquis es de segundo orden, de calibre semejante (3,5 y 3,6 mm), dispuestos a 65°. El ráquis secundario derecho porta un ráquis de tercer orden inserto en ángulo cercano a los 90°. Ráquis de tercer orden de 1,2 mm de ancho, portando en forma alterna posibles ráquis de cuarto orden incompletos que portan pínulas mal preservadas. Las pínulas se dividen en segmentos estrechos muy semejantes a los observados en otros ejemplares.

Finalmente, el ejemplar MP-Pb 3364 (Lám. 2f) representa una porción terminal de fronde, bipinada. Ráquis principal de 0,6 mm ancho, poco flexuoso, portando alternadamente pinas, insertas en ángulos entre los 65° y 70°. Pinas incompletas, imparipinadas, aproximadamente ovaladas. Ráquis secundario de 0,5 a 0,6 mm de ancho, portando de forma alterna cerca de siete pínulas. Pínulas de forma obovada, divididas en segmentos deltoides, de

ápices emarginados o cortamente bilobados. Venación abierta, dicotómica, isotómica, con cerca de cuatro venas por cada segmento terminal.

Discusión: La caracterización del morfogénero *Diplothemema* en depósitos del Carbonífero de América del Sur fue hecha por Césari (1987). Esta autora restringe la denominación del género *Diplothemema* a aquellas frondes bifurcadas en la base, varias veces pinadas, y que presentan pínulas estrechas, más o menos acunadas, divididas en segmentos de limbo reducido. No obstante, el género *Diplothemema* se encuentra muy mal definido y ha sufrido una serie de reconsideraciones taxonómicas hechas por diversos autores a lo largo del tiempo (ver discusión en Césari, 1987), y por lo tanto su utilización debe hacerse con reservas. Además, el hallazgo de órganos reproductivos de afinidad pteridospérmica en conexión con frondes del tipo *D. bodenbenderi* en el Carbonífero Inferior de la Argentina (Césari, 1997), abre la perspectiva de una reclasificación del material sudamericano fuera de *Diplothemema*, un morfogénero típico del reino euroamericano. Mientras tanto, se opta aquí por la validez del género *Diplothemema sensu* Césari (1987) para América del Sur.

A nivel específico, los ejemplares aquí analizados, a pesar de encontrarse relativamente fragmentados, muestran en su conjunto las principales características diagnósticas de *D. bodenbenderi*, tales como: fronde tri-quadri? pinada; ráquis principal bifurcado; ráquis es de los últimos órdenes levemente flexuosos e insertados en ángulo próximo al recto (este último carácter es a veces observado en la inserción de las pínulas); pínulas profundamente lobuladas en segmentos estrechos, de ápices emarginados a bilobulados, presentando de dos a cuatro venas por segmento terminal. Por lo tanto, se propone la ubicación del material estudiado en *D. bodenbenderi*.

Género: *Nothorhacopteris* Archangelsky, 1983

Especie tipo: *Nothorhacopteris argentinica* Archangelsky, 1983

Nothorhacopteris kellybelenensis, Azcuy & Suárez-Soruco, 1993

Láms. 2g, h

1955? *Rhacopteris ovata* (Mc Coy) Walkom; Hoeg *et al.*, pl. 1, fig. 2.

1973? *Pseudorhacopteris ovata* (Mc Coy) Rigby, pl. 1, fig. 1; pl. 2, fig. 6.

1980 *Rhacopteris ovata* (Mc Coy) Walkom; Morris, photo 18.1, fig. 4.

1982? *Rhacopteris ovata* (Mc Coy) Walkom; Singh *et al.*, pl. 3, fig. 20; text-fig. 4 E-F.

1987? *Rhacopteris semicircularis* Lutz; Lejal-Nicol, pl. 8, fig. 1.

1987? *Rhacopteris crenulata* De Rouvre; Lejal-Nicol, pl. 9, fig. 3.

1990 *Rhacopteris ovata* (Mc Coy) Walkom; White, fig. 103.

1995? *Nothorhacopteris argentinica*

Archangelsky; Pant & Srivastava, pl. 8, figs. 4 y 5; text-fig. 3E.

Material estudiado: MHNC 093, MHNC 8000, MHNC 8026, GP/3T 1834, GP/3T 2218, GP/3T 2219, GP/3T 2220, GP/3T 2221, MP-Pb 3332, MP-Pb 3337, MP-Pb 3340, MP-Pb 3341, MP-Pb 3342, MP-Pb 3343, MP-Pb 3345, MP-Pb 3347, MP-Pb 3349, MP-Pb 3350, MP-Pb 3351, MP-Pb 3352, MP-Pb 3357, MP-Pb 3358, MP-Pb 3383, MP-Pb 3385.

Diagnosis original: "Frondes monopinnadas de ráquis robusto, portando pínulas cuneiformes hasta flabeliformes, cortamente pecioladas y con o sin imbricación. Disposición de las pínulas opuestas o subopuestas, planas hasta oblicuas al ráquis e insertas con ángulo agudo. Pínulas cuneadas de bordes ana y catadrómicos lisos y rectos, estos últimos decurrentes y hasta levemente cóncavos o sigmoides; margen distal semicircular, claramente lobulado, por cortas y pequeñas incisiones distales de la lámina; algunos lóbulos suelen presentar en su ápice una muesca obtusa poco profunda. Venación marcada, de igual calibre con una temprana división al penetrar en la base de la pínula y una última dicotomía en el tercio superior de cada segmento; es notorio la presencia de estrías intervenales" (transcripto de Azcuy & Suárez-Soruco, 1993).

Discusión: Los ejemplares estudiados corresponden perfectamente con la diagnosis de *Nothorhacopteris kellybelenensis*, establecida por Azcuy & Suárez-Soruco (1993) a partir de material recolectado en los estratos de la Formación Siripaca, en la localidad de Kellay-Belén. Se indica aquí además la presencia de esta especie en las localidades de Siripaca y Collasuyo. La ocurrencia de *N. kellybelenensis*, sugerida con reservas por los autores arriba citados, fue recientemente confirmada para la flora de Paracas, Grupo Ambo en el litoral sur del Perú, mediante el examen del material peruano (Iannuzzi *et al.*, 1997, en prensa).

Azcuy & Suárez-Soruco (1993), al crear la especie *N. kellybelenensis*, establecieron las características diagnósticas más útiles en la distinción de las diversas especies sudamericanas del género *Nothorhacopteris* (Azcuy & Suárez-Soruco, 1993, cuadro 1, pág. 176). A partir de estas características

diagnósticas se extiende aquí la comparación de las formas sudamericanas, con otras descritas para las demás regiones de Gondwana, i. e. norte de Africa, India y este de Australia.

Desde la creación del género *Nothorhacopteris*, hecha por Archangelsky (1983), gran parte de las frondes rhacopterídeas señaladas para los depósitos carboníferos de otras áreas gondwánicas han sido clasificadas o reclasificadas en la especie tipo *N. argentinica*. Esto es porque Archangelsky (1983) consiguió establecer criterios coherentes, claros y bien definidos para la identificación del nuevo género, además de demostrar la inconsistencia de varias sinonimias anteriormente propuestas para este tipo de fronde no Gondwana. La reciente creación de *N. kellybelenensis* posibilita una nueva discusión sobre las sinonimias ya establecidas para las formas rhacopterídeas del Carbonífero de Gondwana.

Los ejemplares descritos e ilustrados por Rigby (1973), Morris (1980), y sólo ilustrados por White (1990), para los depósitos carboníferos de New South Wales, al este de Australia (Formación McInnes, Grupo Volcánico Gilmore, Upper Kuttung Series), presentan en las porciones medias de sus frondes pínulas nítidamente pecioladas, de márgenes distales crenulados a lobulados, en algunos casos con pequeñas incisiones, y de contorno acuñado simétrico a levemente asimétrico (relación largo/ancho aprox. 1). Estas características hacen a estos ejemplares australianos más similares a los descritos como *N. kellybelenensis* que a los designados como *N. argentinica*, según los criterios presentados por Azcuy & Suárez-Soruco (1993). Algunos ejemplares, como los ilustrados por Morris (1980, foto 18.1, fig. 4) y White (1990, fig. 103), son idénticos a los descritos por Azcuy & Suárez-Soruco (1993).

Otras formas rhacopterídeas descritas e ilustradas por Hoeg *et al.* (1955), Singh *et al.* (1982) y Pant & Srivastava (1995) para el noroeste de la India (Serie Po y Formación Fenestella Shale, Panjab-Kashmir), y por Lejal-Nicol (1987) para Egipto (Península del Sinaí), muestran de forma menos nítida (debido al mal estado de preservación de los ejemplares) algunas de las características mencionadas más arriba. Formas bastante similares a *N. kellybelenensis* fueron también mencionadas para el norte de Nigeria (Formación Guezouman, Montañas Air) bajo diferentes designaciones por de Rouvre (1985) y Pfefferkorn (com. pers.).

Al mismo tiempo, formas intermedias que presentan características compartidas entre los dos morfotipos básicos de *N. argentinica* y *N.*

kellybelenensis, parecen existir en secciones del Carbonífero superior de Argentina (observación de los autores), en estratos de la Formación Siripaca (observación de los autores), y en los depósitos carboníferos de New South Wales (véase Rigby, 1973; Morris, 1980). Los detalles sobre estas formas deberán ser esclarecidos en futuros estudios.

Teniendo en cuenta lo expuesto, se propone aquí, con las reservas mencionadas, validar la mayoría de las sinonimias entre los especímenes bolivianos y los descriptos y/o ilustrados por los autores arriba mencionados para otras áreas gondwánicas. En realidad, sólo el examen de los ejemplares podrá elucidar la verdadera identidad específica de las formas africanas, indúes y de la mayoría de las australianas. Se admite, sin embargo, la presencia de *N. kellybelenensis* en el Carbonífero de Australia, basada en unos pocos ejemplares muy bien preservados y adecuadamente ilustrados procedentes de los depósitos de New South Wales (véase Morris, 1980; White, 1990).

Además de los taxones descriptos arriba, la flora fósil de la Formación Siripaca se compone de los siguientes elementos, identificados y clasificados sólo de manera preliminar por Iannuzzi *et al.* (1997, en prensa): Lycophyta formas «A» y «B», cf. *Tomiodendron* sp., fructificaciones de Lycophyta formas «A» y «B», *Paracalamites* sp., fructificaciones de Sphenophyta formas «A» y «B», hojas de Pteridophyta, fructificación de Pteridospermophyta. Estos elementos corresponden en general a porciones fértiles de las plantas fósiles que componen esta asociación y serán descriptas en futuros trabajos. Por otra parte, su correcta identificación será muy importante conocer las afinidades botánicas de algunos elementos de la flora aquí analizada. Estos resultados serían también de gran ayuda para los estudios paleobiogeográficos.

DISCUSIÓN

En términos específicos, la flora de la Formación Siripaca presenta una serie de elementos endémicos no presentes en otras floras de América del Sur. Solamente tiene similitudes con la denominada Flora de Paracas, que se encuentra en el Grupo Ambo en la Península de Paracas, en la costa sur del Perú (Iannuzzi *et al.*, 1997, en prensa). De hecho, y según estos mismos autores (Iannuzzi *et al.*, 1997), se puede concluir que ambas floras, la de Siripaca y la de Paracas, son distintos registros de una misma flora o formación vegetal. Sin embargo, la correlación establecida con la Flora de Paracas no tiene

valor bioestratigráfico, ya que los depósitos carboníferos de Paracas constituyen un paquete de estratos que se encuentra entre fallas, en contacto con depósitos cenozoicos y un basamento cristalino, y aislados de otras secuencias sedimentarias correlacionables, lo que dificulta las interpretaciones cronoestratigráficas. Además, aparte de los megafósiles vegetales, y de algunos bivalvos de escaso significado bioestratigráfico (Alleman, 1991), por el momento no existe en Paracas el registro de otro tipo de fósiles.

A pesar de no presentar una buena correlación con las demás floras carboníferas de América del Sur, la flora de la Formación Siripaca comparte dos de los elementos aquí descritos con algunas de esas floras. Estos dos elementos, *D. bodenbenderi* y *P. sommeri*, a su vez, son especies endémicas de América del Sur.

D. bodenbenderi no tiene un buen valor bioestratigráfico, pues se distribuye a lo largo de casi todo el Carbonífero, desde el Tournaisiano/Viseano hasta el Westfaliano (Tab. 2), conforme los registros argentinos (Sessarego & Césari, 1989; Césari, 1987; Archangelsky & Cúneo, 1991).

P. sommeri es una especie restringida a la Formación Potí, en la Cuenca Parnaíba, al NE de Brasil, que tal vez pueda ser encontrada en la flora de Paracas, en el Perú. La Formación Potí se depositó durante el Tournaisiano y el Viseano, según los palinomorfos encontrados (Daemon, 1974; Loboziak *et al.*, 1992). La flora de la Formación Potí ha sido encontrada solamente en la parte superior de esta formación, la cual se restringe al Viseano Tardío, conforme los estudios palinológicos de subsuelo y superficie (Iannuzzi *et al.*, 1993a; Loboziak, com. pers.; Iannuzzi & Scherer, 1996). Sin embargo, el registro de los primeros prepólenes (*Schopfipollenites ellipsoides* y *S. cf. S. ellipsoides*, en Loboziak *et al.*, 1991; Iannuzzi, 1994; Iannuzzi & Scherer, 1996), y la presencia de *Reticulatisporites magnidictius* en las microfloras analizadas, podría extender la edad del tope de la Formación Potí hasta el Namuriano más precoz (Serpukhoviano basal), según los recientes datos obtenidos en el norte de África (Coquel *et al.*, 1995) y en el este de Australia (Roberts *et al.*, 1993; Jones, 1996). Por lo tanto, *P. sommeri* tendría aproximadamente una distribución temporal máxima entre el Viseano Tardío y el Namuriano más basal, o sea, eocarbonífero tardío (Tab. 2).

En el contexto de América del Sur, *N. kellybelenensis*, "*T. boliviana*" y *?S. intermedium* son taxones restringidos a las floras de la Formación Siripaca y de Paracas (Iannuzzi *et al.*, 1997, en prensa). Sin embargo, estos taxones parecen ser compartidos con

algunas otras floras carboníferas gondwánicas. Se destaca especialmente la presencia de estos taxones en las floras australianas de New South Wales, a saber, en la Formación Mt. Johnstone y unidades equivalentes (Formación Italia Road, depósitos de la Upper Kutung Series), en la Cuenca Sidney; en el Grupo Volcánico Gilmore y en la Formación McInnes, en el Bloque Myall. La total identidad entre algunos de los ejemplares sudamericanos y australianos clasificados como *N. kellybelenensis* y *?S. intermedium* se puede comprobar con seguridad en los trabajos de Rigby (1973), Morris (1980) y White (1990), mientras que la presencia de "*T. boliviana*" en Australia se observa claramente en los trabajos de White (1965, 1990), el cual describe y/o ilustra formas idénticas en la Formación Clarke River, de la Cuenca del Río Clarke, en Queensland (véase el apartado Resultados Sistemáticos).

Las floras carboníferas de New South Wales están actualmente entre las mejor datadas de todo Gondwana. Roberts *et al.* (1993, 1994) utilizaron el método SHRIMP de datación en cristales de circón procedentes de tobas volcánicas que se encuentran intercaladas entre los horizontes que contienen las floras fósiles. Estos autores obtuvieron un intervalo de tiempo restringido entre el Viseano tardío (V3a) y el Namuriano más temprano para los depósitos de las formaciones Mt. Johnstone y McInnes, y del Grupo Volcánico Gilmore. Los estratos de la Formación Clarke River ya eran considerados de edad eocarbonífero (Viseano) según el análisis de su contenido palinológico (Jell & Playford, 1985).

Otras formas muy similares a *N. kellybelenensis* y a "*T. boliviana*", pero que todavía necesitan confirmar su similitud en futuros estudios, son

Tabla 2 - Distribuciones temporales (biocronas) de los taxones presentes en la Formación Siripaca, válidas para América del Sur según los autores (véase la Discusión). Simbología: línea continua = distribución confirmada o aceptada; línea a trazos (o discontinua) = distribución dudosa o incierta. Abreviaturas: B. = Bashkiriano; KA. = Kasimoviano; GZ. = Gzeliano.

EDADES TAXA	CARBONÍFERO					
	MISSISSIPIANO			PENSILVANIANO		
	TOURNAISIANO	VISEANO	NAMURIANO	WESTFALIANO	ESTEFANIANO	
	TOURNAISIANO	VISEANO	SERPUKHOVIANO	B. MOSCOVIANO	KA.	GZ.
<i>Diplothemna bodenbenderi</i>	■	■	■	■	■	■
<i>Paulophyton sommeri</i>		■				
<i>?Sphenopteridium intermedium</i>		■				
<i>Nothorhacopteris kellybelenensis</i>		■				
<i>Triphylopteris boliviana</i>		■

Lámina 1

- a) - d) *Paulophyton sommeri* Dolianiti: a) Porción distal del sistema de ramificación dicotómico tridimensional, compuesto por ejes áfilos que llevan esporangios terminales (flechas), MHNC 076. b) y c) Parte más distal del sistema de ramificación dicotómico, formado por ejes áfilos portando esporangios terminales (flechas), GP/3T 2213A y MHNC 165A. d) Porción distal del sistema de ramificación tridimensional, compuesto por ejes áfilos estériles, GP/3T 2213C (contra-parte MHNC 165C). e) - g) *?Sphenopteridium intermedium* Rigby: e) Porción de fronde imperfectamente bipinada, mostrando pinas incompletas y pínulas profundamente disectadas en segmentos cuneiformes de márgenes distales digitiformes y uninervadas (flechas), MHNC 059. f) Porción apical de la fronde, portando pinas terminales y pínulas en forma alterna a subopuesta, MP-Pb 3365. g) Porción más distal de pina imparipinada, portando pínulas profundamente disectadas en segmentos cuneiformes de márgenes distales digitiformes y uninervadas (flechas), MHNC 8086. (escalas milimétricas).

Lámina 2

- a) - b) "*Triphylopteris*" *boliviiana* Iannuzzi, Rösler y Suárez-Soruco: a) Porción de fronde bípinnada portando pínulas multilobadas (flecha), GP/3T 1834. b) Detalle de la pínula indicada en la figura a) (flecha), mostrando el limbo pentalobado en segmentos (lóbulos) romboide-ovalados y venación poco densa, subparalela a los márgenes, GP/3T 1834. c) - f) *Diplotumema bodenbenderi* (Kurtz) Césari: c) Porción de fronde tripinnada (a la izquierda) mostrando ráquises (flechas cortas) un poco flexuosos, dispuestos en ángulo cercano a los 90° y una única pínula completa (flecha larga), asociada a un fragmento basal de fronde (a la derecha) dicótomo en el ápice, MP-Pb 3370A y B. d) Fragmento de pina portando pínulas divididas en dos porciones (flechas) y compuestas por segmentos deltoides de ápices cortamente bilobados y subredondados, MP-Pb 3366A. e) Porción basal de fronde dicótoma en el ápice mostrando una ráquis de tercer orden que porta pínulas mal preservadas (flecha), MP-Pb 3362. f) Fragmento de fronde distal bipinnada portando pinas imparipinadas, pínulas formadas por segmentos deltoides de ápices ermaginados o cortamente bilobados, trunco a subredondados, MP-Pb 3364. g) - h) *Nothorhacopteris kellybelenensis* Azcuy & Suárez-Soruco: g) Detalle de una pínula flabeliforme de margen distal lobulado por cortas y pequeñas incisiones distales de la lámina, donde algunos lóbulos presentan en su ápice una muesca obtusa poco profunda (flechas), MP-Pb 3358B. h) Porción média de fronde monopinnada portando pínulas cuneiformes cortamente pecioladas con imbricación, MP-Pb 3358A. (escalas milimétricas).

las que se encuentran en la Formación Fenestella Shale de la Cuenca Kashmir, en el NW de la India, y en la Formación Guezouman de las Montañas Air, en el N de Nigeria. Se considera que la Formación Fenestella Shale se depositó entre el Viseano Medio y el Bashkiriano, considerando en el estudio de las faunas de braquiópodos (Tripathi & Singh, 1985). La Formación Guezouman fue apenas recientemente datada a partir de los estudios palinológicos de Coquel *et al.* (1995), quienes determinaron una edad entre Viseano Tardío y Serpukhoviano basal para la parte de la sección que contiene las plantas fósiles aquí referidas.

La identificación de elementos florísticos comunes con otras floras gondwánicas, y principalmente con la flora de los depósitos australianos citados, es de gran importancia bioestratigráfica. En correlación con estas floras, se puede establecer un intervalo relativamente preciso, entre el Viseano Tardío y el Serpukhoviano Temprano para la presencia de *P. sommeri*, *N. kellybelenensis*, "*T.*" *boliviana* y *?S. intermedium* en América del Sur (Tab. 2).

A partir del establecimiento de los posibles biocrones de los taxones arriba mencionados, se puede asegurar una edad más precisa para los estratos de la Formación Siripaca. Según los biocrones expuestos, la flora de la Formación Siripaca se habría desarrollado durante el eocarbonífero tardío, dentro del intervalo Viseano Tardío y Serpukhoviano precoz (véase la Tab. 2). El intervalo obtenido es perfectamente compatible con el contexto estratigráfico ya expuesto (véase el apartado de Contexto Estratigráfico y Bioestratigráfico) y con la correlación estratigráfica y megaflorística con la Formación Kaka, del Subandino Norte de Bolivia (véase la Introducción), los cuales indican obligatoriamente y de forma independiente una faja de edad similar para los depósitos de la Formación Siripaca.

Sin embargo, no se puede descartar la posibilidad de que *N. kellybelenensis*, y tal vez "*T.*" *boliviana*, ocurran dentro de un intervalo un poco más amplio (desde Viseano Medio a Serpukhoviano Tardío) en el resto de los depósitos gondwánicos, si se considera el registro de otras floras, no tan bien datadas como las anteriormente citadas, en secciones del Carbonífero del norte de Africa (de Rouvre, 1985, 1988; Lejal-Nicol, 1985, 1987; Klitzsch & Lejal-Nicol, 1984), de India (Singh *et al.*, 1982; Triparthi & Singh, 1985) y de Australia (Morris, 1985). Por otro lado, formas del tipo *?S. intermedium*, hasta ahora exclusivas de América del Sur y Australia, parecen restringir su presencia al corto intervalo sugerido en el párrafo anterior (Tab. 2), teniendo en cuenta su estrecha distribución estratigráfica en las secciones carboníferas de Australia (Morris, 1980, 1985;

Retallack, 1980; Rigby, 1973, 1985), donde se encuentra limitada a los horizontes que contienen la denominada "Flora de *Sphenopteridium*" de Retallack (1980), o "Flora Upper *Rhacopteris*" de Morris (1980), posteriormente red denominada por él mismo como "Flora enriquecida de *Nothorhacopteris*" (Morris, 1985).

La ocurrencia de los mismos taxones específicos entre regiones gondwánicas tan distantes como América del Sur y Australia, o a lo largo de un área tan extensa como la ocupada por toda la región centro-norte de Gondwana (i.e., centro-norte de América del Sur, centro-norte de Africa, India y este de Australia), se puede explicar por los factores paleogeográficos y paleoclimáticos registrados para el Carbonífero. Durante todo el Carbonífero, el continente de Gondwana experimentó una gran rotación en sentido horario, la cual desplazó el oeste de Gondwana (América del Sur y Africa) de altas latitudes a bajas, y simultáneamente, el este de Gondwana (India, Antártida y Australia) de bajas latitudes a altas (Scotese *et al.*, 1979; Bambach *et al.*, 1980; Scotese & McKerrow, 1990; Díaz-Martínez *et al.*, 1993).

Las floras anteriormente analizadas corresponden a un intervalo restringido, al eocarbonífero tardío. Según las reconstrucciones paleogeográficas más ampliamente aceptadas (Scotese *et al.*, 1979; Bambach *et al.*, 1980; Scotese & McKerrow, 1990), durante el eocarbonífero tardío las áreas de ocurrencia de las floras tratadas se encontrarían alineadas latitudinalmente dentro de una faja entre 30°S y 60°S aproximadamente. Este alineamiento asociado a un evento de calentamiento global habría proporcionado, a su vez, la existencia de un extenso cinturón de clima templado a lo largo de toda la región centro-norte de Gondwana (Raymond *et al.*, 1985, 1989, 1990; Rowley *et al.*, 1985; Kelley *et al.*, 1990; Kelley & Raymond, 1991; Iannuzzi & Pfefferkorn, en preparación). Este extenso cinturón climático latitudinal habría permitido la dispersión de algunos elementos florísticos de un extremo a otro de Gondwana, explicando así la similitud taxonómica observada entre las floras. Por otro lado, los factores geográficos y climáticos locales y/o longitudinales produjeron las diferencias florísticas constatadas en la literatura. Conviene destacar que durante otros intervalos dentro del Carbonífero no fue posible una dispersión tan amplia de los mismos taxones, y en consecuencia tampoco una correlación bioestratigráfica tan extensa a través de Gondwana, como durante el periodo mencionado. Esto es debido a que, durante el resto del Carbonífero, las diversas áreas gondwánicas presentaron diferencias climáticas muy marcadas, debidas a su diferente posición latitudinal (Raymond *et al.*, 1985; Rowley *et al.*, 1985), y a la ocurrencia de episodios glaciales (López-Gamundí, 1997).

CONCLUSIONES

A partir de la descripción detallada de los elementos florísticos de la Formación Siripaca aquí analizados, se establecen sinonimias más fiables con formas de otras floras gondwánicas. Algunos problemas taxonómicos relacionados con la presencia o ausencia, en las floras gondwánicas, de ciertos géneros euroamericanos tales como *Triphyllopteris* y *Sphenopteridium*, permanecen todavía sin resolución. A pesar que los ejemplares estudiados presentan un óptimo estado de preservación, el material se encuentra bastante fragmentado, imposibilitando así la constatación de algunas características diagnósticas presentes en morfogéneros euroamericanos similares. El elucidación de estos problemas dependerá de la obtención de ejemplares más completos en el futuro.

El reconocimiento de igualdad específica con formas intragondwánicas posibilita la determinación de los posibles biocrones de los taxones estudiados en el contexto de América del Sur. Entre las formas exclusivas de América del Sur, *D. bodenbenderi* presenta poco valor bioestratigráfico, pues ocurre durante casi todo el Carbonífero, y *P. sommeri* se restringe al eocarbonífero tardío. *N. kellybelenensis*, "*T.*" *boliviana* y *?S. intermedium*, formas endémicas compartidas con otras floras gondwánicas, también limitan su ocurrencia al eocarbonífero tardío, principalmente según su registro en depósitos australianos. En conclusión, se propone para la flora de la Formación Siripaca un intervalo de edad entre el Viseano Tardío y el Serpukhoviano Temprano, considerando los biocrones de los elementos florísticos aquí analizados.

La amplia correlación entre los elementos florísticos gondwánicos analizados se corrobora por el alineamiento a lo largo de una faja latitudinal de cerca de 30° de amplitud (entre 30° y 60°S) de las áreas de Gondwana que contienen las floras tratadas. El alineamiento de estas áreas coincide con lo previsto por las reconstrucciones paleogeográficas más aceptadas para el intervalo del eocarbonífero tardío. La existencia de un extenso cinturón de clima templado de un extremo al otro de Gondwana, incorporando todas esas áreas, explica la ocurrencia de los mismos elementos florísticos a través de Gondwana durante el Eocarbonífero tardío (Iannuzzi & Pfefferkorn, en preparación). Las características básicas de este cinturón climático ya fueron delineadas por Alleman & Pfefferkorn (1988), al definir el denominado Reino Florístico de Paracas para la porción norte de América del Sur, basados en los elementos encontrados en la flora de Paracas, al sur de Perú. La similitud florística entre las floras de la Formación Siripaca

y de Paracas, permitió definir la flora boliviana como una extensión hacia el sur del registro del Reino Florístico de Paracas (Iannuzzi *et al.*, 1997, en prensa). Teniendo en cuenta las correlaciones realizadas en este trabajo, se sugiere una posible extensión de esta unidad florística, que representa un cinturón de clima templado cálido, para las áreas al este de Gondwana. Los aspectos paleoflorísticos, paleogeográficos y paleoclimáticos relacionados con la delimitación de esta unidad florística serán analizados en un trabajo posterior (Iannuzzi & Pfefferkorn, en preparación). Los resultados aquí obtenidos son suficientemente significativos y permitirán la utilización de los taxones analizados en futuros estudios bioestratigráficos en América del Sur.

Agradecimientos—Agradecemos a Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos (YPFB), al Servicio Nacional de Geología y Minería de Bolivia (SERGEOMIN) y a ORSTOM Bolivie por el apoyo concedido para la realización de los trabajos de campo. Igualmente, agradecemos toda la colaboración facilitada por Mario Suárez-Riglos, director del Museo de Historia Natural «Noel Kempf Mercado» de Santa Cruz, Bolivia; por Hermann W. Pfefferkorn, de la University of Pennsylvania en Philadelphia, EEUUA; por Vera Alleman, de la Universidad Ricardo Palma de Lima, Perú; por Oscar Rösler, de la Universidade do Contestado de Mafra, Brasil; por Sergio Archangelsky, del Museo Bernardino Rivadavia de Buenos Aires, y por Carlos Azcuy, de la Universidad de Buenos Aires, ambos de Argentina. Este trabajo fue parcialmente financiado con recursos de la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Proceso n°. 91/5198-2) y la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS, Proceso n°. 97/0722-5) del Brasil a RI; del Ministerio de Educación y Ciencia de España, del Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación (ORSTOM), y del Petroleum Research Fund de los Estados Unidos a EDM.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Alleman, V. 1991. Presencia de Myaliniidae (Mollusca Bivalvia) en la serie carbonífera de Paracas (Pisco-Depto. de Ica). In: CONGRESO PERUANO DE GEOLOGÍA, 7., 1991, Lima. Actas...Lima, SGP., p. 399-400.
- Alleman, V. & Pfefferkorn, H. W. 1988. Licopodos de Paracas: significación geológica y paleoclimatológica. *Boletín de la Sociedad Geológica del Perú*, 78: 131-136.
- Archangelsky, S. & Cúneo, R. 1991. The Neopaleozoic floristic succession from Northwestern Argentina. A new perspective. In: INTERNATIONAL GONDWANA SYMPOSIUM, 7., 1988, São Paulo, SP. *Proceedings...*São Paulo, IG-USP, p. 469-482.
- Archangelsky, S. 1981. *Fedekurtzia*, a new Carboniferous frond from Gondwanaland and its fructification. *American Journal of Botany*, 68: 1130-1138.
- Archangelsky, S. 1983. *Nothorhacopteris*, a new generic name for some Carboniferous monopinnate fronds of gondwanaland. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38: 157-172.
- Archangelsky, S.; Amos, A. J.; Andreis, R. R.; Azcuy, C. L.; Gonzalez, C. R.; Lopez-Gamundi, O. & Sabattini, N. (eds.) 1987. *El Sistema Carbonífero en la República Argentina*. Córdoba, Academia Nacional de Ciencias, 383p.
- Archangelsky, S.; González, C. R.; Cúneo, N. R.; Sabattini, N.; Césari, S. N.; Aceñolaza, F. G.; García, G. B.; Buatois, L. A.; Ottone, E.; Mazzoni, A. F.; Hünicken, M. A. & Gutiérrez, P. R. (eds.) 1996. *El Sistema Permiano en la República Argentina y en la República Oriental del Uruguay*. Córdoba, Academia Nacional de Ciencias, 417p.

- Ascarrunz, R. & Radelli, L. 1964. Geologia della Penisola di Copacabana e delle Isole del settore sud del Lago Titikaka. **Atti della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale in Milano**, 103 (3): 273-284.
- Azcuy, C. L. & Ottone, E. G. 1987. Datos palinológicos de la Formación Retama en la Encañada de Beu, Rio Alto Beni (Bolivia). In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 4., 1987, Santa Cruz, Bolivia. **Memorias...** Santa Cruz, Asociación Boliviana de Paleontología y Y.P.F.B v. 1, p. 235-249.
- Azcuy, C. L. & Suárez-Soruco, R. 1993. *Nothorhacopteris kellybelenensis*. Una nueva especie del Carbonífero Inferior de Bolivia. In: Suárez-Soruco, R. (ed.). **Fósiles y Facies de Bolivia. Volumen II – Invertebrados y Paleobotánica**. Santa Cruz, Bolivia, Y.P.F.B. p. 173-179. (Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 13-14; Travaux de L'Institut Français D'Estudes Andines, 82).
- Bambach, R. K.; Scotese, C. R. & Ziegler, A. M. 1980. Before Pangea: The Geographies of the Paleozoic World. **American Scientist**, 68: 26-37.
- Berry, E. W. 1922a. Contributions to the paleobotany of Peru, Bolivia and Chile. In: Mathews, E. B. (ed.). **The Johns Hopkins University Studies in Geology**. Baltimore, MD, The Johns Hopkins Press. p. 9-44. (The Johns Hopkins University Studies in Geology, n. 4).
- Berry, E. W. 1922b. Carboniferous plants from Peru. **American Journal of Science**, 3: 189-194.
- Césari, S. N. 1986. Megafloras de la Formación Tupe en Sierra de Maz y Ciénaga del Vallecito, Cuenca Paganzo, Argentina. **Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, 38: 11-137.
- Césari, S. N. 1987. *Diplothema bodenbenderi* Kurtz nov. comb. (Pteridospermales?) del Carbonífero de Argentina. **Ameghiniana**, 24 (3-4): 263-269.
- Césari, S. N. 1997. *Eonotosperma arrondoi* Césari gen. et sp. nov., a pteridosperm from the Early Carboniferous of Argentina. **Ameghiniana**, 34 (2): 169-178.
- Chamot, G.A. 1965. Permian section at Apillapampa, Bolivia. **Journal of Paleontology**, 39 (6): 1112-1124.
- Coquel, R.; Lang, J. & Yahaya, M. 1995. Palynologie du Carbonifère du Nord Niger et de la Plate-forme Saharienne - implications stratigraphiques et paléogéographiques. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 89: 319-334.
- Daemon, R. F. 1974. Palinomorfos guías do Devoniano Superior e Carbonífero Inferior das Bacias do Amazonas e Parnaíba. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 46 (3/4): 549-807.
- De Rouvre, I., 1985. *Contribution à l'étude de la flore paléozoïque de la bordure occidentale de l'Aïr (République du Niger)*. Paris. 375p. Ph. D. Thesis, Université de Paris VI.
- De Rouvre, I., 1988. Sur l'âge des flores paléozoïques nouvellement découvertes sur la bordure ouest de l'Aïr (Niger). **Compte Rendu de L'Académie des Sciences de Paris**, 306 (Série II): 1057-1061.
- Díaz-Martínez, E. 1991. Litoestratigrafía del Carbonífero del Altiplano de Bolivia. **Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos**, 12 (2): 295-302.
- Díaz-Martínez, E. 1995a. Devonico superior y Carbonífero del Altiplano de Bolivia: estratigrafía, sedimentología y evolución paleogeográfica. **Informe ORSTOM Bolivia**, 46: 1-109.
- Díaz-Martínez, E. 1995b. Evidencia de actividad volcánica en el registro sedimentario del Carbonífero inferior (Viseano superior) del Altiplano norte de Bolivia (16°S), y su relación con el arco magmático de los Andes Centrales. **Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos**, 16 (1/2): 37-49.
- Díaz-Martínez, E.; Isaacson, P.E. & Sablock, P.E. 1993. Late Paleozoic latitudinal shift of Gondwana: stratigraphic/sedimentologic and biogeographic evidence from Bolivia. In: Gayet, M. (coord.). **Table Ronde Européenne de Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique Latine**. Lyon, Laboratoires de Géologie de Lyon, p. 119-138. (Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, v. 125).
- Díaz-Martínez, E. & Dalenz, A. 1995. La Formación Yaurichambi (Carbonífero Superior): depósitos siliciclásticos costeros y fluviodeltaicos de la base del Grupo Titikaka de Bolivia. In: SIMPÓSIO SUL-BRASILEIRO DE GEOLOGIA E ENCONTRO DE GEOLOGIA DO CONE SUL, 6. e 1., 1995, Porto Alegre, RS. **Boletim de Resumos Expandidos...** Porto Alegre, SBG, p. 245-247.
- di Pasquo, M. & Azcuy, C. L. 1997. Palinomorfos retrabajados en el Carbonífero Tardío de la Cuenca Tarija (Argentina) y su aplicación a la datación de eventos diastroficos. In: REUNIÃO DE PALEOBOTÂNICOS E PALINÓLOGOS, 9., 1997, São Paulo, SP. **Revista Universidade Guarulhos – Geociências II (nº especial) – Artigos...** São Paulo, UnG, p. 28-42.
- Dolaniiti, E. 1954. A flora do Carbonífero Inferior de Teresina, Piauí. **Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia**, (148): 1-56.
- Erwin, D. M.; Pfefferkorn, H. W. & Alleman, V. 1994. Early seed plants in the Southern Hemisphere: I. Associated ovulate and microsporangiate organs from the Carboniferous of Peru. **Review of Palaeobotany and Palynology**, 80: 19-38.
- Gothan, W. 1928. Bemerkungen zur Alt-Carbonflora von Peru, besonders von Paracas. **Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie - Beil. Bd. B**, 59: 292-299.
- Gregory, H.E. 1913. Geologic sketch of Titicaca Island and adjoining areas. **American Journal of Science**, 4th Series, 36 (213): 188-213.
- Hoeg, A. O.; Bose, M. N. & Shukla, B. N. 1955. Some fossil plants from the Po Series of Spiti (N. W. Himalayas). **Palaeobotanist**, 4: 10-13.
- Iannuzzi, R. 1994. **Reavaliação da Flora Carbonífera da Formação Poti, Bacia do Parnaíba**. São Paulo, 233p. Dissertação de Mestrado em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Iannuzzi, R. 1996. *Paulophyton* spp.: formas devonianas relictuais nas floras do Carbonífero da América do Sul? In: SIMPÓSIO SUL AMERICANO DO SILURO-DEVONIANO, 1., 1996, Ponta Grossa, PR. **Anais...** Ponta Grossa, UEPG, p. 337-344.
- Iannuzzi, R. & Rösler, O. 1993. Reavaliação da Flora Carbonífera da Formação Poti. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 13., 1993, São Leopoldo, RS. **Boletim de Resumos...** São Leopoldo, CPRM, p. 198.
- Iannuzzi, R. & Scherer, C. M. S. 1996. Conteúdo fossilífero, idade e posicionamento estratigráfico do Riacho do Roncador (Piauí), Formação Poti, Bacia do Parnaíba. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 39., 1996, Salvador, BA. **Anais...** Salvador, SBG v. 7, p. 290-292.
- Iannuzzi, R.; Daemon, R. F. & Souza, P. A. 1993a. A importância bioestratigráfica dos elementos florísticos (mega e microfóras) da localidade do Riacho do Roncador, Formação Poti, Piauí. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 65 (3): 328-329.
- Iannuzzi, R.; Rösler, O. & Suárez-Soruco, R. 1993b. A flora carbonífera da Formação Siripaca em Belén, Península de Copacabana, e a importância das formas trifoliadas. In: Suárez-Soruco, R. (ed.). **Fósiles y Facies de Bolivia. Volumen II – Invertebrados y Paleobotánica**. Santa Cruz, Bolivia, Y.P.F.B. p. 181-194. (Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos, 13-14; Travaux de L'Institut Français D'Estudes Andines, 82).
- Iannuzzi, R., Rösler, O. and Suárez-Soruco, R., 1994. A flora da Formação Siripaca, Grupo Ambó, em Belén, Península de Copacabana, Altiplano Boliviano. In: REUNIÃO DE PALEOBOTÂNICOS E PALINÓLOGOS, 8., 1994, São Paulo, SP. **Resumos...** São Paulo, IG-USP, p. 30-31.
- Iannuzzi, R.; Pfefferkorn, H. W.; Díaz, E.; Alleman, V. & Suárez-Soruco, R. 1997. Una flora Eocarbonífera de la Formación Siripaca, Grupo Ambo, Bolivia y su correlación con las floras peruanas (Flora Paracas). In: CONGRESO PERUANO DE GEOLOGÍA, 9., 1997, Lima, Perú. **Resúmenes Extendidos...** Lima, SGP (Publicación Especial de la Sociedad Geológica del Perú, n. 1), p. 599-602.
- Iannuzzi, R., Pfefferkorn, H. W., Díaz-Martínez, E., Alleman, V. & Suárez-Soruco, R. (en prensa). La flora Eocarbonífera de la Formación Siripaca (Grupo Ambo, Bolivia) y su correlación con la Flora de Paracas. **Boletín de la Sociedad Geológica del Perú**.

- Isaacson, P. E. & Díaz, E. M. 1995. Evidence for a middle-late Paleozoic foreland basin and significant paleolatitudinal shift, Central Andes. In: Tankard, A. J.; Suárez S., R & Welsink, H. J. (eds.). **Petroleum basins of South America**. Tulsa, Okla., AAPG, p. 231-249. (AAPG Memoir, n. 62).
- Isaacson, P. E.; Palmer, B. A.; Mamet, B. L.; Cooke, J. C. & Sanders, D. E. 1995. Devonian-Carboniferous stratigraphy in the Madre de Dios Basin, Bolivia: Pando X-1 and Manuripi X-1 wells. In: Tankard, A. J.; Suárez S., R & Welsink, H. J. (eds.). **Petroleum basins of South America**. Tulsa, Okla., AAPG, p. 501-509. (AAPG Memoir, n. 62).
- Jell, S. J. & Playford, G. 1985. Broken River Embayment and Burdekin-Star Shelf. In: Martínez Díaz, C. (ed.). **The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America & North Africa**. Madrid, Instituto Geológico y Minero de España and Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S. A., p. 62-71. (IUGS Publication, n. 20).
- Jones, P. J. 1996. Carboniferous (Chart 5). In: Young, G. C. & Laurie, J. R. (eds.). **An Australian Phanerozoic Timescale**. Melbourne, Oxford University Press, p. 110-126.
- Kelley, P. H. & Raymond, A. 1991. Migration, origination and extinction of Southern Hemisphere brachiopods during the middle Carboniferous. **Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology**, **86**: 23-39.
- Kelley, P. H.; Raymond, A. & Lutken, C. B. 1990. Carboniferous brachiopod migration and latitudinal diversity: a new palaeoclimatic method. In: McKerrrow, W. S. & Scotese, C. R. (eds.). **Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography**. London, Geological Society of London, p. 325-332. (Geological Society of London Memoir, n. 12).
- Kidston, R. 1923. Fossil plants of Carboniferous rocks of Great Britain. **Memoirs of the Geological Survey of Great Britain, Paleontology II** (part 2): 111-198.
- Klitzsch, E. & Lejal-Nicol, A. 1984. Flora and Fauna from strata in southern Egypt and northern Sudan (Nubia and surrounding areas). **Berliner Geowissen Abh. A**, **50**: 47-79.
- Knaus, M. J. 1994. *Triphyllopteris collombiana*: a clarification of the generic concept based on rediscovered specimens from Kossberg Bei Plauen, Germany, and reassignment of the North American species of *Triphyllopteris* to *Genselia* gen. nov. **International Journal of Plant Science**, **155** (1): 97-116.
- Kräusel, R. 1957. *Paulophyton jongmansii* n. sp. eine pflanze altertümlichen Baues aus dem Namur des Ryghrgebietes. **Mededelingen van de Geologische Stichting, Neu Serie**, **11**: 21-25.
- Leguizamón, R. & Archangelsky, S. 1981. Dos nuevas primofílicas carbonícas de las provincias de La Rioja y San Juan. **Ameghiniana**, **18** (1-2): 103-112.
- Lejal-Nicol, A. 1985. Megafloras. In: Martínez Díaz, C. (ed.). **The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America & North Africa**. Madrid, Instituto Geológico y Minero de España and Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S. A., p. 386-391. (IUGS Publication, n. 20).
- Lejal-Nicol, A. 1987. Flores nouvelles du Paléozoïque et du Mésozoïque d'Égypte et du Soudan septentrional. **Berliner Geowissen Abh. A**, **75** (1): 151-248.
- Loboziak, S.; Streel, M.; Caputo, M. V. & de Melo, J. H. G. 1992. Middle Devonian to Lower Carboniferous Miospore Stratigraphy in the central Parnaíba Basin (Brazil). **Annales de la Société Géologique de Belgique**, **115** (1): 215-226.
- López-Gamundí, O. R. 1997. Glacial-postglacial transition in the Late Paleozoic Basins of southern South America. In: Martini, P. I. (ed.). **Late glacial and postglacial environmental changes - Quaternary, Carboniferous-Permian, and Proterozoic**. New York, Oxford University Press, p. 147-168.
- Mamet, B.L. 1994. Algues calcaires marines du Paléozoïque supérieur (Équateur, Bolivie). **Annales de la Société Géologique de Belgique**, **117** (1): 155-167.
- Mamet, B. L. 1996. Late Paleozoic small foraminifers (endothyrids) from South America (Ecuador and Bolivia). **Canadian Journal of Earth Science**, **33**: 452-459.
- Mamet, B. & Isaacson, P. 1997. Bashkirian (Early Pennsylvanian) small foraminifers from Bolivia. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE ET PERMIEN, 13., 1995, Kraków, Poland. **Proceedings...Prace**, Prace Panstwowego Instytutu Geologicznego CLVII, section 2C, p. 319-328.
- Morris, L. N. 1980. Carboniferous floral succession in eastern Australia. In: Herbert, C. & Helby, R. (eds.). **A guide to the Sydney Basin**. Sydney, Department of Mineral Resources, Geological Survey of New South Wales, p. 350-358. (Geological Survey of New South Wales Bulletin, 26).
- Morris, L. N. 1985. The floral succession in eastern Australia. In: Martínez Díaz, C. (ed.). **The Carboniferous of the World II: Australia, Indian Subcontinent, South Africa, South America & North Africa**. Madrid, Instituto Geológico y Minero de España and Empresa Nacional Adaro de Investigaciones Mineras, S. A., p. 118-123. (IUGS Publication, n. 20).
- Newell, N. D.; Chronic, J. & Roberts, T. G. 1953. Upper Paleozoic of Peru. **Geological Society of America Memoir**, **36**: 1-111.
- Oviedo, C. 1965. Estratigrafía de la Península de Copacabana, Lago Titicaca, Departamento de La Paz. **Boletín del Instituto Boliviano del Petróleo**, **5** (1-2): 5-15.
- Pant, D. D. & Srivastava, P. C. 1995. Lower Carboniferous plants from Wallarama Spur of Panjab-Kashmir Himalaya. **Palaeontographica Abt. B**, **235**: 23-49.
- Raymond, A.; Kelley, P. H. & Lutken, C. B. 1989. Polar glaciers and life at the equator: The history of Dinantian and Namurian (Carboniferous) climate. **Geology**, **17**: 408-411.
- Raymond, A.; Kelley, P. H. & Lutken, C. B. 1990. Dead by Degrees: articulate brachiopods, paleoclimate and the Mid-Carboniferous extinction event. **Palaaios**, **5**: 111-123.
- Raymond, A.; Parker, W. C. & Parrish, J. T. 1985. Phytogeography and paleoclimate of the Early Carboniferous. In: Tiffney, B. (ed.). **Geological factors and the Evolution of Plants**. Yale, Yale University Press, p. 169-222.
- Retallack, G. J. 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin. In: Herbert, C. & Helby, R. (eds.). **A guide to the Sydney Basin**. Sydney, Department of Mineral Resources, Geological Survey of New South Wales, p. 384-430. (Geological Survey of New South Wales Bulletin, 26).
- Rigby, J. F. 1973. *Gondwanidium* and other similar Upper Paleozoic genera, and their stratigraphic significance. **Geological Survey of Queensland Publication**, **350** (Palaeontological Papers, n. 27): 1-10.
- Rigby, J. F. 1985. Aspects of Carboniferous Palaeobotany in eastern Australia. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE, 10., 1985, Madrid, España. **Compte Rendu...** Madrid, Instituto Geológico y Minero de España v. 4, p. 307-312.
- Roberts, J.; Claoue-Long, J. & Jones, P. J. 1993. Shrimp zircon dating and Australian Carboniferous time. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE ET PERMIEN, 12., Buenos Aires, Argentina. **Compte Rendu...** Buenos Aires, v. 2, p. 319-338.
- Roberts, J.; Claoue-Long, J. & Jones, P. J. 1994. Revised correlation of Carboniferous and Early Permian units of the Southern New England Orogen, Australia. **Carboniferous Newsletter**, **11**: 23-26.
- Rowley, D. B.; Raymond, A.; Parrish, J. T.; Lottes, A. L.; Scotese, C. R. & Ziegler, A. M. 1985. Carboniferous Paleogeographic, Phytogeographic, and Paleoclimatic reconstructions. **International Journal of Coal Geology**, **5**: 7-42.
- Schimper, W. Ph. 1869. **Traité de Paleontologie Végétale ou la Flore du monde primitif. Tome I**. Paris, Masson, 740p.
- Schimper, W. Ph. 1874. **Traité de Paleontologie Végétale ou la Flore du monde primitif. Tome III**. Paris, Masson, 986p.
- Scotese, C. R. & McKerrrow, W. S. 1990. Revised World maps and introduction. In: McKerrrow, W. S. & Scotese, C. R. (eds.). **Palaeozoic Palaeogeography and Biogeography**. London, Geological Society of London, p. 1-21. (Geological Society of London Memoir, n. 12).

- Scotese, C. R.; Bambach, R.; Barton, C.; Van Der Voo, R. & Ziegler, A. 1979. Palaeozoic Base Maps. **Journal of Geology**, **87** (3): 217-277.
- Scott, A. C.; Brown, R.; Galtier, J. & Meyer-Berthaud, B. 1994. Fossil plants from the Visean of East Kirkton, West Lothian, Scotland. **Transactions of the Royal Society of Edinburgh: Earth Sciences**, **84**: 249-260.
- Sempere, T.; Herail, G. & Oller, J. 1988. Los aspectos estructurales y sedimentarios del oroclino boliviano. In: CONGRESO GEOLÓGICO CHILENO, 5., 1988, Santiago, Chile. **Resúmenes expandidos...**Santiago, SGC v. 1, p. 127-142.
- Sempere, T.; Herail, G.; Oller, J. & Bonhomme, M.G. 1990. Late Oligocene-Early Miocene major tectonic crisis and related basins in Bolivia. **Geology**, **18** (10): 946-949.
- Sessarego, H. & Césari, S. N. 1989. An Early Carboniferous Flora from Argentina. Biostratigraphic implications. **Review of Paleobotany and Palynology**, **57** (3/4): 247-264.
- Singh, G.; Maithy, P. K. & Bose, M. N. 1982. Upper Palaeozoic flora of Kashmir Himalaya. **Palaeobotanist**, **30** (2): 185-232.
- Stur, D. R. J. 1877. Beiträge zur Kenntnis der Flora der Vorwelt. Die Culm-Flora der Ostrauer und waldenburger Schichten. **Abhandlungen der Königlich-Kaiserlichen geologische Reichsanstalt zu Wien**, **8** (2): 1-366.
- Suárez-Soruco, R. 1986. The Carboniferous System of Bolivia: a brief summary. In: ANNUAL MEETING OF WORKING GROUP OF PROJECT N° 211 IGCP-IUGS (Late Paleozoic of South America), 3., 1986, Cordoba, Argentina. **Abstracts...**Cordoba, IUGS, p. 11-26.
- Tripathi, C. & Singh, G. 1985. Carboniferous Flora of India and its contemporaneity in the world. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE, 10., 1985, Madrid, España. **Compte Rendu...**Madrid, Instituto Geológico y Minero de España v. 4, p. 295-306.
- Vavrdová, M.; Isaacson, P. E.; Díaz, E. & Bek, J. 1991. Palinología del límite Devónico-Carbonífero entorno al Lago Titikaka, Bolivia: resultados preliminares. **Revista Técnica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos**, **12** (2): 303-313.
- Vavrdová, M.; Isaacson, P. E.; Díaz, E. & Bek, J. 1993. Devonian-Carboniferous boundary at Lake Titikaka, Bolivia, preliminary results. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE ET PERMIEN, 12., Buenos Aires, Argentina. **Compte Rendu...**Buenos Aires, v. 1, p. 187-199.
- Wagner, R. H. 1984. Megafloral Zones of the Carboniferous. In: CONGRÈS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET DE GÉOLOGIE DU CARBONIFÈRE, 9., 1979, Washington and Champaign-Urbana, U.S.A.. **Compte Rendu...**Urbana, Southern Illinois University v.2 (Biostratigraphy), p. 109-134.
- White, M. E. 1965. Plant fossil collection from the Georgetown/Clarke River Area. Appendix 3. In: White, D. W. (autor). **Geology of the Georgetown/Clarke River Area, Queensland**. Canberra, Australia, p. 152-165 (Bulletin Bureau of Mineral Resources, Geology and Geophysics of Australia, 71).
- White, M. E. 1990. **The flowering of Gondwana: the 400 million year story of Australia's plants**. Princeton, Princeton University Press, 256p.