

UNICAMP

JEAN CARLO MARI FANTON

**RECONSTRUINDO AS FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS DO EOCENO–OLIGOCENO
DO SUDESTE DO BRASIL (BACIAS DE FONSECA E GANDARELA, MINAS GERAIS)
COM FOLHAS DE FABACEAE, MYRTACEAE E OUTRAS ANGIOSPERMAS: ORIGENS
DA MATA ATLÂNTICA.**

CAMPINAS

2013



UNICAMP

NÚMERO: 460/ 2013

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS**

JEAN CARLO MARI FANTON

**RECONSTRUINDO AS FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS DO EOCENO–
OLIGOCENO DO SUDESTE DO BRASIL (BACIAS DE FONSECA E
GANDARELA, MINAS GERAIS) COM FOLHAS DE FABACEAE,
MYRTACEAE E OUTRAS ANGIOSPERMAS: ORIGENS DA MATA
ATLÂNTICA.**

VOLUME 01/02

ORIENTADORA: PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO

Tese de Doutorado apresentada ao Instituto de Geociências da
Universidade Estadual de Campinas para obtenção do Título de
Doutor em Ciências na Área de Geologia e Recursos Naturais.

**ESTE EXEMPLAR CORRESPONDE À VERSÃO FINAL
DA TESE DEFENDIDA PELO ALUNO JEAN CARLO MARI FANTON
E ORIENTADA PELA PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO.**

CAMPINAS

2013

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR
CÁSSIA RAQUEL DA SILVA – CRB8/5752 – BIBLIOTECA “CONRADO PASCHOALE” DO
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
UNICAMP

F218r Fanton, Jean Carlo Mari, 1983-
Reconstruindo as florestas tropicais úmidas do
Eoceno–Oligoceno do sudeste do Brasil (Bacias de
Fonseca e Gandarela, Minas Gerais) com folhas de
Fabaceae, Myrtaceae e outras angiospermas: origens da
Mata Atlântica / Jean Carlo Mari Fanton--
Campinas, SP.: [s.n.], 2013.

Orientador: Fresia Soledad Ricardi Torres Branco.
Tese (doutorado) - Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Geociências.

1. Angiospermas. 2. Mata Atlântica. 3. Geologia
estratigráfica – Cenozoico. 4. Paleobotânica. I. Ricardi-
Branco, Fresia, 1963- II. Universidade Estadual de
Campinas, Instituto de Geociências. III. Título.

Informações para a Biblioteca Digital

Título em inglês: Reconstructing the Eocene–Oligocene tropical rainforests from the Southeastern Brazil (Fonseca and Gandarela Basins, Minas Gerais) with leaves of Fabaceae, Myrtaceae and other angiosperms: the Mata Atlântica origins.

Palavras-chaves em inglês:

Angiosperms

Atlantic Forest

Stratigraphy geology - Cenozoic

Paleobotany

Área de concentração: Geologia e Recursos Naturais

Titulação: Doutor em Ciências

Banca examinadora:

Fresia Soledad Ricardi Torres Branco (Orientador)

André Jasper

Giorgio Basilici

Luiza Sumiko Kinoshita

Rosemarie Rohn Davies

Data da defesa: 27/03/2013

Programa de Pós-graduação em Geociências.



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS
ÁREA DE GEOLOGIA E RECURSOS NATURAIS

AUTOR: Jean Carlo Mari Fanton

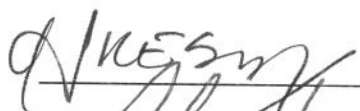
“RECONSTRUINDO AS FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS DO EOCENO-OLIGOCENO
DO SUDESTE DO BRASIL (BACIAS DE FONSECA E GANDARELA, MINAS GERAIS)
COM FOLHAS DE FABACEAE, MYRTACEAE E OUTRAS ANGIOSPERMAS: ORIGENS
DA MATA ATLÂNTICA”

ORIENTADORA: Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco

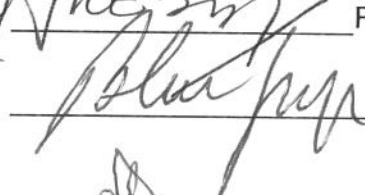
Aprovado em: 27 / 03/ 2013

EXAMINADORES:

Profa. Dra. Frésia Soledad Ricardi Torres Branco

 Presidente

Prof. Dr. Giorgio Basilici



Profa. Dra. Luiza Sumiko Kinoshita



Prof. Dr. André Jasper



Profa. Dra. Rosemarie Rohn Davis



Campinas, 27 de março de 2013

AGRADECIMENTOS

À Universidade Estadual de Campinas – UNICAMP e ao Programa de Pós-Graduação em Geociências do Instituto de Geociências (IG) por possibilitarem tudo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) por financiar a bolsa de Doutorado (nº 07/04489-3) e o projeto auxílio-pesquisa (nº 07/03449-8) do qual esta tese faz parte. Também a CAPES/CNPQ, pela bolsa no período inicial do doutorado.

À Profa. Dra. Fresia Soledad Ricardi Torres Branco pela orientação nobre e por ter me dado a oportunidade de contribuir em pesquisas interessantes e inusitadas.

À Equipe do Museu de Ciências da Terra (DNPM–RJ, especialmente as paleontólogas Rita C.T. Cassab e Marise S.S. de Carvalho) e do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ, especialmente os Drs. Lílian P. Bergqvist e Ismar de S. Carvalho) pela cordial recepção e acesso às coleções. Aos geólogos Fábio Branco e Maria P. Delício (UFOP) pela grande ajuda em campo nos arredores de Ouro Preto, e ao Sr. José A. Patrício, nosso guia em Fonseca.

Aos especialistas:

Ricardo J.F. Garcia (Herbário PMSP), companheiro nas coletas de campo e identificador do material comparativo coletado;

Adalene M. Silva (UnB) e David L. Dilcher (FMNH) pelo apoio no projeto inicial;

Nilda M.F. da Silva (JBRJ) pela revisão do artigo sobre Combretaceae (Apêndice 2);

José R. Maizatto (CENPES–PETROBRAS) e Peter Japsen (GEUS) pelas contribuições e esclarecimentos sobre a geologia da área de estudo;

Ana M.G. Azevedo-Tozzi (IB–UNICAMP) e Ana P. Fortuna-Perez (UFOP) pelo auxílio bibliográfico (em Fabaceae) e de questões nomenclaturais;

João Semir e Jorge Y. Tamashiro (IB–UNICAMP) pela ajuda, motivação e horas agradáveis proporcionadas durante as visitas ao laboratório de taxonomia da Botânica;

Angela B. Martins, Maria do C.E. do Amaral e Washington M. Ferreira (IB–UNICAMP) pelo auxílio bibliográfico e ajuda durante as consultas no Herbário-UEC;

Patrick S. Herendeen (CGB) pela revisão nomenclatural, comparações epidérmicas (com *Schizolobium* e outras Fabaceae), interpretações e sugestões para o manuscrito do Apêndice 1;

Elizabeth J. Hermsen (Cornell University), Eve J. Lucas (RBG), Fiorella F. Mazine (UFSCar) e Pauline Ladiges (University of Melbourne) pela ajuda bibliográfica e sugestões sobre Myrtaceae;

André Jasper (UNIVATES), Giorgio Basilici (IG–UNICAMP), Gregório C. T. Ceccantini (IB–USP), Luiza S. Kinoshita (IB–UNICAMP) e Rosemarie Rohn Davies (IGCE-UNESP) pelas valiosas sugestões ao documento de tese durante a qualificação e a defesa.

Aos funcionários do IG pelo apoio: Valdirene Pinotti e Gorete (Secretaria de Pós-Graduação), Moacir Cornetti, Ricardo e Paulo (Informática), Edinalva, Elsie e Seu Aníbal.

Aos colegas de pós-graduação do laboratório de taxonomia da Botânica (Carla, Catia Urbanetz, Gustavo, João Aranha, Léo Áquilla, Marcelinho e Rosemeri) e do IG (Carol, Bel, Rafael, Mel, Patrik e Márcia; e da Salinha 13: Cissa, Dryelly e Daiane, que saudades daqueles cafezinhos!).

À MINHA FAMÍLIA E AOS MEUS AMIGOS QUE PUDE CONTAR COM, ININTERRUPTAMENTE.

*DEDICO ESTE TRABALHO À MINHA
MÃE, IARA MARI FANTON, POR TER ME
INCENTIVADO A APRENDER E ESTUDAR DESDE
SEMPRE.*

EPÍGRAFE

“*Capítulo I*, (...). Bahia, ou São Salvador – Brasil, 29 de fevereiro de 1832 – O dia passou-se deliciosamente. Mas “delícia” é termo insuficiente para exprimir as emoções sentidas por um naturalista que, pela primeira vez, se viu a sós com a natureza no seio de uma **floresta brasileira**. A elegância da relva, a novidade dos parasitos, a beleza das flores, o **verde luzidio das folhagens**, e acima de tudo, a **exuberância da vegetação** em geral, foram para mim motivos de uma contemplação maravilhada. (...) Depois de vagar algumas horas (...) fui surpreendido por um **aguaceiro tropical**. Procurei abrigar-me debaixo de uma **árvore**, cuja copa cerrada seria impermeável à chuva comum da Inglaterra, porém, poucos minutos depois, descia pelo enorme tronco uma verdadeira torrente.

É à **violência da chuva** que devemos atribuir o verdor dos solos nos **bosques mais densos**, pois, se as pancadas fossem como nos climas frios, a maior parte da água seria absorvida ou evaporada antes que chegasse ao chão. (...).

Ao longo de toda a **costa do Brasil**, numa extensão de 2 000 milhas, e certamente sobre uma considerável superfície do litoral, onde quer que se encontre rocha sólida, esta é de **formação granítica**. Muitas reflexões curiosas ocorrem da circunstância desta vastíssima área ser constituída de materiais que a maioria dos geólogos acredita ter-se cristalizado quando submetidos ao calor sob pressão. Teria este efeito sido produzido nas profundezas de um insondável oceano? Ou ter-se-ia dado o caso de um estrato primitivo que cobrisse a região e fosse subsequentemente removido? Pode-se conceber alguma **força** que, atuando durante **quase uma eternidade**, tivesse conseguido **desnudar o granito** sobre tantos milhares de léguas quadradas? (...).

Capítulo XXI – Retrospecto da nossa viagem – (...). A viagem deveria também ensinar-lhe a ter desconfiança; mas ao nosso tempo haverá de descobrir quanta boa alma existe, que, conquanto nunca tivesse com ela mantido relação de espécie alguma, nem pensasse em levar avante comunicações fortuitamente estabelecidas, se apresenta disposta a prestar o mais **desinteressado auxílio**”.

POR **CHARLES DARWIN** EM: “DIÁRIO DAS INVESTIGAÇÕES SÔBRE A HISTÓRIA NATURAL E GEOLOGIA DOS PAÍSES VISITADOS DURANTE A VIAGEM AO REDOR DO MUNDO PELO NAVIO DE SUA MAJESTADE, *BEAGLE*, SOB O COMANDO DO CAPITÃO FITZ ROY”, TRECHOS TRADUZIDOS POR J. CARVALHO – NOVA EDIÇÃO, 1871 – E REPRODUZIDOS EM “*VIAGEM DE UM NATURALISTA AO REDOR DO MUNDO*”, EDITORA ABRIL CULTURAL, SÃO PAULO, 135 PP.

“(...) This world is not so kind
People trap your mind
It’s so hard to find
Someone to admire (...)”.

“(...) If it’s bitter at the start
Then it’s sweeter in the end (...)”.

RESPECTIVAMENTE: “**NOBODY KNOWS ME**” (MADONNA E MIRWAIS AHMADZAI, ÁLBUM *AMERICAN LIFE*, EUA, 2003) E “**GET TOGETHER**” (MADONNA, ANDERS BAGGE, PEER ARSTRÖM E STUART PRICE, ÁLBUM *CONFESSIONS ON A DANCE FLOOR*, EUA, 2006).

B I O G R A F I A

JEAN CARLO MARI FANTON

BIÓLOGO (2004) E MESTRE EM GEOCIÊNCIAS (2007) PELA **UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS – UNICAMP**, COM EXPERIÊNCIA NA ÁREA DE GEOCIÊNCIAS, ÊNFASE EM PALEOBOTÂNICA (TAXONOMIA E PALEOCLIMATOLOGIA DE GIMNOSPERMAS E ANGIOSPERMAS FÓSSEIS) E GEOLOGIA ESTRATIGRÁFICA.

REALIZOU MESTRADO SOBRE PLANTAS FÓSSEIS DO CRETÁCEO DA BACIA DO ARARIPE (CEARÁ) E COM A PRESENTE TESE ESTÁ CONCLUÍDO O DOUTORADO SOBRE FOLHAS DE ANGIOSPERMAS DO CENOZOICO DE MINAS GERAIS (BACIAS DE FONSECA E GANDARELA), AMBOS OS ESTUDOS ORIENTADOS PELA **PROFA. DRA. FRESIA SOLEDAD RICARDI TORRES BRANCO (IG-UNICAMP)**, VISANDO RECONSTRUIR AS CONDIÇÕES AMBIENTAIS E CLIMÁTICAS DOS REFERIDOS DEPÓSITOS ATRAVÉS DE FERRAMENTAS PALEOBOTÂNICAS.

PUBLICOU TRABALHOS EM PERIÓDICOS NACIONAIS (*REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA*, 2006; *REVISTA GEOCIÊNCIAS UNESP*, 2006) E INTERNACIONAIS (*AMEGHINIANA*, 2012), CAPÍTULOS DE LIVROS (*SÍTIOS GEOLÓGICOS E PALEONTOLÓGICOS–SIGEP/CPRM*, 2009; *PALEONTOLOGIA: CENÁRIOS DE VIDA*, 2007, EDITORA INTERCIÊNCIA), ALÉM DE RESUMOS COMPLETOS EM CONGRESSOS E SIMPÓSIOS NACIONAIS E INTERNACIONAIS. CURRÍCULO LATTES: <http://lattes.cnpq.br/0493145787426417>



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS

RECONSTRUINDO AS FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS DO EOCENO–OLIGOCENO DO SUDESTE DO BRASIL (BACIAS DE FONSECA E GANDARELA, MINAS GERAIS) COM FOLHAS DE FABACEAE, MYRTACEAE E OUTRAS ANGIOSPERMAS: ORIGENS DA MATA ATLÂNTICA

RESUMO

TESE DE DOUTORADO

Jean Carlo Mari Fanton

Folhas isoladas de angiospermas preservadas em depósitos flúvio-lacustres das bacias de Fonseca e Gandarela foram analisadas visando reconstruir o paleoambiente. Angiospermas são bons indicadores climáticos, pois a distribuição de suas espécies no espaço/tempo é influenciada pelo clima. Localizadas no centro-sul de Minas Gerais, as bacias de Fonseca e Gandarela são grábens encravados no embasamento Pré-Cambriano, depositados nos intervalos Neoeoceno–Eoligoceno e Neoeoceno–Eomioceno (respectivamente), segundo dados palinológicos. Como métodos, além da morfotipificação, características arquiteturais informativas permitiram identificações taxonômicas com base apenas em folhas. Para estimar as paleotemperaturas, aplicou-se a Análise da Margem Foliar (LMA) utilizando a relação entre a proporção de espécies arbóreas “dicotiledôneas” com margens lisas (pE) e a média anual de temperatura (MAT). Antes, a habilidade de modelos sul-americanos foi testada em florestas atlânticas do sudeste. Devido às pEs altas (0,78–0,87), as temperaturas dos locais quentes-baixos ($\text{MAT} \geq 23^\circ\text{C}$) foram estimadas corretamente, mas o erro foi maior nos locais frios-elevados ($\text{MAT} \leq 22^\circ\text{C}$, 610–890 m). Mesmo que linhagens obrigatoriamente lisas estiveram super-representadas tanto nos locais quentes quanto frios (em média 38% das espécies/local), o desenvolvimento de terras altas desde o Neocretáceo e Cenozoico no sudeste inviabiliza hipóteses de tempo insuficiente para a evolução de margens denteadas nas angiospermas adaptadas à altitude. Para Fonseca (40 morfotipos) e Gandarela (20) foram obtidas pEs tão altas (0,90 e 0,95) quanto às de florestas equatoriais amazônicas atuais. MATs $\geq 24,7^\circ\text{C}$ foram reconstruídas pela maioria dos modelos (em média $\approx 27\text{--}28^\circ\text{C}$), faixa megatérmica hoje registrada principalmente em terras-baixas do norte e nordeste do Brasil. Mais da metade dos 25 morfotipos aqui descritos foram identificados em famílias tropicais, como Lauraceae (FS06, GR03 e GR09), Fabaceae (FS01–03, FS05, FS09 e GR08), Combretaceae (FS08) e Myrtaceae (FS11–13 e GR02). Todas são linhagens com uma longa história evolutiva (no mínimo desde o Paleoceno–Eoceno) no norte (Fabaceae e Lauraceae) e no sul (Myrtaceae) da América do Sul, expondo um antigo legado de tropicalidade e influência florística mista (boreal-laurasiana e austral-antártica). Hoje no sudeste, tais famílias controlam boa parte dos recursos ecológicos na Mata Atlântica e provavelmente já o faziam nas florestas do Neopaleógeno. Devido à composição e certas condições ambientais compartilhadas, as florestas ombrófilas do compartimento sul da Mata Atlântica (inclusive a Floresta Ombrófila Mista, FOM) são analogias modernas parcialmente comparáveis com Fonseca e Gandarela: temperaturas e pluviosidade elevadas mantendo um dossel sempre-verde e multiestratificado, dominado por angiospermas (Myrtaceae, Lauraceae e Fabaceae) e coníferas austrais (Podocarpaceae e Araucariaceae). Confirmam a reconstrução de florestas tropicais úmidas: (1) o conjunto fisionômico da Formação Fonseca (onde 40–65% dos morfotipos avaliados têm ápice acuminado, 80–90% margens lisas e 50% notófilo-mesófilos) e (2) a presença de linhagens que demandam umidade e intolerantes ao frio, como podocarpáceas dacrydioides (*Dacrydiumites*) e mirtáceas como FS13 (identificado em *Curitiba*), exibindo uma folha acuminada 2× maior que da atual *C. prismatica*, espécie endêmica da FOM. O cenário reconstruído se ajusta aos níveis superiores de CO_2 atmosférico, maior zona tropical e invernos relativamente brandos do final do Paleógeno.

Palavras-chave: Angiospermas, Cenozoico, Mata Atlântica.



STATE UNIVERSITY OF CAMPINAS
INSTITUTE OF GEOSCIENCES

RECONSTRUCTING THE EOCENE–OLIGOCENE TROPICAL RAINFORESTS FROM THE SOUTHEASTERN
BRAZIL (FONSECA AND GANDARELA BASINS, MINAS GERAIS) WITH LEAVES OF FABACEAE, MYRTACEAE
AND OTHER ANGIOSPERMS: THE MATA ATLÂNTICA ORIGINS

ABSTRACT

PhD thesis

Jean Carlo Mari Fanton

Isolated fossil angiosperm leaves preserved in fluvial-lacustrine deposits from the Fonseca and Gandarela basins were analyzed to reconstruct the paleoenvironment. Angiosperms are good climatic indicators since the species distribution in space/time is influenced by the climate. Located in central-southern part of the State of Minas Gerais, the Fonseca and Gandarela basins are grabens embedded in the Precambrian basement, deposited during the Late Eocene–Early Oligocene interval, according to palynological data. As methods, informative architecture characteristics allowed taxonomic identifications solely on the basis of leaves. To estimate paleotemperatures, the Leaf Margin Analysis (LMA) was applied, based on the relationship between the proportion of untoothed woody “dicot” species (pE) and mean annual temperature (MAT). Before, the ability of South American models was tested on modern sites of Atlantic forests from southeastern Brazil. Because of high pEs (0,78–0,87), temperatures of the low-elevation sites ($\text{MAT} \geq 23^{\circ}\text{C}$) were predicted accurately, but the error was greater in the high-elevation ones ($\text{MAT} \leq 22^{\circ}\text{C}$, 610–890 m). Although obligate untoothed lineages were richly represented in low and high-temperature sites (in average 38% of the species per site), the development of highlands in southeastern Brazil since the Late Cretaceous and Cenozoic invalidate hypotheses about an insufficient time to evolve teeth in angiosperms adapted to high-elevations. Both fossil floras Fonseca (40 morphotypes) and Gandarela (20) showed pEs (0,90 and 0,95) so high as observed in Amazonian equatorial rainforests. MATs $\geq 24,7^{\circ}\text{C}$ were yielded for the majority of the models (in average $\approx 27\text{--}28^{\circ}\text{C}$), isotherm today registered mainly in lowlands from northern Brazil. Over half of the morphotypes described were identified in families essentially tropical, such as Lauraceae (FS06, GR03 and GR09), Fabaceae (FS01–03, FS05, FS09 and GR08), Combretaceae (FS08) and Myrtaceae (FS11–13 and GR02). All these lineages have a long evolutionary history (since at least the Paleocene–Eocene) in the north (Fabaceae and Lauraceae) and south (Myrtaceae) of South America, revealing an antique legacy of tropicality and mixed floristic influence from boreal-laurasian and austral-antarctic regions. Today, such families have controlled a major portion of the ecological resources in the Atlantic forests from southeastern Brazil probably retaining dominance since the Paleogene. Similar composition and some environmental aspects suggest that the rainforests from the southern Atlantic block (including *Araucaria* rainforest) are the closest living analogues to the Fonseca and Gandarela extinct vegetation: high temperatures and heavy rainfall sustaining an evergreen and multilayered canopy dominated by angiosperms (Myrtaceae, Lauraceae and Fabaceae) and austral conifers (Podocarpaceae and Araucariaceae). Additional evidence supporting the tropical rainforest hypothesis is: (1) the Fonseca Formation leaf physiognomy (40–65% of the morphotypes evaluated have drip tips, 80–90% untoothed margins and 50% are notophyll-mesophyll), and (2) the presence of water-demanding and cold-intolerant lineages, such as dacrydioid podocarps (*Dacrydiumites*) and the Myrtaceae morphotype FS13 (identified as *Curitiba*), which bears an acuminate leaf 2× longer than the extant *C. prismatica*. The paleoenvironment reconstructed agree with the higher atmospheric CO_2 levels, the wider Tropical zone and the relatively mild winters during the Late Paleogene.

Key words: Angiosperms, Cenozoic, Atlantic Forest.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS (VOLUME I)	PÁGINA
FIG. 2.1. LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO (ESTADO DE MINAS GERAIS).	03
FIG. 2.2. MAPA GEOLÓGICO DO QUADRILÁTERO FERRÍFERO E DAS BACIAS DE FONSECA E GANDARELA.	05
FIG. 2.3. SEÇÃO COLUNAR TIPO DA FORMAÇÃO FONSECA E PALEOAMBIENTE DEPOSICIONAL.	08
FIG. 2.4. PERFIL DO AFLORAMENTO 3 E ASSOCIAÇÃO DE FÁCIES C DE MAIZATTO (2001).	13
FIG. 2.5. PERFIL DO AFLORAMENTO (PONTO 1) NO CÓRREGO DA CHÁCARA, DISTRITO DE FONSECA (MG).	16
FIG. 3.1. MAPAS PALEOGEOGRÁFICOS DO EOCENO E OLIGOCENO.	27
TAB. 4.1. LISTA DE MACROFITOFÓSSEIS DAS BACIAS DE FONSECA E GANDARELA (MINAS GERAIS).	36
FIG. 4.1. MORFOESPÉCIES DE ANGIOSPERMAS SELECIONADAS DA FORMAÇÃO FONSECA.	38
FIGS. 5.1A–C. MORFOTIPO FS02 DE FABACEAE E COMPARAÇÃO COM A ATUAL <i>CAESALPINIA ECHINATA</i> .	61
FIGS. 5.2A–G. MORFOTIPOS FS03 E FS04.	64
FIGS. 5.3A–I. MORFOTIPOS FS05 E FS06.	69
FIGS. 5.4A–D. MORFOTIPO FS07.	75
FIGS. 5.5A–H. MORFOTIPO FS09 E COMPARAÇÃO COM A ATUAL <i>COMBRETUM DUARTEANUM</i> .	79
FIGS. 5.6A–I. MORFOTIPO FS10 E COMPARAÇÃO COM A ATUAL <i>COMBRETUM ROTUNDIFOLIUM</i> .	84
FIGS. 5.7A–I. MORFOTIPO FS11 DE MYRTACEAE (?).	90
FIGS. 5.8A–K. MORFOTIPO FS12 DE MYRTACEAE.	96
FIGS. 5.9A–H. MORFOTIPO FS13 DE MYRTACEAE (IDENTIFICADO EM <i>CURITIBA</i>).	105
FIGS. 5.10A–B. MORFOTIPO GR01.	111
FIGS. 5.11A–C. MORFOTIPO GR02.	113
FIGS. 5.12A. MORFOTIPO GR03.	115
FIGS. 5.13A–C. MORFOTIPO GR04.	116
FIGS. 5.14A–B. MORFOTIPO GR05.	117
FIGS. 5.15A–B. MORFOTIPO GR06.	119
FIGS. 5.16A–B. MORFOTIPO GR07.	120
FIGS. 5.17A–B. MORFOTIPO GR08.	121
FIGS. 5.18A–B. MORFOTIPO GR09.	122
FIGS. 5.19A–B. MORFOTIPO GR10.	124
FIGS. 5.20A–B. MORFOTIPO GR11.	125
FIGS. 5.21A–B. MORFOTIPO GR12.	126
FIG. 6.1. CURVAS DE TEMPERATURA OCEÂNICA E CO ₂ ATMOSFÉRICO GLOBAL NO CENOZOICO.	161
TAB. 6.1. MODELOS DE REGRESSÃO (PÉ-MAT) CALIBRADOS COM LOCAIS SUL-AMERICANOS.	188
FIG. 6.2. MAPA DE VEGETAÇÃO DE MINAS GERAIS COM LOCALIDADES TESTADAS NA LMA.	193
TAB. 6.2. DADOS GEOGRÁFICOS, METEOROLÓGICOS E CLIMÁTICOS DOS LOCAIS TESTADOS NA LMA.	194
FIG. 6.3. MAPA CLIMÁTICO DA AMÉRICA DO SUL COM LOCALIDADES USADAS NA LMA.	196
TAB. 6.3. DADOS FITOGEOGRÁFICOS/ FLORÍSTICOS DAS LOCALIDADES TESTADAS NA LMA.	198
FIG. 6.4. TENDÊNCIA LINEAR (PÉ-MAT) VERIFICADA ENTRE AS LOCALIDADES TESTADAS (MG + ES).	205
TAB. 6.4. ORDENAÇÃO DAS LOCALIDADES TESTADAS PELA PÉ EM RELAÇÃO ÀS OUTRAS VARIÁVEIS.	207
FIG. 6.5. RELAÇÕES PÉ-MAT (RETAS REGRESSIVAS) DOS CONJUNTOS DE DADOS SUL-AMERICANOS.	213
TAB. 6.5. ESTIMATIVAS DE MAT GERADAS (PÉ) E QUANTIDADE DE ERRO DOS MODELOS.	214
FIG. 6.6. RESULTADOS DA APTIDÃO DO MODELO 4 NAS LOCALIDADES AQUI TESTADAS.	216
TAB. 6.6. PROPORÇÃO DE ESPÉCIES LISAS (PÉ) COM E SEM FAMÍLIAS RESTRITAMENTE LISAS (FMLR).	222
TAB. 6.7. ESTIMATIVAS DE MAT GERADAS (MODELOS 1 E 4), COM OU SEM FMLR, E ERRO.	223
FIG. 6.7. INCIDÊNCIA (%) DE ESPÉCIES LISAS POR AFILIAÇÃO FITOGEOGRÁFICA EM RIO DOCE E MARIANA.	233
FIG. 6.8. INCIDÊNCIA (%) DE ESPÉCIES LISAS POR AFILIAÇÃO DA ASSEMBLEIA TOTAL (RDO + MRN).	235
FIG. 6.9. MAPA EOECENO COM DISTRIBUIÇÃO DAS FLORESTAS ÚMIDAS E ROTAS DE DISPERSÃO.	240
FIG. 6.10. QUADRO-RESUMO DA EVOLUÇÃO MARGEM FOLIAR VS. CLIMA EM CLADOS NEOTROPICAIS.	259

TAB. 6.8. TIPOS FOLIARES DE ANGIOSPERMAS NÃO MONOCOTILEDÔNEAS (FORMAÇÃO FONSECA).	260
TAB. 6.9. TIPOS FOLIARES DE ANGIOSPERMAS NÃO MONOCOTILEDÔNEAS (BACIA DE GANDARELA).	262
TAB. 6.10. PROPORÇÃO DE MARGENS INTEIRAS (PE) DE FLORAS FÓSSEIS MERIDIONAIS.	264
TAB. 6.11. ESTIMATIVAS GERADAS DE PALEO MAT (°C) PARA FONSECA E GANDARELA.	271
TAB. 6.12. COMPARAÇÕES DE PALEO MAT (°C) GERADAS PARA FLORAS FÓSSEIS MERIDIONAIS.	274

SUMÁRIO

(Página)

VOLUME I (TESE)

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL	
JUSTIFICATIVAS E OBJETIVOS	01
CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDO: LOCALIZAÇÃO E GEOLOGIA	
LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA	03
CONTEXTO GEOLÓGICO REGIONAL	04
GEOLOGIA LOCAL (BACIA DE FONSECA)	06
ESTRUTURA ESTRATIGRÁFICA	06
FORMAÇÃO FONSECA	09
IDADE	09
PALEOAMBIENTE DEPOSICIONAL	10
DESCRIÇÃO DOS AFLORAMENTOS VISITADOS EM CAMPO (PRESENTE ESTUDO)	15
GEOLOGIA LOCAL (BACIA DE GANDARELA)	17
ESTRUTURA ESTRATIGRÁFICA	17
IDADE	18
PALEOAMBIENTE DEPOSICIONAL	18
TECTONISMO CENOZOICO NO SUDESTE BRASILEIRO	19
DISTENSÃO CENOZOICA E O <i>RIFTE CONTINENTAL DO SUDESTE</i>	19
EVOLUÇÃO MORFOTECTÔNICA DO QUADRILÁTERO FERRÍFERO	20
EVIDÊNCIAS DE NEOTECTONISMO NO QUADRILÁTERO FERRÍFERO	22
EVIDÊNCIAS NA BACIA DE FONSECA	22
EVIDÊNCIAS NA BACIA DE GANDARELA	23
CAPÍTULO 3. HISTÓRIA GEOGRÁFICA E CLIMÁTICA DA AMÉRICA DO SUL NO PALEÓGENO–NEÓGENO	
SEPARAÇÃO DA ÁFRICA E CONEXÕES SUL-AMERICANAS	25
MÁXIMO TERMAL DO PALEOCENO/EOCENO	26
O EOCENO (55–34 MA)	28
CINTURÃO TROPICAL SUL PALEÓGENO	28
PROVÍNCIA MICROFLORÍSTICA NEOTROPICAL	31
O LIMITE EOCENO/OLIGOCENO	32
O NEÓGENO (MIOCENO–PLIOCENO)	33
CAPÍTULO 4. ESTUDOS PALEOBOTÂNICOS NAS BACIAS DE FONSECA E GANDARELA	
PALEOFLORA DA FORMAÇÃO FONSECA	35
DIVERSIDADE MACROFLORÍSTICA	35
DIVERSIDADE MICROFLORÍSTICA	39
RECONSTRUÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOCLIMÁTICAS	43
PALEOFLORA DA BACIA DE GANDARELA	46
DIVERSIDADE MACROFLORÍSTICA	46
DIVERSIDADE MICROFLORÍSTICA	46
RECONSTRUÇÕES PALEOAMBIENTAIS E PALEOCLIMÁTICAS	48
CAPÍTULO 5. ANÁLISE DA ARQUITETURA FOLIAR (ESTUDO PALEOFLORESTICO)	
MATERIAIS E MÉTODOS	51
MATERIAL DA FORMAÇÃO FONSECA	51
MATERIAL DA BACIA DE GANDARELA	52
ANÁLISE MACROSCÓPICA DA ARQUITETURA FOLIAR	52
MORFOTIPIFICAÇÃO	54
ANÁLISE MICROSCÓPICA DA CUTÍCULA FÓSSIL (FUNGOS EPIFOLIARES)	56
ANÁLISE SOB MEV DA ANATOMIA EPIDÉRMICA FOLIAR	56
COMPARAÇÕES COM ESPÉCIMES MODERNOS (HERBÁRIOS) E DIAFANIZAÇÃO	57

RESULTADOS (DESCRIÇÃO DOS MORFOTIPOS E COMPARAÇÕES)	58
MORFOTIPOS DA FORMAÇÃO FONSECA	58
FOLHAS COMPOSTAS (MORFOTIPOS FS01–04)	59
FOLHAS SIMPLES BROQUIDÓDROMAS (MORFOTIPOS FS05–10)	67
FOLHAS SIMPLES COM NERVURA INTRAMARGINAL (MORFOTIPOS FS11–13)	83
MORFOTIPOS DA BACIA DE GANDARELA	110
FOLHAS DENTEADAS CRASPEDÓDROMAS (MORFOTIPO GR01)	111
FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS-CAMPTÓDROMAS (MORFOTIPOS GR02–05)	112
FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS (MORFOTIPOS GR06–08)	118
FOLHAS INTEIRAS EUCAMPTÓDROMAS (MORFOTIPOS GR09–12)	122
DISCUSSÕES: IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS, PALEOECOLÓGICAS E DA HISTÓRIA EVOLUTIVA	127
MORFOTIPOS EM FABACEAE	127
MORFOTIPOS EM MYRTALES	127
INDUMENTO, HERBIVORIA E IMPLICAÇÕES PALEOECOLÓGICAS E PALEOCLIMÁTICAS	137
COMPARAÇÕES FLORÍSTICAS COM LOCALIDADES FÓSSEIS SUL-AMERICANAS	142
COMPARAÇÕES FLORÍSTICAS COM VEGETAÇÕES MODERNAS	152
CAPÍTULO 6. ANÁLISES PALEOCLIMÁTICAS EM FONSECA E GANDARELA COM FOLHAS DE ANGIOSPERMAS	
POR QUE ESTUDAR OS CLIMAS DO PASSADO?	159
VARIAÇÃO CLIMÁTICA DO CENOZOICO	160
EOCENO	163
LIMITE EOCENO/OLIGOCENO	165
NEÓGENO	165
RECONSTRUINDO CLIMAS COM A FISIONOMIA FOLIAR	167
ANÁLISE DA MARGEM FOLIAR (LMA): REGRESSÃO LINEAR UNIVARIADA	168
CLAMP: REGRESSÃO LINEAR MULTIVARIADA; E FISIONOMIA FOLIAR DIGITAL	170
PONTOS CRÍTICOS E RESTRIÇÕES	172
BASES BIOLÓGICAS: FISILOGIA E ECOLOGIA	176
DENTES E CLIMAS FRIOS (TEMPERATURA): HIPÓTESE DAS TROCAS GASOSAS	177
DENTES E DISPONIBILIDADE HÍDRICA: HIPÓTESE DA MARGEM DE ÁGUA DOCE	179
UNIFORMITARISMO E FILOGENIA	180
ANÁLISE DA MARGEM FOLIAR (LMA) DAS PALEOFLORES FONSECA E GANDARELA	185
MODELOS DE LMA CALIBRADOS COM LOCALIDADES DA AMÉRICA DO SUL	188
TESTANDO A APLICABILIDADE DOS MODELOS DE LMA PUBLICADOS	191
APLICANDO A LMA NAS PALEOFLORES FONSECA E GANDARELA	192
MATERIAL E MÉTODOS DA LMA	193
LOCALIDADES MODERNAS TESTADAS (ÁREA DE ESTUDO)	193
INVENTÁRIOS FLORÍSTICOS	199
ESTRATÉGIA DE AMOSTRAGEM	199
PROPORÇÃO DE MARGENS NÃO DENTEADAS	200
AVALIAÇÃO DE ESPÉCIMES HERBORIZADOS	201
AVALIAÇÃO DO ERRO DOS MODELOS PREDITIVOS	202
PROPORÇÃO DE LINHAGENS DOMINANTES	202
AFILIAÇÃO FITOGEOGRÁFICA	203
RESULTADOS E DISCUSSÃO: TESTE DE APLICABILIDADE	205
PROPORÇÃO DE MARGENS NÃO DENTEADAS	205
PRESENTE CONJUNTO DE DADOS	208
O PRESENTE CONJUNTO DE DADOS NO CONTEXTO DOS MODELOS SUL-AMERICANOS	212
HABILIDADE DE PREDIÇÃO E ERRO DOS MODELOS	212
LOCALIDADES ELEVADAS E MAIS FRIAS	216
REPRESENTATIVIDADE DAS FAMÍLIAS DOMINANTES POR AMOSTRA	217
EFEITO DAS LINHAGENS FMLR SOBRE PÉ E MAT ESTIMADAS	221
EFEITO DA ALTITUDE ELEVADA NA FISIONOMIA	224
DESENVOLVIMENTO DAS TERRAS ALTAS NO SUDESTE DO BRASIL	227

SERRAS DO MAR E DA MANTIQUEIRA	228
SERRAS NO CENTRO-SUL DE MINAS GERAIS	228
PRESENÇA DE ANGIOSPERMAS NO SUDESTE DO BRASIL	230
EFEITOS DA AFILIAÇÃO FITOGEOGRÁFICA NA MARGEM FOLIAR	232
LAURACEAE (+ MONIMIACEAE E A ROTA OESTE TRANS-PACÍFICA)	241
MYRTACEAE (E A ROTA AUSTRAL-ANTÁRTICA)	244
RUBIACEAE (E A ROTA BOREAL-LAURASIANA)	250
FABACEAE (E O CORREDOR DE DISPERSÃO TETHYANO)	254
RESUMO DA ANÁLISE DA AFILIAÇÃO FITOGEOGRÁFICA	257
RESULTADOS E DISCUSSÃO: APLICAÇÃO DA LMA NAS PALEOFLORES FONSECA E GANDARELA	259
PROPORÇÕES DE MARGENS NÃO DENTEADAS	263
ESTIMATIVAS DE PALEO MAT GERADAS	268
COMPARAÇÕES COM LOCALIDADES PALEOFLORÍSTICAS AUSTRALS	273
CAPÍTULO 7. CONCLUSÕES	
ANÁLISE TAXONÔMICA E FISIONÔMICA: IMPLICAÇÕES AMBIENTAIS, ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS	277
ANÁLISE DA MARGEM FOLIAR (LMA): IMPLICAÇÕES CLIMÁTICAS E AMBIENTAIS	281
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	285

SUMÁRIO

(Página)

VOLUME II (APÊNDICES)

APÊNDICE 1. MANUSCRITO (PRIMEIRA VERSÃO) SOBRE O MORFOTIPO FS01 (FABACEAE).	01–50
APÊNDICE 2. ARTIGO PUBLICADO SOBRE O MORFOTIPO FS08 (COMBRETACEAE).	01–16
APÊNDICE 3. LISTA DAS 817 ESPÉCIES DE ANGIOSPERMAS ARBÓREAS MODERNAS UTILIZADAS NA LMA.	01–25
APÊNDICE 4. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE GRUPOS E ORDENS DE APG III (2009).	01.

CAPÍTULO 1. INTRODUÇÃO GERAL

Das bacias de Fonseca e Gandarela, localizadas no Quadrilátero Ferrífero (Minas Gerais, sudeste) afloram notáveis depósitos sedimentares de idade cenozoica, constituindo exemplos clássicos da sedimentação continental “terciária” no Brasil desde os estudos pioneiros de Gorceix (1876, 1884).

Nestes jazigos estão encerradas assembleias fossilíferas contendo insetos, peixes e plantas (especialmente folhas de angiospermas) que atestam a presença de uma exuberante e diversificada vegetação compondo a paleocomunidade que viveu muito próxima aos rios e lagos pretéritos de Fonseca e Gandarela, durante o final do Paleógeno (Duarte, 1956; Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Mello *et al.* 2002; Martins Neto, 2005; Fanton *et al.*, 2012).

JUSTIFICATIVAS E OBJETIVOS

Compressões e impressões de folhas isoladas compreendem importante fonte de informação sobre a composição, diversidade e paleoecologia de floras passadas, sendo os tipos de macrofósseis mais abundantemente preservados no registro de angiospermas (Ellis *et al.*, 2009). Estudos paleoflorísticos sobre o intervalo Paleógeno–Neógeno na América do Sul são de particular interesse por documentarem estágio decisivo da história evolutiva das angiospermas (ainda pouco conhecida no Brasil), uma vez que este cenário pode ter sido precursor das atuais florestas neotropicais úmidas (Burnham e Johnson, 2004). As angiospermas vêm desempenhando um papel evolutivo excepcional desde que passaram a dominar os

ecossistemas no Neocretáceo, influenciando fortemente o clima ao promoverem a manutenção da umidade nos Trópicos, onde justamente sua biodiversidade é e foi maior (Boyce *et al.*, 2010).

Na presente tese, o principal objetivo consistiu no estudo da arquitetura foliar de angiospermas das bacias de Fonseca e Gandarela, permitindo o acesso a indicadores taxonômicos confiáveis. De posse dos dados obtidos pela análise da fisionomia foliar (sobretudo a margem) além de outros indicadores, subsidiou-se a reconstrução das condições paleoclimáticas sob as quais tais paleofloras viveram. Como objetivos específicos:

(1) Estudo paleoflorístico aprofundado, com a revisão/ integração dos dados taxonômicos macroflorísticos já publicados e a descrição de táxons inéditos, através da análise da arquitetura foliar (além do indumento e epiderme, quando preservados) que embasou as propostas sistemáticas. A análise taxonômica permitiu o acesso aos indicadores da presença de famílias e, quando possível, de níveis hierárquicos inferiores;

(2) Análise da fisionomia foliar dos conjuntos macrofitofossilíferos, com a descrição de caracteres morfológicos relevantes (margem foliar) correlacionáveis com parâmetros climáticos, possibilitando gerar estimativas de paleotemperaturas. A integração dos indicadores taxonômicos com os paleoclimáticos permitiu reconstruir ecologicamente o tipo de ambiente relacionado aos depósitos fossilíferos daquelas bacias.

A presente tese de Doutorado, com bolsa financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (Processo FAPESP nº 07/04489-3) fez parte do projeto de auxílio à pesquisa, também financiado pela referida agência, intitulado “*As paleofloras Fonseca & Gandarela revisitadas: Paleógeno do Sudeste Brasileiro*” (Processo FAPESP nº 07/03449-8), sob coordenação da orientadora do presente estudo, Dra. Fresia Ricardi-Branco.

CAPÍTULO 2. ÁREA DE ESTUDO: LOCALIZAÇÃO E GEOLOGIA

LOCALIZAÇÃO GEOGRÁFICA

As bacias de Fonseca e Gandarela estão localizadas na porção centro-leste do estado de Minas Gerais (Fig. 2.1), sudeste brasileiro, ambas situadas na região denominada Quadrilátero Ferrífero, a leste da capital estadual Belo Horizonte.

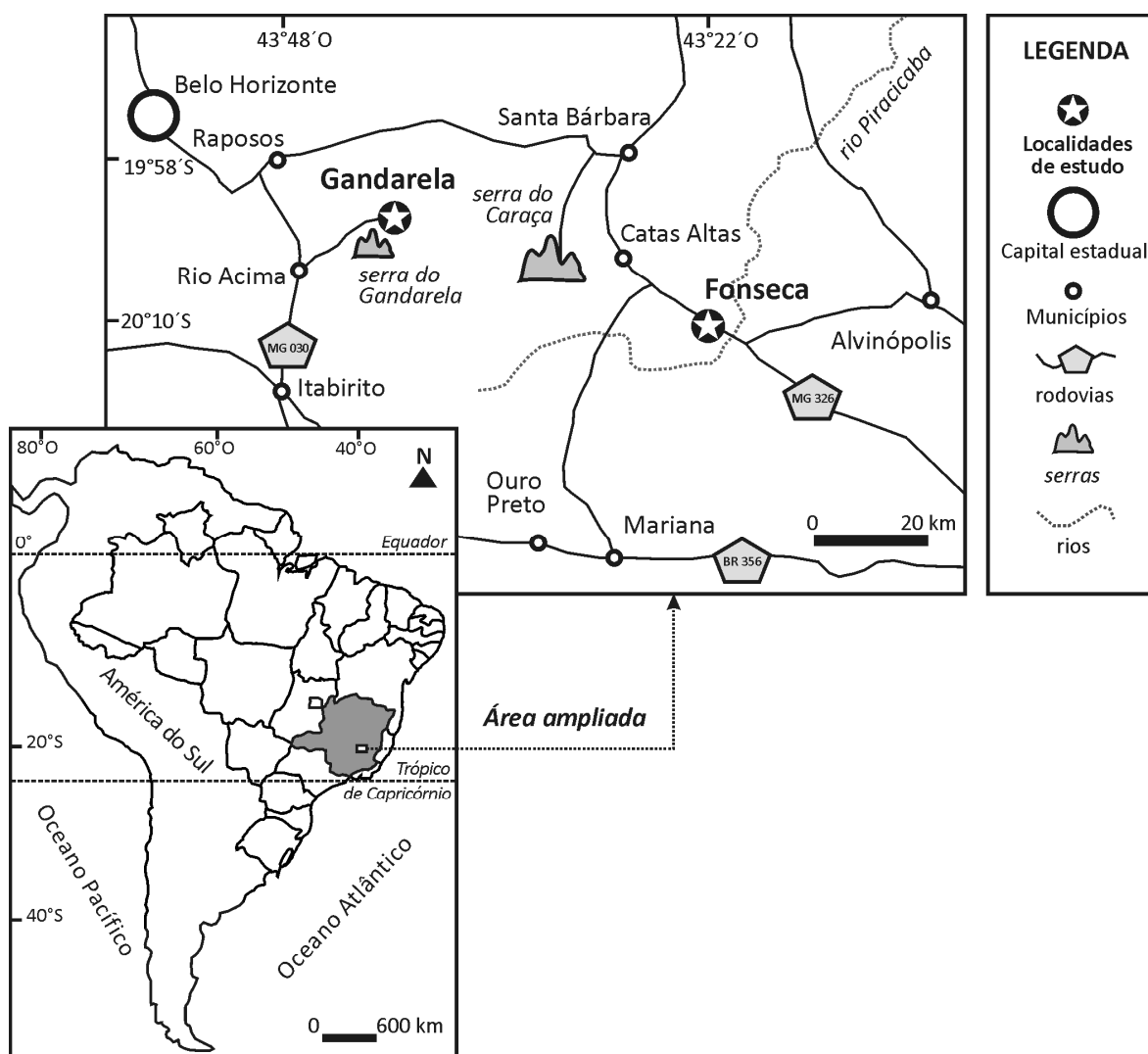


Figura 2.1. Localização da área de estudo. Em destaque, o estado de Minas Gerais, com indicação da área ampliada (mapa modificado de DER-MG, 2008).

Os depósitos da Bacia de Fonseca ocorrem próximos ao distrito de Fonseca (entre as coordenadas 20°09'–20°10'S e 43°15'–43°20'O) que pertence ao município de Alvinópolis, estando situado a 20 km a leste da Serra do Caraça. O acesso dá-se pela rodovia MG 326, a partir de Santa Bárbara sentido Catas Altas, que por sua vez, dista 15 km do referido distrito.

As localidades fossilíferas afloram próximas à drenagem de córregos subsidiários do Rio Piracicaba (Fig. 2.1), de 1 a 2,5 km a NO do distrito de Fonseca (Mello *et al.*, 2002), em área rural privada pertencente à empresa de reflorestamento industrial de eucaliptos Cenibra (*Nipo Brasileira Cenibra Celulose S.A.*).

Os depósitos da Bacia de Gandarela, por sua vez, afloram próximos à sede da Fazenda Gandarela (entre as coordenadas 20°02'–20°03'S e 43°40'–43°41'O) que pertence à empresa *Minerações Brasileiras Reunidas S.A. (MBR)*, em área rural do município de Rio Acima.

O acesso pode ser realizado a partir de Ouro Preto, pela rodovia BR 356, sentido Itabirito, seguindo pela rodovia não pavimentada (MG 030) em direção ao município de Rio Acima. A cerca de 20 km desta área urbana, próximo a Lagoa do Metro e a leste da Serra do Gandarela (Fig. 2.1) encontram-se os depósitos da referida bacia (Sgarbi *et al.*, 1992).

CONTEXTO GEOLÓGICO REGIONAL

As bacias Fonseca e Gandarela, depósitos cenozoicos na forma de grábens encravados no embasamento pré-cambriano (Gorceix, 1884; Dorr, 1969) situam-se nas porções extremo-leste e centro-norte do Quadrilátero Ferrífero, respectivamente (Fig. 2.2).

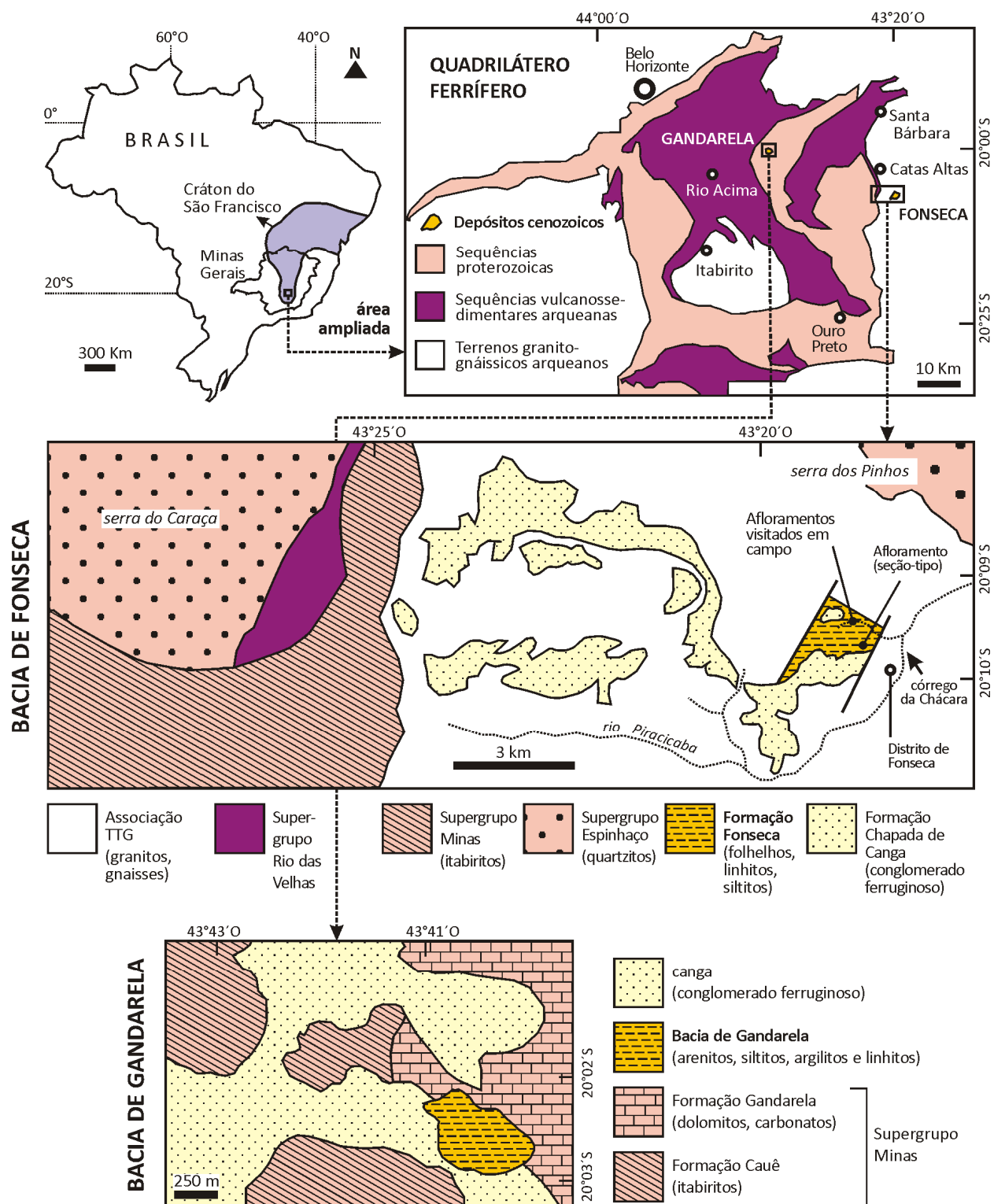


Figura 2.2. Mapa geológico do Quadrilátero Ferrífero (modificado de Baltazar e Zuchetti, 2007) indicando as áreas ampliadas que correspondem aos mapas geológicos das bacias cenozoicas de Fonseca (modificado de Maxwell, 1972, e Sant'Anna e Schorscher, 1997) e de Gandarela (modificado de Sgarbi *et al.*, 1992).

O Quadrilátero Ferrífero, por sua vez, corresponde à borda sul do compartimento ocidental do Cráton do São Francisco (Almeida e Hasui, 1984), (Fig. 2.2). Compreende, de forma simplificada, um bloco pré-cambriano formado pelo embasamento granito-gnáissico arqueano, ao qual se sobrepõem tanto sequências vulcanossedimentares arqueanas do *greenstone belt* Rio das Velhas (datadas de 2.700 Ma) como as sequências sedimentares e vulcanossedimentares proterozoicas (Lobato e Pedrosa-Soares, 1993), (Fig. 2.2).

O termo “Quadrilátero Ferrífero” foi cunhado devido às inúmeras formações de minério de ferro relacionadas às sequências sedimentar-exalativas do Supergrupo Minas, de notável importância econômica (Noce, 1995). A sequência da coluna litoestratigráfica do Quadrilátero Ferrífero está representada pelo Embasamento Cristalino, Supergrupo Rio das Velhas, Supergrupo Minas, Grupo Itacolomi, Supergrupo Espinhaço (Dorr, 1969; Maxwell, 1972; e Alkmim e Marshak, 1998) e recobrindo localmente as anteriores, coberturas sedimentares cenozoicas, estando aqui incluídas as bacias de Fonseca e de Gandarela (Fig. 2.2).

A origem destes depósitos cenozoicos e, também de muitos outros localizados no sudeste do Brasil, estaria relacionada ao neotectonismo distensivo (através da reativação de antigos lineamentos pré-cambrianos) e soerguimento crustal que teriam ocorrido em pulsos (ao longo do Paleógeno e Neógeno), resultando-se na deposição de bacias tafrogênicas (Saad *et al.*, 2005). Para detalhes, ver o item mais adiante “Tectonismo cenozoico no sudeste brasileiro”.

GEOLOGIA LOCAL (BACIA DE FONSECA)

Estrutura estratigráfica. A Bacia de Fonseca está assentada sobre o Embasamento Cristalino de idade arqueana constituído de: (1) rochas granito-gnáissicas da Associação TTG do

Complexo Regional de Rochas *sensu lato* Graníticas, e (2) rochas metaultramáficas, metavulcanossedimentares e ortoquartzitos do Supergrupo Rio das Velhas (*greenstone belt*), (Fig. 2.2). Tais terrenos do embasamento funcionaram como as principais áreas-fonte dos sedimentos da Bacia de Fonseca, conforme estudos mineralógicos de Sant’Anna e Schorscher (1997).

Unidades metassedimentares de idade proterozoica, quartzito-itabiríticas do Supergrupo Minas (incluindo-se minérios de ferro) e quartzíticas do Supergrupo Espinhaço (serras do Caraça e dos Pinhos) formam as serranias nos arredores da bacia (Dorr, 1969, Inda *et al.*, 1984), (Fig. 2.2). Estas serras, essencialmente quartzíticas e, portanto, as formações mais resistentes do Quadrilátero Ferrífero, foram edificadas durante o orógeno “Espinhaço” da Serra do Espinhaço Meridional, ao longo do Mesoproterozoico, entre 1.500 e 1.200 Ma (Almeida-Abreu, 1995), representando feições geomorfológicas muito antigas daquela região. Atualmente, os contrafortes da Serra do Caraça têm altitudes médias de 1.200 m, com o Pico do Sol atingindo o máximo de 2.072 m (Maxwell, 1972).

A Bacia de Fonseca encontra-se atualmente preservada num *graben* enclavado no embasamento, com cerca de 2 km² em área, e delimitado por falhamentos normais pós-sedimentares com direções NE e NO (Sant’Anna *et al.*, 1997), (Fig. 2.2).

O preenchimento da bacia é restrito à Formação Fonseca, cuja descrição original (Maxwell, 1972) incluía, além das rochas sedimentares de granulometria essencialmente argilo-arenosa (e linhitos) de origem lacustre e fluvial, a cobertura de canga ferruginosa. Sant’Anna e Schorscher (1997) redefiniram a Formação Fonseca, dissociando de seu topo a cobertura ferruginosa denominada de Formação Chapada de Canga.

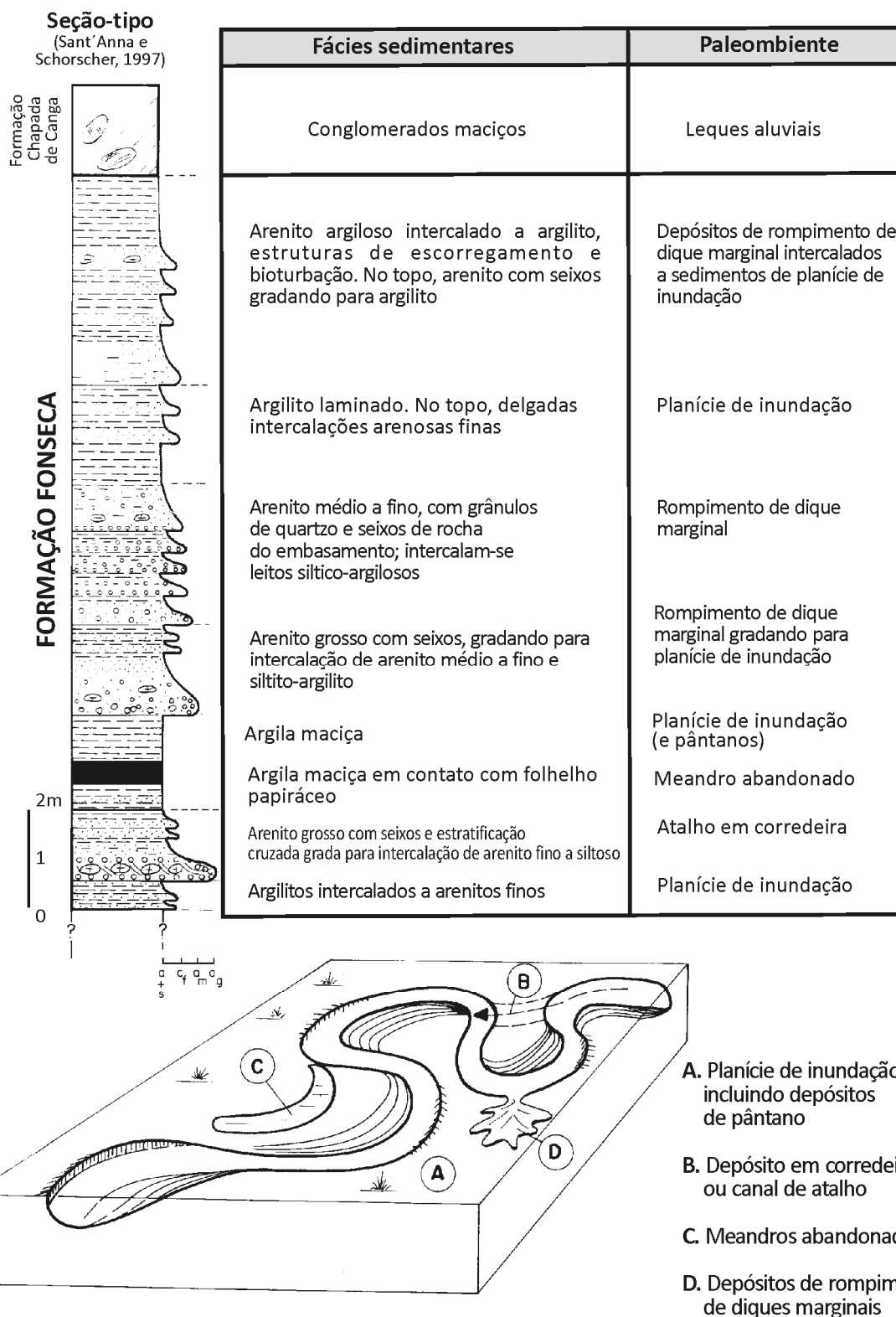


Figura 2.3. Seção colunar tipo da Formação Fonseca com interpretações do paleoambiente deposicional pela análise de fácies de Sant'Anna e Schorscher (1997). Abaixo, diagrama de um sistema fluvial meandrante e seus subambientes (reproduzido de Sant'Anna e Schorscher, 1997 e de Mello *et al.*, 2002).

Formação Fonseca. Sua seção colunar tipo foi formalizada por Sant’Anna e Schorscher (1997) através da descrição do afloramento localizado a 1,5 km a oeste do distrito de Fonseca (Fig. 2.2), em topo de morro, no lado sul da cabeceira do córrego da Chácara, subsidiário do rio Piracicaba. Litologicamente, a seção foi caracterizada por conglomerados (com seixos do embasamento), arenitos médios a grossos, arenitos finos, argilitos e siltitos. Então, de acordo com Sant’Anna e Schorscher (1997), a Formação Fonseca compreende níveis arenosos, argilo-arenosos (por vezes fossilíferos e papiráceos) e argilosos (Fig. 2.3).

Através da análise faciológica em outros afloramentos da Formação Fonseca, Maizatto (2001) reconheceu cinco fácies sedimentares: conglomerado, arenito grosso, arenito fino, argilito e linhito, sendo que a última foi descrita como caracteristicamente fossilífera. A descrição de fácies de Maizatto (2001) é, de modo geral, similar àquela de Sant’Anna e Schorscher (1997), exceto pela interpretação da fácies linhito, discutida adiante.

Idade. Gorceix (1884) sugeriu uma idade “terciária” (Neomioceno–Plioceno) para a bacia de Fonseca, seguindo a opinião de Saporta, que não tinha reconhecido nenhuma identidade entre as folhas fósseis e as espécies atuais, mas apenas “simples analogias”. A suposta idade neomiocena–pliocena foi mantida posteriormente (Berry, 1935; Dolianiti, 1950; Sommer e Lima, 1967; Duarte, 1974) sendo até considerada pleistocena por Oliveira-e-Silva (1982), que diferentemente de Saporta, avaliou a paleoflora Fonseca como de “caráter moderno”.

Pela ausência de camadas que pudessem ser datadas por métodos radiométricos, análises biocronoestratigráficas foram as que mais contribuíram para o refinamento da datação, recuando ainda mais aquela idade. A partir de análises palinológicas, a Formação Fonseca foi então datada no intervalo Neoeoceno a Eoligoceno (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto,

2001). Duas biozonas foram determinadas, com base na ocorrência das formas-guia *Retibrevitricolpites triangulatus* (base da Formação Fonseca, Eoceno Superior, sendo que seu limite foi identificado pela extinção da forma acessória *Margocolporites vanwijhei*) e *Dacrydiumites florinii* (topo da Formação Fonseca, Eoligoceno), Maizatto (2001), Maizatto *et al.* (2008). A hipótese neoeocena–eoligocena foi considerada razoável e amplamente aceita por estudos posteriores (p. ex. Mello *et al.* 2002; Burnham e Johnson, 2004; Martins Neto, 2005), sendo também adotada pelo presente estudo.

Entretanto, recentes dados paleotermocronológicos da região de Fonseca colocam mais uma vez em dúvida a provável idade da Formação Fonseca. A sua deposição deve ter ocorrido em algum tempo entre os episódios de reativação tectônica reconhecidos entre o Eoceno e o Mioceno, do final do Paleógeno até boa parte do Neógeno (Japsen *et al.*, 2011, 2012).

Paleoambiente deposicional. Os depósitos da Formação Fonseca foram interpretados como canais fluviais meandantes associados a planícies de inundação, com base em análises de fácies, mineralógicas, litoestruturais e paleontológicas (Sant’Anna e Schorscher, 1997; Sant’Anna *et al.*, 1997 e Maizatto, 2001).

A predominância de sedimentos finos (areias finas, siltes e argilas) e a sucessão de fácies com caráter granodecrescente ascendente, segundo Sant’Anna (1994) permitiriam a caracterização de um paleoambiente fluvial meandrante para a Formação Fonseca. Esse sistema teria se desenvolvido sobre o embasamento regional pré-cambriano durante um intervalo de relativa quietude tectônica e sob um clima quente e úmido, com intemperismo avançado das rochas na área-fonte (Sant’Anna e Schorscher, 1997; Sant’Anna *et al.*, 1997).

Ainda conforme Sant'Anna e Schorscher (1997), no sistema fluvial de Fonseca teriam se desenvolvido os seguintes subambientes (Fig. 2.3): (A) planícies de inundação, incluindo-se aqui pântanos, (B) atalho em corredeira, (C) meandros abandonados, e (D) rompimento de diques marginais.

Os arenitos grossos basais que gradam para intercalações de arenito fino a siltoso corresponderiam aos depósitos de atalho em corredeira, desenvolvidos sobre os de planície de inundação, na forma de argilitos intercalados a arenitos finos. Os argilitos laminados, intercalados com delgados leitos arenosos e passando em contato brusco para o nível de folhelhos papiráceos, por sua vez, representariam meandros abandonados. Os argilitos laminados, localmente intercalados com lâminas siltosas e/ou arenosas (representando a litologia mais característica e abundante da Formação Fonseca) foram interpretados como planícies de inundação. Os arenitos grossos, nas porções média e superior da seção colunar, em geral maciços e com seixos gradando para intercalações de arenito fino a médio e siltito-argilito, equivaleriam a depósitos de rompimento de dique marginal, sobrepostos pelos de planícies de inundação. E por fim, os argilitos laminados, ricos em matéria orgânica, intercalados com arenitos finos/ siltitos caracteristicamente fossilíferos (que preservam abundantes fragmentos de caule e de folhas de épocas de enchente, também conforme Mello *et al.*, 2002) caracterizariam depósitos de pântano (Fig. 2.3).

Maizatto (2001), por sua vez, reconheceu três diferentes associações verticais de fácies na Formação Fonseca, interpretadas como: (A) depósitos de canais ativos/ barra em pontal (sucessão de fácies: conglomerado, arenito grosso, arenito fino e argilito), (B) depósitos de meandro abandonado (conglomerado, arenito fino, argilito, linhito e argilito) e (C) depósitos de

planície de inundação (arenito médio a grosso, argilito e linhito). Com exceção dos canais ativos, as outras associações (meandro abandonado e planície de inundação) coincidiram com os respectivos subambientes anteriormente propostos por Sant'Anna e Schorscher (1997).

Na fácies linhito, Maizatto (2001) observou laminações plano-paralelas bem desenvolvidas, além de intercalações milimétricas de siltito, onde estavam preservadas diversas compressões foliares. Palinologicamente, esta fácies foi caracterizada pela conspícua abundância da microalga clorofícea *Botryococcus braunii*. Assim, os níveis caracteristicamente fossilíferos, de interesse para a presente pesquisa, foram verificados nas associações de meandro abandonado e de planície de inundação. Em seu estudo, Maizatto (2001) reconheceu a associação de meandro abandonado apenas no perfil do afloramento denominado 1, ao passo que a associação de planície de inundação, nos afloramentos 2 e 3.

O perfil do afloramento 3 de Maizatto (2001), (Fig. 2.4), é o que apresenta a sucessão de fácies que mais se assemelha litologicamente com aquela observada nos afloramentos visitados durante os trabalhos de campo do presente estudo, descritos adiante. As coordenadas aproximadas do afloramento 3 (20°09'49''S e 43°18'35''O) foram calculadas através do mapa de localização da figura 3 de Maizatto (2001: pg. 06). Trata-se de uma seção exposta nas margens da cabeceira do córrego da Chácara (1,5 km a noroeste do distrito de Fonseca).

A base do afloramento 3 (Fig. 2.4), com aproximadamente 2,2 m de altura, é caracterizada pela sucessão alternada de fácies arenito médio-grosso (2–10 cm de espessura, e apresentando laminações cruzadas acanaladas), argilito (2–10 cm) e linhito (4–30 cm). A espessura centimétrica das camadas (e milimétrica das intercalações), a granulometria fina dos sedimentos e a abundância da alga verde *Botryococcus* nos linhitos (componente planctônico

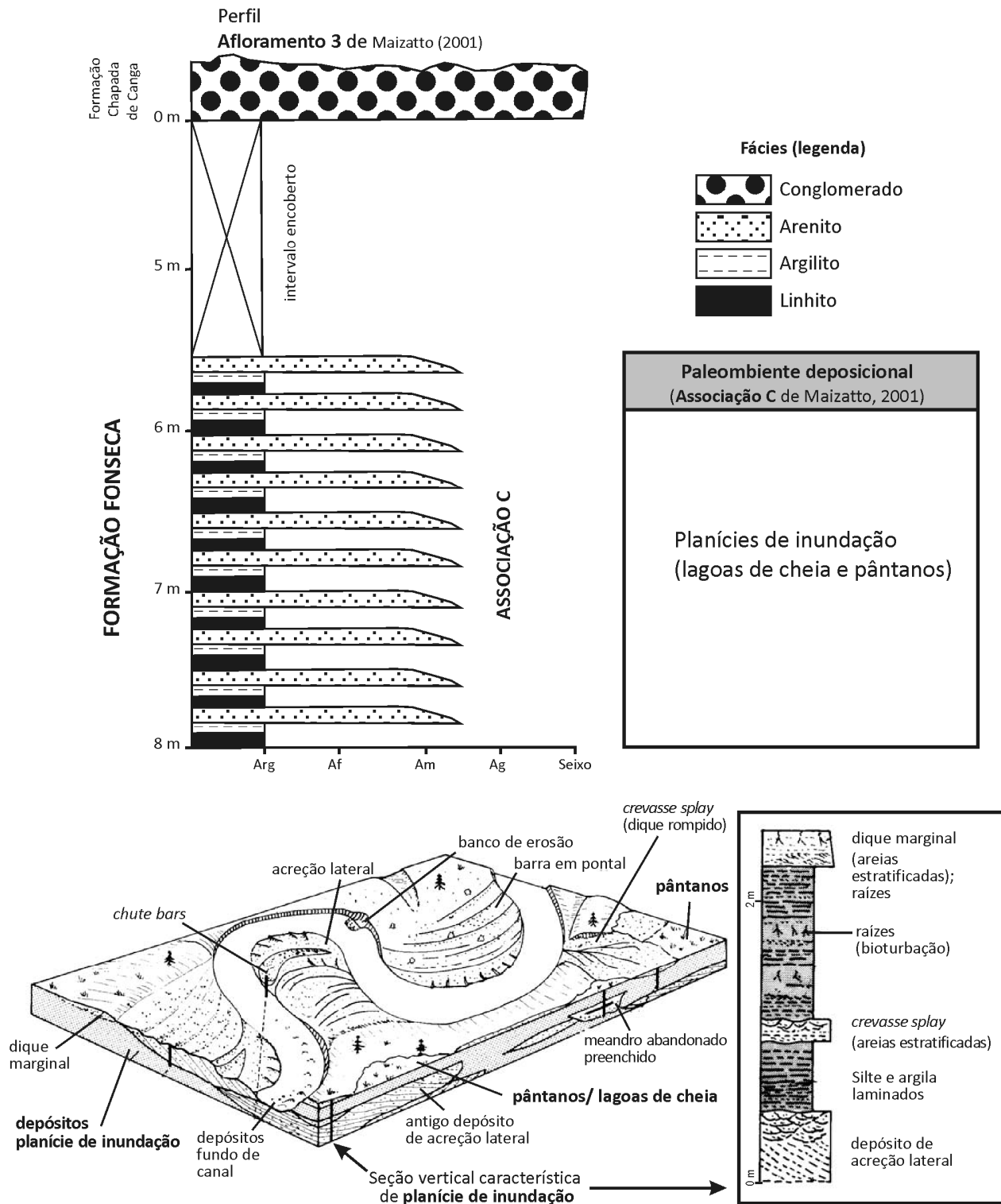


Figura 2.4. Perfil do afloramento 3 de Maizatto (2001) com interpretação deposicional da associação de fácies C (planície de inundação), reproduzido e modificado da fig. 50C de Maizatto (2001: pg. 115). Abaixo, diagrama de um sistema deposicional moderno do tipo fluvial meandrante com seus subambientes associados, destacando-se os depósitos de planície de inundação (seção vertical ampliada), reproduzido e modificado de Einsele (2000).

que hoje habita ambientes dulciaquícolas rasos, com baixa turbulência e baixa turbidez, tais como lagoas e brejos efêmeros ou pântanos), permitiram que Maizatto (2001) interpretasse a associação vertical como sendo depósitos de planície de inundação/ lagoa de cheia.

Por análises paleolimnológicas, Maizatto e Castro (2008) verificaram que tanto os linhetos associados aos depósitos de planície de inundação quanto aqueles de meandro abandonado apresentaram muitas colônias de *Botryococcus* com padrão de organização botrioidal incipiente e amorfo. Para os autores, possivelmente isto foi resultado do estresse ambiental vinculado às inundações episódicas que alterariam a turbulência e o grau de turbidez da lâmina de água do sistema fluvial de Fonseca.

Comparando-se a sucessão vertical de fácies dos depósitos de planícies de inundação propostos para a Formação Fonseca por Sant'Anna e Schorscher (1997) e Maizatto (2001) com aquela do modelo conceitual apresentado por Einsele (2000), podemos conferir as mesmas características tipicamente hoje observadas nestes tipos de depósitos (Fig. 2.4).

Tais depósitos caracterizam-se pelo preenchimento através de carga suspensa durante eventos episódicos de inundação (após o rompimento do dique), ou seja, acúmulo predominante de sedimentos finos (siltes e argilas), enquanto que areias finas e médias podem também acumular-se nos locais onde as correntes de picos de inundação foram suficientemente fortes para transportá-las. As camadas alcançam espessuras de somente poucos milímetros, ou localmente, poucos centímetros, sendo que, em tais camadas finas ocorrem abundantes laminações plano-paralelas além de laminação cruzada. Lagoas de cheia e pântanos são subambientes intimamente relacionados com os depósitos de planície de inundação, a partir da ocorrência de intercalações de turfas (linhetos), especialmente em climas úmidos, além da

abundante ocorrência de bioturbação por raízes (Einsele, 2000). De todas aquelas características mencionadas, só a bioturbação por raízes não foi observada nas fácies de depósitos de planície de inundação/ lagoas de cheia/ pântanos da Formação Fonseca.

Ainda conforme Einsele (2000), embora muito semelhantes, os depósitos de meandro abandonado distinguem-se dos de planície de inundação por apresentarem geometria em forma de canal, além da ocorrência de conglomerados em sua base, que representam material grosseiro depositado em fundo de canal.

Descrição dos afloramentos visitados em campo (presente estudo). Durante os trabalhos de campo, que visaram à prospecção de fitofósseis, procurou-se distinguir as litofácies da Formação Fonseca reconhecidas nos estudos de Sant'Anna e Schorscher (1997) e Maizatto (2001), através da descrição da seção dos afloramentos visitados.

Situadas a 1–2 km a noroeste do distrito de Fonseca (ver Fig. 2.2), as exposições ocorrem no próprio leito do córrego da Chácara (cabeceira nas encostas de morros), em três pontos amostrados, muito proximamente localizados (coordenadas ponto 1: 20°09'21.8''S e 43°18'43.9''O, elevação: 750 m; ponto 2: 20°09'21.2''S e 43°18'43.1''O, 745 m; e ponto 3: 20°09'20,5''S e 43°18'32.2''O, 738 m): O ponto 1, cuja seção aflorante atinge 1,2 m de altura (Fig. 2.5), é caracterizado litologicamente por uma sequência alternada de níveis arenosos (arenitos finos a médios) com níveis pelíticos siltico-argilosos (argilitos e siltitos) de coloração cinza claro a escuro e finamente laminados (centimétricos), sendo os últimos, mais abundantes.

Entre os níveis siltico-argilosos ocorrem os folhelhos com laminações bem desenvolvidas, que apresentam intercalações milimétricas de siltito contendo quartzo e mica, onde se preservaram diversas impressões/compressões de folhas.

Perfil: Afloramento ponto 1 (presente estudo)

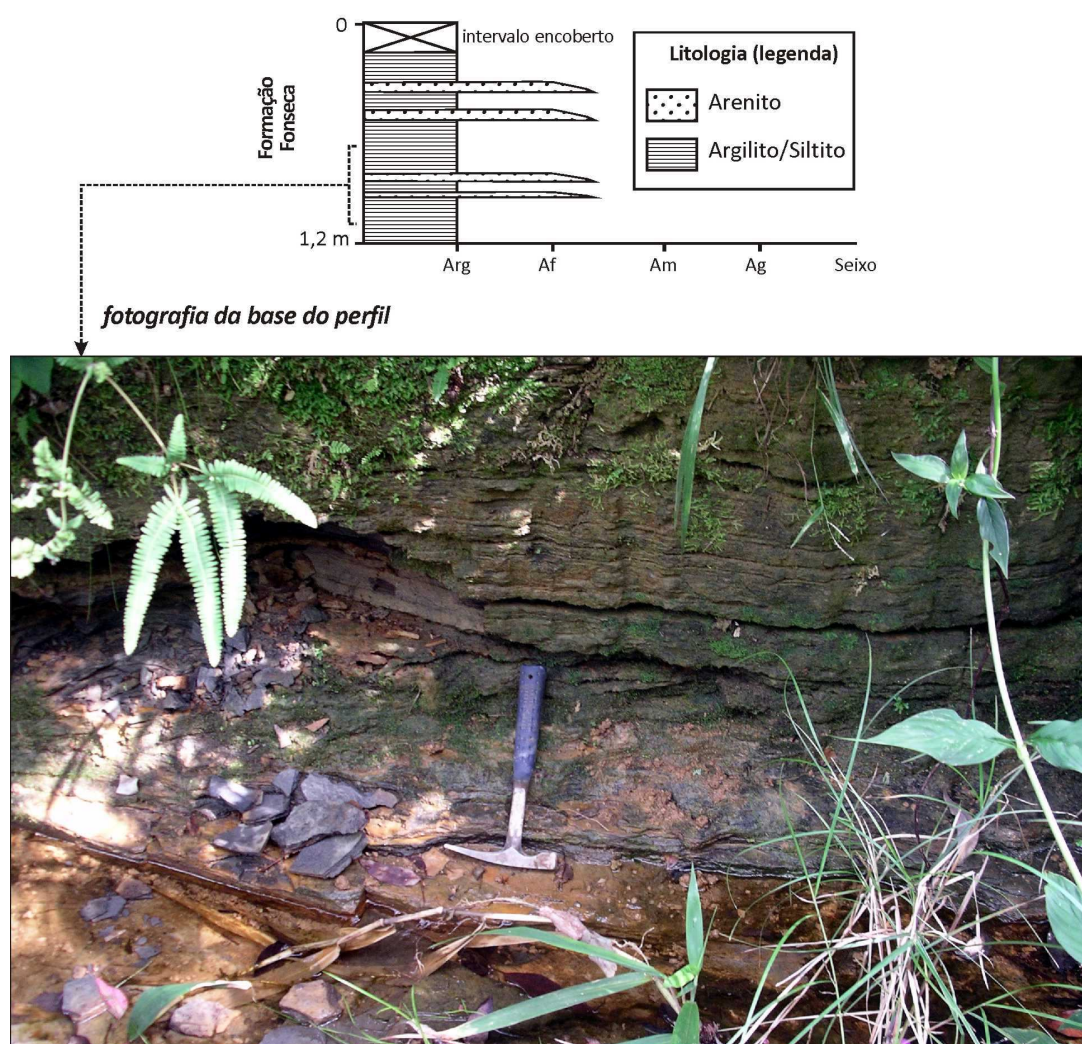


Figura 2.5. Perfil do afloramento (ponto 1) no leito do córrego da Chácara (1,5 km a noroeste do distrito de Fonseca, município de Alvinópolis, MG). Abaixo, fotografia da base da seção (escala: martelo de 28 cm).

Os pontos 2 e 3 compartilham, de maneira geral, a mesma litologia do ponto 1. Devido à espessura centimétrica das camadas arenosas e pelíticas (e milimétrica das intercalações) que sucessivamente se alternam, a laminação plano-paralela bem desenvolvida, e a granulometria fina predominante, os níveis acima descritos são aqui também interpretados como depósitos de planície de inundação, associados ao paleoambiente fluvial meandrante da Formação Fonseca. Como já mencionado, sequências litológicas muito semelhantes foram analisadas por Sant'Anna

e Schorscher (1997) e Maizatto (2001) sendo interpretadas como pântanos e lagoas de cheia associadas a planícies de inundação.

GEOLOGIA LOCAL (BACIA DE GANDARELA)

Estrutura estratigráfica. A Bacia de Gandarela (Fig. 2.2) está assentada sobre rochas paleoproterozoicas do Supergrupo Minas, sendo limitada a sudoeste pelos itabiritos (formações ferríferas bandadas) da Formação Cauê e a nordeste, pelos maciços (dolomitos e carbonatos) da Formação Gandarela. Estes terrenos proterozoicos encontram-se localmente recobertos por canga ferruginosa (Dorr, 1969; Sgarbi *et al.*, 1992).

Os depósitos da Bacia de Gandarela, com área estimada mínima de 0,45 km² e máxima de 9 km², apresentam morfologia em *hemi-graben* estruturada segundo falhas normais sindeposicionais, de direção N-S e NE-NO, como consequência do condicionamento por processos neotectônicos (Maizatto e Castro, 1992; Sgarbi *et al.*, 1992).

A gênese sedimentar da bacia estaria relacionada à evolução de sistemas lacustres e flúvio-deltaicos. Em termos litológicos, a bacia encontra-se preenchida por uma sequência de arenitos argilosos intercalados com camadas de argilito maciço de coloração variada (branco, amarelo, vermelho e castanho), folhelho orgânico e linhito (Sgarbi *et al.*, 1992, baseado em amostras de afloramentos e testemunhos de sondagem). Já Maizatto (2001), a partir de análise de fácies restrita a amostras de testemunhos de sondagem, descreveu as mesmas litologias anteriores, adicionando as fácies argilito orgânico (maciço, de cor acinzentada, com fragmentos vegetais carbonificados dispersos) e conglomerado.

As amostras provenientes da Bacia de Gandarela, que formam o conjunto do material de estudo da presente pesquisa representam argilitos maciços de coloração branca, com apenas impressões de fragmentos de caules e folhas.

Idade. A sequência da Bacia de Gandarela foi datada do Neoeoceno ao Eomioceno, por análises palinoestratigráficas de Pinto e Regali (1990) e Maizatto (2001). Três biozonas foram identificadas: *Retibrevitricolpites triangulatus* (Eoceno Superior), *Dacrymiudites florinii* (Oligoceno) e *Crassoretitriletes vanraadshooveni* (Mioceno Inferior), Maizatto *et al.* (2008).

Paleoambiente deposicional. Para Sgarbi *et al.* (1992), os arenitos argilosos intercalados com argilitos representariam provável deposição em pequeno delta lacustre, com aporte de areias por cursos fluviais. As camadas de argilito claro, por sua vez, seriam interpretadas como depósitos tipicamente lacustres. Já as camadas fitofossilíferas de folhelho orgânico e linhito representariam depósitos em subambiente lacustre muito calmo e anóxico.

A marcante estratificação de todo o pacote, com alternância de arenitos argilosos com camadas de argilito claro, folhelho orgânico e linhito indicariam, ainda conforme Sgarbi *et al.* (1992), oscilações nas condições físico-químicas do lago: em períodos chuvosos, os fluxos torrenciais transportariam a carga arenosa enquanto que, os sedimentos pelíticos e orgânicos seriam depositados em regiões de pouco afluxo de correntes, sob condições de estagnação.

Maizatto (2001) interpretou de maneira semelhante a associação vertical que reúne as fácies linhito, argilito e argilito orgânico: rochas geradas em um ambiente predominantemente lacustre, cujos sedimentos foram depositados por decantação. O transporte fluvial seria o responsável pela acumulação desses sedimentos silicoclásticos, os quais apresentariam um padrão de distribuição segundo a sua granulometria: os mais grossos depositados nas margens,

enquanto que os mais finos, próximos ao centro do lago (porções mais calmas e profundas). A gênese específica dos linhitos estaria relacionada à formação de turfas em condições pantanosas em áreas marginais e rasas do paleolago, com acumulação *in situ* de restos vegetais e pronunciada bioturbação por rizólitos, evidências amplamente detectadas na fácies linhito.

Adicionalmente, análises palinológicas dos níveis ricos em matéria orgânica, especialmente linhitos (Pinto e Regali, 1990; Maizatto, 2001), dariam suporte à origem lacustre sob condições de água doce mesotróficas, pela presença de microalgas *Botryococcus braunii* (Chrolophyceae) e zigósporos de *Zygnema* (Zygophyceae), além de dinoflagelados dulciaquícolas. A existência de camadas de coloração escura, com intensa contribuição da matéria orgânica (especialmente os linhitos) na Bacia de Gandarela, indicaria águas lacustres rasas, com baixa turbulência e baixa turbidez (Maizatto e Castro, 2008).

TECTONISMO CENOZOICO NO SUDESTE BRASILEIRO

Distensão cenozoica e o rifte continental do sudeste. Após a ruptura do Gondwana, a crosta continental da plataforma sul-americana reativada, já na fase de deriva continental, somente voltou a sofrer processos distensionais no final do Paleoceno e início do Eoceno, com a geração de novas calhas tectônicas no sudeste do Brasil. Este tectonismo deve ter continuado em pulsos durante o Eoceno e o Oligoceno, concomitantemente a um importante soerguimento crustal na mesma região que perdurou, de forma atenuada, até o final do Mioceno (Zalán, 2004)

Este evento distensional atuou sobre um grande planalto antes soerguido (Neocretáceo) naquela região, quebrando-o e segmentando-o em montanhas (Serras da Mantiqueira, do Mar e Maciço Carioca) separadas entre si por pequenos grábens continentais (Zalán, 2004). Esta fase

distensional levou à formação de inúmeras pequenas bacias tafrogênicas, cujo conjunto vem sendo denominado de rifte continental do sudeste brasileiro (bacias de Bonfim, Itaboraí, Resende, Volta Redonda, São Paulo, Taubaté, entre outras), (Riccomini, 1989).

Estas depressões tectônicas foram preenchidas por sedimentos na maior parte com idade eoceno–miocena, com fácies sedimentares tipicamente de bacias intermontanas (predominância de fanglomerados e ambientes fluviais e lacustres) que refletiriam a alta energia oriunda da criação de relevos pela movimentação vertical diferencial das montanhas circundantes (Zalán, 2004).

Evolução morfotectônica do Quadrilátero Ferrífero. As bacias de Fonseca e Gandarela (centro-leste de Minas Gerais) estão inseridas no setor morfossedimentar constituído pelos planaltos do Quadrilátero Ferrífero, representados pelas serras do Caraça, dos Pinhos (entre outras) e pela Cadeia do Espinhaço (especificamente a Serra do Espinhaço Meridional), conforme a compartimentação morfotectônica do Brasil oriental por Saad *et al.* (2005).

Como resposta aos movimentos tectônicos epirogenéticos durante o Cenozoico, o soerguimento do Brasil oriental teria ocorrido em pulsos, provocando a reativação de antigos lineamentos e geossuturas nos intervalos Eoceno–Oligoceno (35–33 Ma), Mioceno (16–13 Ma), Mioceno–Plioceno (7–5 Ma) e Pleistoceno (1 Ma), (Saad *et al.*, 2005).

Durante os dois primeiros pulsos, a região sudeste foi marcada por um soerguimento epirogenético concomitante a uma fase tectônica distensiva, com formação de estruturas *horst-graben* e consequentemente, expressiva sedimentação em bacias tanto no Quadrilátero Ferrífero (Fonseca, Gandarela, Gongo Soco e Rio do Peixe) quanto no rifte continental do sudeste, exibindo fácies típicas de bacias intermontanas (paleoambientes deposicionais fluviais).

Esta fase inicial do período neotectônico corresponderia cronologicamente ao evento orogênico andino do Eoceno–Oligoceno (*Incaic II*) para a América do Sul (Saadi, 1993).

No setor do Quadrilátero Ferrífero e da Serra do Espinhaço Meridional, todos os depósitos sedimentares cenozoicos jazem em bacias tectônicas situadas a leste da frente de empurrão Brasiliana, que uniu as serras do Quadrilátero Ferrífero e do Espinhaço Meridional durante os eventos orogenéticos do Ciclo Brasileiro (Neoproterozoico, 600 Ma), conectando as litoestruturas do Supergrupo Espinhaço às do Grupo Caraça. Em outras palavras, seriam claras as evidências de retenção dos sedimentos em “armadilhas tectônicas” situadas entre os planaltos do Espinhaço e do sistema da Mantiqueira no sudeste brasileiro (Saad *et al.*, 2005).

Saadi (1993) propôs então que o estado de Minas Gerais foi dividido em domínios morfotectônicos separados por descontinuidades crustais que corresponderiam a importantes geossuturas pré-cambrianas episodicamente reativadas no Cenozoico. As principais deformações estariam relacionadas às falhas transcorrentes e à reativação de planos de descolamento e empurrões sub-horizontais, com campo médio de tensões neotectônicas caracterizado por um vetor compressivo horizontal SE–NO (Saad *et al.*, 2005).

A partir da análise de paleotensões em depósitos sedimentares cenozoicos do Quadrilátero Ferrífero, Lipski (2002) identificou três eventos neotectônicos principais: um no Oligoceno, relacionado à geração de grábens (igualmente descrito por Maizatto, 2001, para o fechamento das bacias de Fonseca e Gandarela) e dois durante o Plioceno, com a reativação de estruturas pre-existentes. Nesse contexto neotectônico, através de estudos de taxas de erosão e da pedogênese dos principais litotipos, Varajão *et al.* (2009) sugeriram que a atual paisagem do Quadrilátero Ferrífero é produto de constante e intenso processo erosivo, por sua vez

dependente de um importante soerguimento epirogenético, concordante com as evidências anteriores do neotectonismo na região.

Este cenário evolutivo da geomorfologia da região está de acordo com aquele proposto por Saad (1995) para a Serra do Espinhaço Meridional em Minas Gerais. Após as orogenias pré-cambrianas edificando os planaltos e serras, processos denudacionais e deposicionais durante o Fanerozoico passaram a moldar a sua paisagem, com eventos de aplainamento regional (especialmente aquele durante o intervalo Eoceno–Mioceno, com a superfície de aplainamento resultante da intensa erosão propiciada pelo clima tropical úmido predominante) e eventos de dissecação e entulhamento dos vales durante o Quaternário (Saad, 1995).

Evidências de neotectonismo no Quadrilátero Ferrífero. Gorceix (1884) pioneiramente sugeriu a ocorrência de manifestações tectônicas “terciárias” na deformação do relevo da região central de Minas Gerais através da descrição das bacias de Fonseca e Gandarela. No Quadrilátero Ferrífero, a mobilidade tectônica cenozoica foi confirmada a partir dos testemunhos de superfície de erosão que apresentaram estreitas relações com os domínios litoestruturais, nos quais os posicionamentos altimétricos atuais resultariam de deslocamentos verticais, por reativações de falhamentos antigos, incluindo-se tanto falhas de empurrão quanto falhas normais (Brajnikov, 1947; Varajão, 1991).

Evidências na Bacia de Fonseca. Segundo Sant’Anna *et al.* (1997), as camadas da Bacia de Fonseca guardam o registro de deformações de caráter rúptil ocorridas no Cenozoico. Os depósitos eocenos da Formação Fonseca apresentam falhamentos normais, pós-sedimentares, com direções NE e NO, cujos campos de tensão são concordantes com a conformação tectônica pós-sedimentar da bacia, num contexto extensional. Já nos depósitos da Formação Chapada de

Canga, são encontrados diques clásticos indicativos de tectonismo sin-sedimentar, além de falhamentos normais pós-sedimentares. Pela análise daquelas feições estruturais cenozoicas, verificou-se que durante os diferentes episódios foram reativadas estruturas pré-existent nas rochas do embasamento pré-cambriano, caracterizando a vigência de tectonismo ressurgente, cujas manifestações mais recentes condicionaram o traçado atual do relevo da área.

Evidências na Bacia de Gandarela. O basculamento das camadas da Bacia de Gandarela indicaria a ocorrência de uma importante fase tectônica, posterior à sua sedimentação, e responsável pela estruturação do Quadrilátero Ferrífero (Brajnikov, 1947). A Bacia de Gandarela teria se abatido pela captação de um rio, em pequena depressão tipo rifte, formando um lago. A formação da depressão, por sua vez, estaria ligada ao tectonismo formador dos maciços da Serra da Mantiqueira e Serra do Mar, no Neoeoceno. A partir do deslocamento dos depocentros do paleolago (evidenciado pela deposição de camadas de linhito) no Oligoceno, houve nova fase tectônica, com a formação de outro paleolago no Eomioceno (Regali, 1992).

CAPÍTULO 3. HISTÓRIA GEOGRÁFICA E CLIMÁTICA DA AMÉRICA DO SUL NO PALEÓGENO—

NEÓGENO

A partir da revisão da literatura disponível, são descritos a seguir os principais eventos cenozoicos que moldaram a história tectônica, geográfica e climática do continente sul-americano, sendo relevantes para a caracterização e contextualização do cenário paleoflorístico predominante entre o final do Paleógeno e o início do Neógeno.

SEPARAÇÃO DA ÁFRICA E CONEXÕES SUL-AMERICANAS

O início da fragmentação do Gondwana teria ocorrido ainda no Eocretáceo (135 Ma), com a abertura do Oceano Atlântico sul, de sul para norte. No final desta mesma época (110–100 Ma), as porções norte das placas sul-americana e africana passaram a divergir ao longo de uma falha entre o Brasil e a Guiné, ocasionando a abertura da parte central do Atlântico sul. A partir de então, estes continentes se afastaram até que se separaram completamente aos 95 Ma (Scotese *et al.*, 1988; Sanmartín e Ronquist, 2004). Mesmo assim, conexões entre os mesmos devem ter persistido durante boa parte do Neocretáceo, através de cadeias de ilhas vulcânicas (Raven e Axelrod, 1974; Morley, 2003).

As primeiras florestas úmidas progressivamente dominadas por angiospermas e precursoras das florestas tropicais úmidas modernas teriam se originado justamente no Neocretáceo, ao longo do cinturão equatorial da América do Sul e África, como resposta às mudanças climáticas proporcionadas pela abertura do Atlântico e transgressões marinhas em curso (Morley, 2000). Antes disso, até o Cretáceo médio, toda a área tropical do Gondwana

ocidental vinha sendo ocupada por floras dominadas por gimnospermas e adaptadas a climas semi-áridos, com precipitações limitadas e sazonais (Morley, 2000; Fanton, 2007).

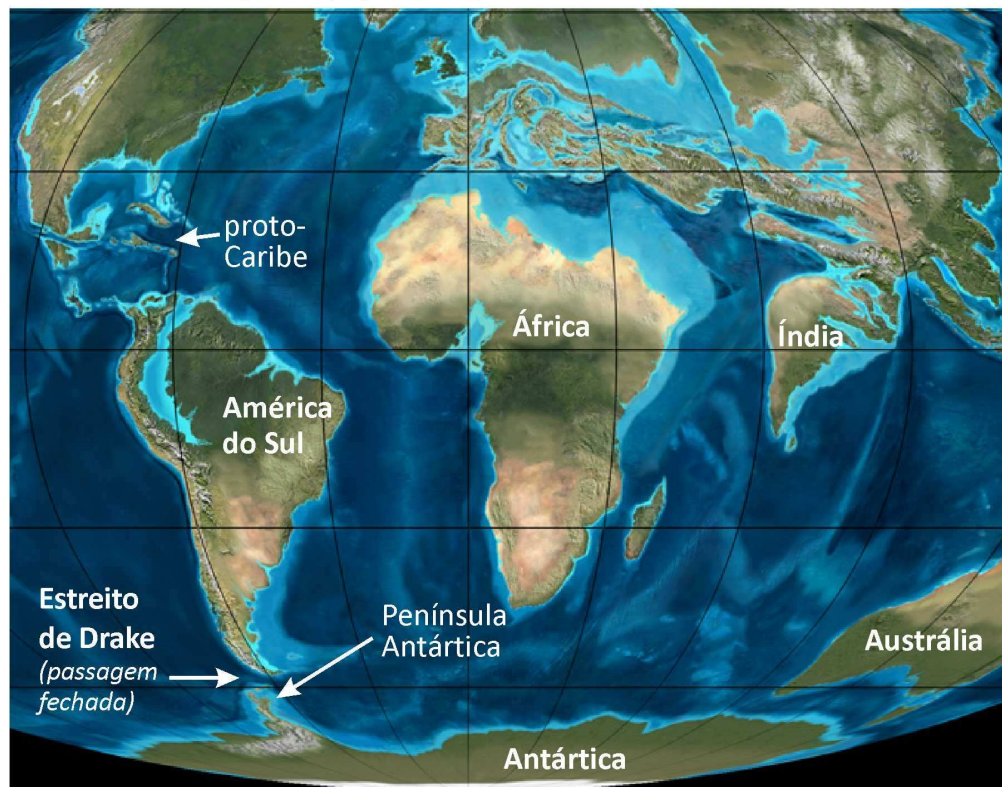
Mesmo à deriva como um continente-ilha, a América do Sul teve à disposição importantes conexões durante o Paleógeno: a região do proto-arquipélago do Caribe possibilitou intercâmbios da biota entre o norte da América do Sul e a América do Norte, através de cadeias de ilhas presentes do Eoceno ao Eoligoceno (Scotese *et al.*, 1988; Iturralde-Vinent e MacPhee, 1999). No sul, a América do Sul manteve contato com a Austrália, via Antártica, até o Eoligoceno (McLoughlin, 2001; Sanmartín e Ronquist, 2004), (Fig. 3.1).

MÁXIMO TERMAL DO PALEOCENO/EOCENO

No início do Paleógeno, uma distinta fase de aquecimento, denominada de Máximo Termal do limite Paleoceno/Eoceno (*PETM, Paleocene/Eocene Thermal Maximum*), ocorreu em escala global, por volta de 55 Ma atrás. A liberação de grande quantidade de gases de efeito estufa (sobretudo o dióxido de carbono, CO₂) na atmosfera e oceanos (perturbações no ciclo do carbono) engatilhou mudanças extremas que resultaram neste grande evento de aquecimento (Bowen *et al.*, 2006).

As temperaturas atmosféricas globalmente inferidas para aquele período, a partir de evidências terrestres paleobotânicas (Wing *et al.*, 2005) e da superfície dos oceanos (Zachos *et al.*, 2005), foram de 5–9°C mais quentes do que as atuais, além das mudanças do transporte atmosférico de umidade, resultando em grande quantidade de precipitações durante o evento hipertérmico, especialmente nos trópicos.

Início do Eoceno (50 Ma, Ypresiano)



Limite Eoceno/Oligoceno (34 Ma, Priaboniano/Rupeliano)

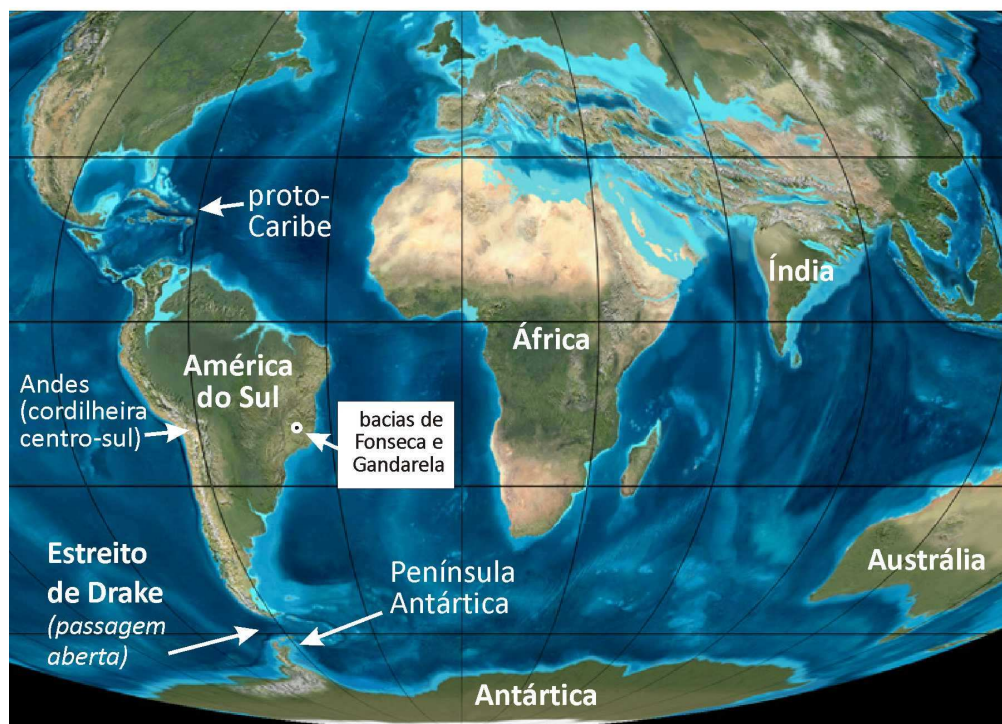


Figura 3.1. Mapas paleogeográficos do Eoceno e Oligoceno (figuras reproduzidas e modificadas de Blakey, 2009).

É justamente quando foram observadas as mais extremas incursões dos limites tropicais em direção polar (p. ex., florestas tropicais úmidas distribuídas até na latitude 50° N na América do Norte, Wolfe, 1985). De maneira similar, localizada em alta latitude sul, a Antártica apresentou clima temperado quente, sendo coberta por uma vegetação rica em angiospermas, dominada por *Nothofagus* (Fagaceae). Isto provavelmente estabeleceu outra importante rota de dispersão para intercâmbios da biota meridional (entre América do Sul, Austrália e Antártica) que deve ter perdurado até o final do Eoceno (Sanmartín e Ronquist, 2004).

O EOCENO (55–34 MA)

No início do Eoceno a paleogeografia global (Fig. 3.1) foi substancialmente diferente da atual. O Istmo do Panamá ainda não conectava a América do Sul com a do Norte, fato este que permitia a livre circulação oceânica entre o Atlântico e o Pacífico. Além disso, a Passagem de Drake, na península Antártica, permanecia fechada, o que prevenia o isolamento termal da Antártica, decorrente da circulação de massas oceânicas (Sanmartín e Ronquist, 2004; Scher e Martin, 2006). Altos níveis de CO₂ também ocorriam na atmosfera, não havendo grandes mantos de gelo permanente na Antártica, caracterizando-se um período de grande aquecimento térmico global (Zachos *et al.*, 2008), conforme descrito anteriormente.

CINTURÃO TROPICAL SUL PALEÓGENO

A distribuição de depósitos de carvão e turfa datados do Paleoceno ao final do Eoceno, aliada ao registro palinológico, fortemente indicariam que florestas “terciárias” megatérmicas teriam evoluído em nível global, mais ou menos independentemente, em três zonas latitudinais

ou cinturões: equatorial, tropical norte (ou boreotropical) e tropical sul (Ziegler *et al.*, 2003). Estas zonas, por sua vez, devem ter sido isoladas por desertos em latitudes subtropicais (detectados a partir de depósitos de evaporitos), tal como na região sul-americana na altura da Argentina (cone sul), com condições quentes e secas em consequência de uma significativa elevação da porção sul dos Andes já no Eoceno (Ziegler *et al.*, 2003).

Embora os modelos sedimentológicos de Ziegler *et al.* (2003) indiquem a presença de florestas úmidas na América do Sul restritas à pequena faixa de 5°–10° ao sul do equador, outros modelos paleobotânicos e sedimentológicos propõem que não só o norte do continente, mas também parte da porção oriental do Brasil, especialmente a costa atlântica, devem ter sido as únicas regiões sul-americanas suficientemente úmidas para suportar densas florestas tropicais úmidas de dossel fechado (Beerling e Woodward, 2001).

Florestas tropicais úmidas estariam distribuídas globalmente até 40°–50° ao norte e ao sul do equador (Morley, 2000). Na zona tropical norte, há registros extremos destas florestas eocenas para o norte dos Estados Unidos (Greenwood e Wing, 1995), enquanto que na zona tropical sul, registros no sul da Argentina e Chile (Wilf *et al.*, 2003a).

Conforme salientaram Ziegler *et al.* (2003), enquanto que as florestas úmidas equatoriais não experimentavam qualquer estação fria, as florestas tropicais úmidas de latitudes superiores a 10° S (por exemplo no leste do Brasil) devem ter experimentado invernos sem resfriamento persistente (com estação fria curta e fraca) uma vez que naquele tempo, o mundo carecia de expressivas frentes frias polares por causa da ausência de gelo nos pólos.

De maneira resumida, as reconstruções climáticas propostas por Ziegler *et al.* (2003) indicam que, do Paleoceno ao fim do Eoceno, um cinturão equatorial de florestas úmidas foi

acompanhado por cinturões equivalentes em latitudes médias em ambos os hemisférios (zonas tropicais norte e sul), embora a composição taxonômica de cada cinturão fosse distinta, refletindo-se o isolamento geográfico proporcionado pelas zonas desérticas entrepostas.

Dessa forma, uma faixa de temperaturas tropicais (com temperaturas médias anuais entre 18°–30°C) cobriu cerca de dois terços do continente sul-americano durante o Eoceno (Ziegler *et al.*, 2003). Isto está de acordo com o modelo proposto por Frakes *et al.* (1992), baseado em evidências paleobotânicas, com florestas tropicais úmidas estendendo-se ininterruptamente desde o sul da Bolívia até o sul dos Estados Unidos, que ultrapassariam o limite dos atuais paralelos (trópicos de Câncer e de Capricórnio, 23° N e S, respectivamente).

Parte das camadas fossilíferas das bacias de Fonseca e Gandarela, de interesse para a presente pesquisa, foi depositada no intervalo Priaboniano–Rupeliano (37–33 Ma, dentro do Eoceno–Oligoceno). Durante este intervalo, tais bacias (que hoje afloram sob o paralelo 20°10'S, cerca de três graus ao norte do Trópico de Capricórnio, delimitador dos trópicos meridionais modernos) estavam situadas mais ao sul, aproximadamente na paleolatidade 25°S (reconstruções do ODSN, 2011) e relativamente próximas à costa atlântica (leste do Brasil) e portanto, dentro dos limites do Cinturão tropical sul. Extrapolando-se os dados reconstruídos por Morley (2000), Beerling e Woodward (2001) e Ziegler *et al.* (2003), então a região sudeste brasileira, com condições climáticas suficientemente úmidas, foi coberta por tipos arcaicos de florestas tropicais úmidas que deviam experimentar estações frias curtas e fracas.

Dentro dos limites deste cinturão, durante o final do Paleógeno, ocorreu parte da província Neotropical (correspondente a sua porção mais meridional, segundo o provincialismo fitogeográfico sul-americano proposto por Romero, 1993, baseado no registro microflorístico).

As bacias de Fonseca e Gandarela, a partir de suas assembleias polínicas (Lima e Salard-Chebouldaëff, 1981; Maizatto, 2001), encontram-se inseridas no contexto microflorístico da província Neotropical, discutida a seguir.

PROVÍNCIA MICROFLORÍSTICA NEOTROPICAL

Baseado no registro polínico mesozoico e cenozoico de angiospermas e gimnospermas, Romero (1986, 1993) dividiu a América do Sul em províncias fitogeográficas. No Paleoceno (65–56 Ma), o autor reconheceu a província *Palm* na metade norte do continente, a partir da típica dominância e diversidade exibida pelas famílias Arecaceae e Malvaceae (Bombacoideae), além de Annonaceae e Melastomataceae, entre outras. Ao sul do continente, foi distinguida a província Mista, que também contou com a presença de Arecaceae, mas com a predominância de Nothofagaceae e Podocarpaceae, além de Anacardiaceae, Combretaceae e Sapindaceae.

Durante o Eoceno (55–34 Ma), na porção norte da América do Sul, a província *Palm* foi substituída pela Neotropical, na qual Arecaceae ainda era um importante constituinte, contudo não superava em diversidade, Fabaceae, Malpighiaceae, Annonaceae, Malvaceae (Bombacoideae) e Bignoniaceae (famílias tropicais). Apresentando menor diversidade, mas ainda representativas, foram Anacardiaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Meliaceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Onagraceae, entre outras. Ainda na província Neotropical, representaram elementos secundários e pouco pronunciados, Podocarpaceae, Proteaceae e Ephedraceae. Surgiram também no Eoceno, os primeiros registros de Poaceae e Asteraceae, indicando possível modernização da flora desta província (Romero, 1993).

Ao sul, a província Mista permaneceu com sua distinta mistura de elementos tropicais, subtropicais e temperados, diminuindo-se a frequência de Arecaceae, e aumentando-se a abundância de Anacardiaceae e Sapindaceae, bem como de Nothofagaceae, Podocarpaceae, Proteaceae e Winteraceae (famílias subtropicais ou temperadas), Romero (1993).

O LIMITE EOCENO/OLIGOCENO

O sul da América do Sul e a Antártica permaneceram unidos, via península Antártica, até a abertura da Passagem de Drake (Fig. 3.1) que ocorreu aproximadamente no limite Eoceno/Oligoceno (Priaboniano/Rupeliano, 34 Ma), levando-se ao estabelecimento da corrente oceânica circumpolar Antártica (McLoughlin, 2001; Scher e Martin, 2006).

A abertura dessa passagem foi um evento chave que afetou profundamente a circulação de massas oceânicas e atmosféricas (frentes frias polares), que culminaria na primeira grande glaciação Antártica do Cenozoico, quando estabeleceu-se um período de resfriamento térmico global (Veevers *et al.*, 1991). Em decorrência, na virada para o Neógeno, as florestas úmidas progressivamente se retraíram de maneira simultânea a uma diminuição de amplitude da zona tropical, acabando por atingir os limites dos trópicos de hoje em dia (Morley, 2000). Assim, o Oligoceno (34–23 Ma) vem sendo considerado como uma época de transição entre períodos iniciais de aquecimento e os de resfriamento global, no final do Cenozoico (Zachos *et al.*, 2008).

Segundo Romero (1993), as províncias microflorísticas oligocenas foram herdadas da época anterior, com certas mudanças florísticas relacionadas às mudanças paleoclimáticas em curso; e a adição de uma terceira província detectada, denominada *Nothofagidites*, que por sua

vez ocupou o extremo sul do continente, compartilhando elementos antárticos e australianos (especialmente Araucariaceae, Myrtaceae, Nothofagaceae, Podocarpaceae e Proteaceae).

Como antes, na província Neotropical permaneceram dominantes Fabaceae, Malpighiaceae e Arecaceae. Asteraceae, Ephedraceae e Poaceae, indicativas de condições mais secas e sazonais (proporcionadas pelo resfriamento global em curso, com o início de expansão de savanas e campos) caracterizariam mais pronunciadamente esta província do final do Oligoceno em diante (Romero, 1986, 1993).

O NEÓGENO (MIOCENO–PLIOCENO)

A edificação dos Andes, cordilheira que hoje influencia fortemente a precipitação na América do Sul, foi iniciada em sua porção centro-sul durante o Eoceno médio (Fig. 3.1). O levantamento mais radical e abrupto de sua porção nordeste (Colômbia, Venezuela e adjacências) ocorreu tardiamente, do Mioceno médio ao Plioceno (Garzione *et al.*, 2008). Ainda no Mioceno médio, mares epicontinentais atravessavam o continente em uma faixa que cobria desde a Colômbia até a bacia Amazônica, indicando que este sistema moderno de drenagem teria sido estabelecido apenas recentemente (Pindell e Tabbutt, 1995).

Finalmente, como desfecho para o Neógeno, as Américas do Sul e do Norte foram reconectadas, primeiro via arco de ilhas (Mioceno, 15 Ma) e depois, através do Istmo do Panamá (Plioceno, 3,5 Ma), possibilitando o grande intercâmbio faunístico e florístico (Webb, 1991). Ao mesmo tempo, houve um severo período de glaciação global, acompanhado de um aumento de áreas mais secas, com a expansão de savanas/pradarias nas regiões tropicais, especialmente na África e na América do Sul meridional (Axelrod e Raven, 1978; Romero 1993).

CAPÍTULO 4. ESTUDOS PALEOBOTÂNICOS NAS BACIAS DE FONSECA E GANDARELA

Aqui, a literatura paleobotânica específica das bacias de Fonseca e de Gandarela é revisada, referente aos registros macro (folhas, flores e frutos) e microflorístico (palinomorfos) utilizados como ferramentas de reconstrução paleoclimática em estudos anteriores.

PALEOFLORA DA FORMAÇÃO FONSECA

Usualmente encontrados em intercalações milimétricas de siltito nos linhetos e folhelhos (Sant'Anna e Schorscher, 1997; Maizatto, 2001), os fitofósseis do tipo compressão e impressão são os mais comumente preservados nas camadas da Formação Fonseca (Gorceix, 1884; Berry, 1935; Duarte, 1956, 1958; Mello *et al.*, 2002).

Diversidade macroflorística. O conjunto macrofóssil de Fonseca conhecido é constituído quase que exclusivamente por angiospermas (Tab. 4.1), que particularmente exibem uma diversidade alta para uma paleoflora pouco estudada (Burnham e Johnson, 2004). Pínulas da pteridófita *Adiantum sp.* (Pteridaceae) e de uma Polypodiopsida não identificada são as únicas exceções (Gorceix, 1884; Oliveira-e-Silva, 1982).

Pela literatura disponível, nota-se que as folhas representam os órgãos mais abundantemente preservados e descritos em Fonseca, sendo incomuns flores e frutos, ou mesmo lenho fóssil (Tab. 4.1). Isto está de acordo com a tendência observada no registro fóssil de angiospermas, no qual compressões e impressões de folhas isoladas são muito mais comuns do que as estruturas reprodutivas (Ellis *et al.*, 2009).

Bacia de Fonseca (Formação Fonseca)

Idade: Eoceno–Oligoceno

Táxon (ou morfoespécie): Família (subfamília ou grupo):

Autor: Gorceix (1876, 1884)

 <i>Schizolobium parahyba</i>	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Mimosa calodendron</i>	Fabaceae (Mimosoideae)
 <i>Miconia</i> sp.	Melastomataceae
 <i>Miconia ligustroides</i>	Melastomataceae
 Não identificado	Poaceae (Monocotiledôneas)
 <i>Calodendrum</i> sp.	Rutaceae
 Não identificado	Polypodiopsida (pteridófitas)

Autores: Hollick e Berry (1924); Berry (1935)

 <i>Arrabidaea</i> sp.	Bignoniaceae
 <i>Jacaranda tertiaria</i> [†]	Bignoniaceae
 <i>Combretum fonsecanensis</i> [†]	Combretaceae
 <i>Terminalia maxima</i> [†]	Combretaceae
 <i>Homalanthus prenutans</i> [†]	Euphorbiaceae
 <i>Caesalpinia echinataformis</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Cassia fonsecana</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Cassia obtusatafolia</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Triptolemea tertiaria</i> [†]	Fabaceae (Papilionoideae)
 <i>Banisteria oblongifolia</i> [†]	Malpighiaceae
 <i>Cedrela campbelli</i> [†]	Meliaceae
 <i>Myrsine braziliana</i> [†]	Primulaceae
 <i>Sapindus presaponaria</i> [†]	Sapindaceae
 <i>Sapindus</i> sp.	Sapindaceae
 <i>Lobatia fonsecana</i> [†]	Sapotaceae
 <i>Siparuna preguyensis</i> [†]	Siparunaceae
 <i>Erythrochiton bahiense</i> [†]	Rutaceae

Autor: Dolianiti (1949, 1950)

 <i>Chondrodendron brasiliense</i> [†]	Menispermaceae
 <i>Luehea roxo</i> [†]	Malvaceae

Autor: Curvello (1955)

 <i>Leguminosylon piptadenoides</i> [†]	Fabaceae
---	----------

Autor: Duarte (1956, 1958, 1974)

 <i>Annona oliveirae</i> [†]	Annonaceae
 <i>Annona lamegoi</i> [†]	Annonaceae
 <i>Annona carnavali</i> [†]	Annonaceae
 <i>Oxandra emygdiana</i> [†]	Annonaceae
 Não identificado	Lauraceae
 <i>Eriotheca prima</i> [†]	Malvaceae (Bombacoideae)
 <i>Tibouchina dolianitii</i> [†]	Melastomataceae
 <i>Tibouchina santosii</i> [†]	Melastomataceae
 Não identificado	Myrtaceae

Bacia de Fonseca (...continuação)

Autor: Oliveira-e-Silva (1982)

 <i>Annona oliveirae</i> [†]	Annonaceae
 <i>Jacaranda tertiaria</i> [†]	Bignoniaceae
 <i>Combretum fonsecanensis</i> [†]	Combretaceae
 <i>Combretum crandalii</i> [†]	Combretaceae
 <i>Terminalia maxima</i> [†]	Combretaceae
 <i>Cassia adumbrata</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Cassia mirandae</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 Não identificado	Fabaceae (Mimosoideae)
 <i>Pterocarpus pararohrii</i> [†]	Fabaceae (Papilionoideae)
 <i>Eriotheca prima</i> [†]	Malvaceae (Bombacoideae)
 <i>Tibouchina dolianitii</i> [†]	Melastomataceae
 <i>Abuta duartei</i> [†]	Menispermaceae
 <i>Myrcia perfecta</i> [†]	Myrtaceae
 <i>Myrciaria abscondita</i> [†]	Myrtaceae
 <i>Vochysia cunhae</i> [†]	Vochysiaceae
 Não identificado	Monocotiledôneas
 <i>Adiantum</i> sp.	Pteridaceae (pteridófitas)

Bacia de Gandarela

Idade: Eoceno–Mioceno

Táxon (ou morfoespécie): Família (subfamília ou grupo):

Autor: Gorceix (1884)

 Não identificado	Fabaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Rubiaceae e Sapindaceae.
 <i>Ficus</i> sp.	Moraceae

Autores: Duarte e Mello-Filha (1980)

 <i>Blechnum</i> sp.	Blechnaceae (pteridófitas)
 <i>Licania angustata</i>	Chrysobalanaceae
 <i>Licania gandarelensis</i> [†]	Chrysobalanaceae
 <i>Hirtella perfecta</i> [†]	Chrysobalanaceae
 <i>Cassia adumbrata</i> [†]	Fabaceae (Caesalpinioideae)
 <i>Myrciaria abscondita</i> [†]	Myrtaceae
 <i>Dictyoloma beckeri</i> [†]	Rutaceae
 <i>Sapindus ferreirai</i> [†]	Sapindaceae
 <i>Qualea incisa</i> [†]	Vochysiaceae

Legenda macrofósseis vegetais:

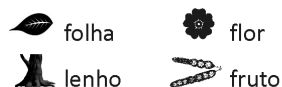


Tabela 4.1. Lista de macrofitofósseis reportados para as bacias de Fonseca e Gandarela (Minas Gerais). Em **negrito**, nomes que corresponderam a uma nova morfoespécie descrita na referida publicação. (†) morfoespécie extinta.

As “dicotiledôneas” são o grupo mais diverso (Tab. 4.1), registrando-se pelo menos 18 famílias dentre magnoliídeas (Annonaceae, Lauraceae e Siparunaceae) e eudicotiledôneas: Menispermaceae, rosídeas fabídeas (Euphorbiaceae, Fabaceae e Malpighiaceae), rosídeas malvídeas (Combretaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Myrtaceae, Rutaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae), e asterídeas (Bignoniaceae, Primulaceae e Sapotaceae).

Impressões de uma gramínea não identificada, semelhante ao “caniço que cresce em pântanos” (Gorceix, 1884) e de filódios opostos de uma commelinídea indeterminada (Oliveira-e-Silva, 1982) são os possíveis registros da presença de Monocotiledôneas. Em adição, há a descrição do lenho fóssil *Leguminoxylon piptadenoides* (Fabaceae) por Curvello (1955).

Considerando-se apenas os táxons identificados em nível genérico e excluindo-se também os registros de ocorrência informal (que carecem de descrição detalhada), verifica-se um total de 33 morfoespécies de dicotiledôneas em Fonseca (Tab. 4.1).

Na Figura 4.1A–C estão reproduzidos alguns macrofósseis selecionados que exemplificam morfoespécies extintas de Fonseca baseadas em folhas isoladas: *Chondrodendron brasiliense*, Menispermaceae (Dolianiti, 1949), *Terminalia maxima*, Combretaceae, e *Caesalpinia echinataformis*, “Caesalpinioideae”-Fabaceae (Berry, 1935). Apenas *Eriotheca prima* (Fig. 4.1D), uma flor masculina de Bombacoideae-Malvaceae (Duarte, 1974) e *Pterocarpus pararohrii*, um fruto alado atribuído a Papilionoideae-Fabaceae (Oliveira-e-Silva, 1982) foram descritos através de órgãos reprodutivos (Tab. 4.1).

Nesta paleoflora, notável é a diversidade das eudicotiledôneas rosídeas, contando com 23 morfoespécies (cerca de 70% do total de 33), dentre rosídeas fabídeas (09, distribuídas nas ordens Fabales e Malpighiales) ou malvídeas (14, distribuídas em Malvales, Myrtales e

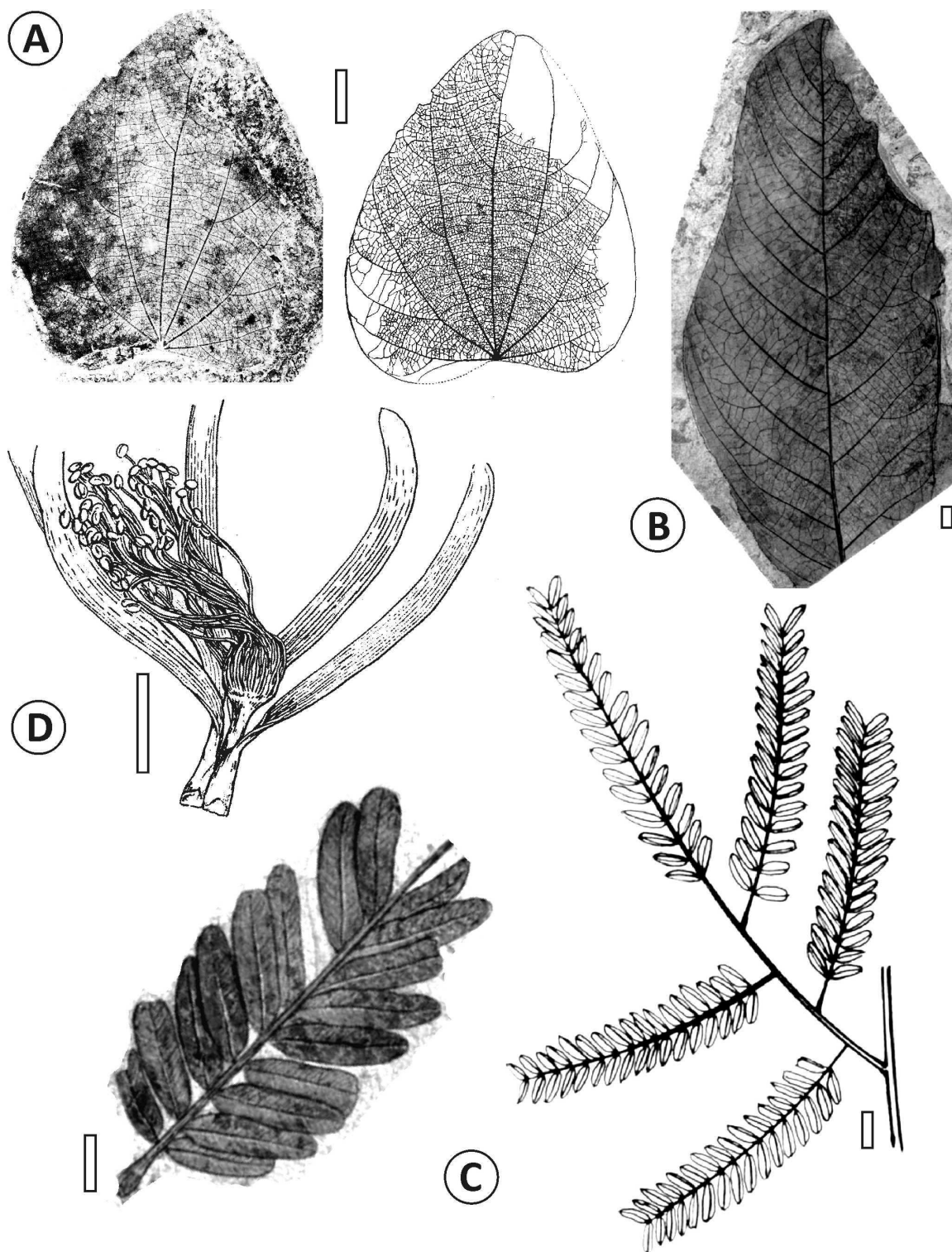


Figura 4.1. Morfoespécies de angiospermas selecionadas da Formação Fonseca: **A.** *Chondrodendron brasiliense*†; **B.** *Terminalia maximat*†; **C.** *Caesalpinia echinataformis*†; e **D.** *Eriothea primat*†. No caso das folhas, notar o caráter incompleto seja pela preservação ou pela herbivoria (p. ex. ausência das extremidades e/ou pecíolos) Fotografias e desenhos reproduzidos de: **A.** Dolianiti (1949), **B–C.** Berry (1935), e **D.** Duarte (1974). Barras de escala = 10 mm.

Sapindales). A maior diversidade de famílias foi detectada justamente no subconjunto das rosídeas malvídeas (oito famílias: Combretaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Myrtaceae, Rutaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae), (Tab. 4.1).

Este panorama da diversidade taxonômica de Fonseca está de acordo com o que já fora relatado na literatura. Segundo Gorceix (1884), sua vegetação fóssil deve ter sido tão diversa (“considerável”, nas palavras do autor) quanto à atual na região. Ali teriam predominado melastomatáceas e mimosáceas (rosídeas malvídeas e fabídeas, respectivamente), sendo que as últimas “abundavam extraordinariamente na forma de folíolos e ramos inteiros” (Gorceix, 1884). A alta diversidade e abundância de Fabaceae (especialmente “Caesalpinioideae”) em relação às outras dicotiledôneas confirmam-se pelo grande número de morfoespécies descritas (cinco ao todo) em *Caesalpinia* e *Cassia* (Berry, 1935; Dolianiti, 1948; Oliveira-e-Silva, 1982), embora tais identificações necessitem de revisão.

Diversidade microflorística. Em análises palinológicas preliminares de siltitos/linhitos da Bacia de Fonseca, Sommer e Lima (1967) indicaram a presença de esporos de Schizaeaceae, grãos-de-pólen de gimnospermas (Podocarpaceae) e de angiospermas (Begoniaceae, Combretaceae, Fabaceae e Menispermaceae).

Em um estudo palinológico com linhitos da Bacia de Fonseca, Lima e Salard-Cheboldaëff (1981) identificaram grande variedade de esporos e grãos-de-pólen, detalhados a seguir, que subsidiaram a datação bioestratigráfica da Formação Fonseca.

Considerável diversidade e abundância de esporos de Filicopsida (p. ex. *Cicatricosisporites* e *Laevigatosporites*) confirmaram a presença de Anemiaceae, Polypodiaceae e Schizaeaceae. Em gimnospermas, foram detectados apenas grãos-de-pólen de Cycadaceae

(*Cycadopites*) e de Ephedraceae (*Ephedripites*). As angiospermas, por sua vez, exibiram a maior diversidade da assembleia polínica, sendo reconhecidos 23 tipos dentre monocotiledôneas (01) e eudicotiledôneas (22). Dos grãos com afinidades determinadas, foram identificadas 09 famílias: Arecaceae (*Spinizonocolpites echinatus*, relacionado ao gênero atual *Nipa*), Caprifoliaceae, Clusiaceae, “Caesalpinioideae”-Fabaceae (*Striatopollis bellus*), Malpighiaceae, Polygalaceae, Proteaceae (*Proteacidites*), Rubiaceae (*Cricotriporites*, relacionado a *Randia*) e Solanaceae (Lima e Salard-Chebouldaeff, 1981).

Maizatto (2001) e Maizatto *et al.* (2008) também conduziram um extenso estudo palinológico em linhitos, siltitos e argilitos da Formação Fonseca, com o objetivo principal de determinar seu arcabouço biocronoestratigráfico.

Dentre os fungos, foram detectados esporos dispersos (p. ex. *Dicellaesporites* e *Tetraploa*) além de ascomas isolados de *Phragmothyrites eocenica* (Microthyriaceae). Esporos de fungos foram especialmente abundantes nas amostras neoecenas, atingindo até 18% da frequência de palinomorfos ($n_{\text{total}} = 300/\text{amostra}$), declinando para 3% nas oligocenas. A presença de *Botryococcus braunii* foi marcante em ambos os intervalos, representando 43–78% do total de palinomorfos/amostra (Maizatto, 2001).

Em Filicopsida, foi observada grande diversidade de esporos relacionados à Anemiaceae (*Cicatricosisporites dorogensis*, afim dos gêneros modernos *Anemia* e *Mohria*), Blechnaceae (*Verrucatosporites*), Polypodiaceae (*Laevigatosporites* e *Polypodiaceoisporites*) e Schizaeaceae (*Appendicisporites* e *Plicatella*). Não muito abundantes, contribuíram com apenas 1–3% dos palinomorfos por amostra, não variando em relação ao intervalo de tempo (Maizatto, 2001).

As gimnospermas foram representadas por grãos-de-pólen bissacados de Podocarpaceae (*Dacrydiumites florinii*, sinônimo de *D. praecupressinoides* (Couper) Truswell relacionado à espécie atual *Dacrydium cupressinum*, e *Podocarpidites marwickii* Couper, relacionado aos gêneros modernos *Podocarpus* e *Prumnopitys*, Raine *et al.*, 2011), com frequências de 3–4% em amostras neoeocenas, mas 5–24% nas oligocenas (Maizatto, 2001), sugerindo modificações paleoclimáticas no intervalo na Bacia de Fonseca (Maizatto *et al.*, 2008).

Grãos-de-pólen de angiospermas, apenas superados em abundância pela alga *Botryococcus*, exibiram frequências entre 16–25% nas amostras neoeocenas, e de 10–34% nas oligocenas, além de apresentarem a maior diversidade (41 tipos), conforme Maizatto (2001).

Os grãos de afinidades determinadas foram assinalados a 16 famílias de angiospermas, dentre monocotiledôneas e eudicotiledôneas: Arecaceae (*Arecipites* e *Psilamonocolpites medius*, o último relacionado ao gênero moderno *Geonoma*, indicador ecológico de florestas de terras baixas, Hoorn, 1993), Proteaceae (*Proteacidites dehaani*, relacionado a *Gevuina*), Gunneraceae, Ulmaceae, “Caesalpinioideae”-Fabaceae (*Striatricolpites catatumbus*; *Margocolporites vanwijhei*, semelhante a *Caesalpinia coriaria* ou *C. bonduc*, indicadores de vegetação costeira, Germeraad *et al.*, 1968), Mimosoideae-Fabaceae (*Polyadopollenites myriosporites*, indicador de florestas de terras baixas, Dueñas, 1980), Polygalaceae, Cunoniaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Malvaceae (Bombacoideae: *Retitricolpites* aff. *bendeensis*, *Bombacacidites clarus* e *Bombacacidites bombaxoides*), Onagraceae, Myrtaceae (*Syncolporites poricostatus*, indicador de florestas submontanas e de terras baixas, VanHoeken-Klinkenberg, 1966), Sapotaceae, Rubiaceae (*Retitricolporites annulatus*, relacionado a

Mitragyna, hoje ocorrente em florestas pantanosas da África ocidental tropical, Hepper, 1994), Solanaceae e Asteraceae.

Em resumo, análises palinológicas revelaram a variedade microflorística da Formação Fonseca caracterizada por samambaias (Anemiaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae e Schizaeaceae), gimnospermas (Cycadaceae, Ephedraceae e, sobretudo, Podocarpaceae) e angiospermas, que por sua vez, exibiram altíssima diversidade com 21 famílias reconhecidas (Sommer e Lima, 1967; Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; e Maizatto, 2001), das quais 20 são de eudicotiledôneas. Acompanhando a mesma tendência exibida pelo conjunto macroflorístico de Fonseca, foram predominantes as rosídeas fabídeas ou malvídeas (com 12 famílias), seguidas pelas asterídeas (05) e pelas eudicotiledôneas basais (03: Menispermaceae, Proteaceae e Gunneraceae).

O contexto da microflora da Formação Fonseca, descrito acima, está de acordo com o cenário paleoflorístico proposto a partir do registro microflorístico sul-americano durante o final do Paleógeno. Das 21 famílias angiospérmicas ocorrentes em Fonseca, 18 são diagnósticas da província eocena *Neotropical*, que cobriu vasta porção ao norte da América do Sul e a leste do Brasil (Romero, 1993). Destacaram-se nesta província Fabaceae (“Caesalpinioideae” e Mimosoideae), Malpighiaceae, Malvaceae (Bombacoideae) e Arecaceae, além de Asteraceae, cujo registro indicaria uma modernização das floras sul-americanas em relação à província anterior *Palm*, dominada por arecáceas (Romero, 1993).

Interessante notar que certas famílias, que não foram exclusividades da província *Neotropical* (tais como Podocarpaceae, Proteaceae e Myrtaceae, muito características das províncias sul-americanas mais austrais *Mista*, do Eoceno–Oligoceno, e *Nothofagidites*, do

Oligoceno, Romero, 1993), também foram detectadas em Fonseca, indicando que, mesmo isoladas por um possível cinturão de aridez (Ziegler *et al.*, 2003), aquelas províncias em certos momentos tiveram conexões facilitadas, o que permitiu a entrada daqueles elementos de origem austral na província *Neotropical*.

Reconstruções paleoambientais e paleoclimáticas. Baseado no conjunto de macrofósseis da Formação Fonseca que havia identificado, Berry (1935) foi o primeiro autor a diagnosticar que se tratava de uma assembleia tropical, sendo que a maioria das folhas provinha de uma vegetação tropical úmida. Berry (1935) salientou que era notável a presença de gêneros que, em floras modernas, estariam bem representados em ambientes costeiros (praias) ou associados a manguezais (p.ex. *Combretum*, *Sapindus* e *Terminalia*).

Oliveira-e-Silva (1982), por sua vez, através de uma análise fisionômica dos macrofósseis de Fonseca, verificou que, do total de 16 morfoespécies de folhas dicotiledôneas reconhecidas, 81% apresentavam margens inteiras; 60% eram mesófilas a macrófilas, 24% portavam organização foliar composta, e dentre as que possuíam a extremidade distal preservada, 63% exibiam ápice agudo. Então, Oliveira-e-Silva (1982) apontou que a vegetação de Fonseca teria vivido sob um clima tropical de pouca umidade, de pronunciadas estações secas e ventos fortes.

Já a partir da comparação taxonômica e da distribuição ecológica de espécies modernas, Oliveira-e-Silva (1982) argumentou que a maioria das famílias ocorrentes em Fonseca possui análogos modernos que justamente compõem fisionomias subxerófitas como os cerrados. Para Oliveira-e-Silva (1982), os táxons modernos equivalentes aos fósseis de folhas, flores e frutos de Fonseca, pertenceriam a famílias tipicamente encontradas nos atuais cerrados brasileiros, tais como Fabaceae (*Senna multijuga*, “*Caesalpinioideae*”, além de Mimosoideae e *Pterocarpus*

rohrii, Faboideae), Annonaceae (*Annona marcgravii*), Vochysiaceae (*Vochysia elliptica*), Malvaceae (*Eriotheca*, Bombacoideae), Melastomataceae (*Tibouchina maximiliana*), Myrtaceae (*Myrciaria trunciflora*, *Myrcia splendens*), Bignoniaceae (*Jacaranda*), entre outras. Então, Oliveira-e-Silva (1982) concluiu a favor de que o tipo de vegetação de Fonseca teria sido a de um cerrado.

Usando como ferramentas os esporos e grãos-de-pólen na forma de indicadores taxonômicos de Fonseca, Lima e Salard-Cheboldaeff (1981) inferiram que a presença do monocolpado *Spinizonocolpites echinatus* (relacionado ao moderno *Nipa*, Arecaceae) seria um forte indicador ecológico da deposição da bacia em terras baixas e próxima da região litorânea; enquanto que, a abundância e diversidade de esporos de pteridófitas e de fungos, claramente indicariam condições de alta umidade.

Também com base na análise palinológica, Maizatto (2001) traçou as principais variações paleoclimáticas ocorridas entre o Neoeoceno ao Eoligoceno na região do Quadrilátero Ferrífero. No Neoeoceno teriam predominado condições quentes e úmidas, evidenciadas pela associação de grãos-de-pólen monocolpados de palmeiras (*Arecipites* e *Psilamonocolpites*) e esporos de pteridófitas (*Deltoidospora*, *Leiotriletes*, *Polypodiaceoisporites*, e *Verrucatosporites*). Próximo ao final do Neoeoceno, oscilações climáticas foram observadas, indicando o início da instalação de condições mais frias, que predominaram, posteriormente, no Oligoceno. Condições subtropicais teriam favorecido o desenvolvimento de uma paleoflora oligocena de gimnospermas (Podocarpaceae), sugerido pela expressiva frequência de bissacados (*Dacrydiumites* e *Podocarpidites*). Esta evolução climática da transição do Paleógeno para o Neógeno coincidiria

com aquela sugerida para outras bacias do sudeste (de São Paulo, Taubaté, Bonfim e Resende) indicando um contexto de caráter regional (Maizatto *et al.*, 2008).

Em adição, por não ter detectado *Spinizonocolpites*, Maizatto (2001) discordou da interpretação sugerida por Lima e Salard-Chebouldaeff (1981) de que a deposição da Bacia de Fonseca teria acontecido próxima do ambiente litorâneo. Contudo, certos grãos-de-pólen identificados por Maizatto (2001), tais como *Margocolporites vanwijhei* (“Caesalpinioideae”-Fabaceae) e *Psilastephanocolporites malacanthoides* (Sapotaceae) já foram interpretados como indicadores de florestas e savanas costeiras (p. ex. em Germeraad *et al.*, 1968).

Avaliando preliminarmente o conjunto de macrofósseis da Formação Fonseca disponível na literatura, Burnham e Johnson (2004) compilaram 31 morfoespécies de “dicotiledôneas”, das quais 26 puderam ser avaliadas quanto à margem e 19 quanto ao tamanho foliar. Segundo os autores, 92% representaram morfoespécies com margens inteiras, ao passo que o valor médio da área laminar foi de cerca de 3.700 mm², valores considerados altos para uma paleoflora ainda pouco estudada. Usando regressões lineares simples apresentadas por Wilf *et al.* (1998), derivadas de dados fisionômicos foliares e climáticos modernos, Burnham e Johnson (2004) assinalaram que aquele tamanho foliar médio predizia uma média anual de precipitação ao redor de 1.200 mm. Todos estes indicadores preliminares em Fonseca apontariam para uma riqueza de espécies relativamente alta em uma paleoflora tropical, que teria vivido sob condições de temperaturas quentes associadas a abundantes precipitações (Burnham e Johnson, 2004).

PALEOFLORA DA BACIA DE GANDARELA

Os fitofósseis de Gandarela são geralmente encontrados em folhelhos e intercalações de argilitos cinzentos, na forma de impressões incarbonificadas (Duarte e Mello-Filha, 1980), embora também ocorram menos frequentemente, em camadas argilosas esbranquiçadas, nas quais o tipo de preservação está restrito a impressões (material analisado no presente estudo).

Diversidade macroflorística. Exceto pela descrição de uma pina de *Blechnum* (Blechnaceae, Polypodiopsida), todo o conjunto de Gandarela é constituído por angiospermas. Gorceix (1884) e Duarte e Mello-Filha (1980) registraram a presença de Chrysobalanaceae, Fabaceae (“Caesalpinioideae”), Lauraceae, Melastomataceae, Moraceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae (Tab. 4.1). Ao todo 08 morfoespécies (dentre extintas e modernas) foram formalmente descritas através apenas do órgão foliar (Tab. 4.1), com exceção de *Dictyoloma beckeri* (Rutaceae), erigida com base tanto em folíolos quanto em uma semente reniforme de testa alada (Duarte e Mello-Filha, 1980).

A mesma tendência de alta representatividade de eudicotiledôneas rosídeas em Fonseca é também observada em Gandarela. Todas as 08 morfoespécies (Tab. 4.1) foram identificadas em famílias de rosídeas fabídeas (Chrysobalanaceae e Fabaceae) ou malvídeas (Myrtaceae, Rutaceae, Sapindaceae e Vochysiaceae).

Diversidade microflorística. Em análise palinológica de linhitos de Gandarela, Lima e Salard-Chebouldaeff (1981) distinguiram 21 tipos de palinomorfos (05 esporos + 16 grãos-de-pólen/tétrades). As pteridófitas foram relativamente diversas, na forma de esporos de Anemiaceae (*Cicatricosisporites dorogensis*), Lygodiaceae (*C. paradorogensis*, relacionado a *Lygodium*), Polypodiaceae (*Laevigatosporites* e *Verrucatosporites tenellis*) e Schizeaceae

(*Leiotriletes*). Gimnospermas estiveram representadas pelo bissacado *Podocarpidites* (Podocarpaceae).

Dentre os grãos de angiospermas identificados foram reconhecidas 08 famílias, entre monocotiledôneas (*Psilamonocolpites*, *Retimonocolpites* e *Spinizonocolpites echinatus*, Arecaceae) e eudicotiledôneas: Cannabaceae, Meliaceae (*Stephanocolporites laevigatus*), Malpighiaceae (*Perisyncolporites pokorny*, indicador de florestas de terras baixas, Germeraad *et al.*, 1968), Malvaceae (*Bombacacidites bombaxoides*, Bombacoideae), Myrtaceae (*Syncolporites* e *Tricolporites*), Onagraceae e Polygalaceae (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981).

Pinto e Regali (1990) e Maizatto (1997) analisaram linhitos, folhelhos, arenitos e argilitos de Gandarela, apresentando uma lista de palinomorfos muito similar àquela da Bacia de Fonseca. Zigósporos de *Zygnema* (Zygophyceae) e colônias de *Botryococcus braunii* (Chlorophyceae) representaram as microalgas, abundantes especialmente na fácies linhitos. Esporos de Filicopsida foram atribuídos a Anemiaceae (*Cicatricosisporites dorogensis*), Blechnaceae (*Verrucatosporites usmensis*), Dicksoniaceae (*Cyatheacidites annulatus*, relacionado ao atual *Lophosoria*), Lygodiaceae (*Crassoretitriletes vanraadshooveni*) e Polypodiaceae (*Laevigatosporites ovatus*), Maizatto (1997).

Em gimnospermas, foi reconhecida uma expressiva variedade de bissacados, maior do que a de Fonseca, e também relacionados à Podocarpaceae: *Podocarpidites marwiickii*, *Podocarpidites* (tipos A, B e C), *Dacrydiumites florinii* e *Parvisaccites* sp. Em angiospermas, foram distinguidos 21 tipos de grãos-de-pólen, identificados em 16 famílias, dentre monocotiledôneas (*Psilamonocolpites medius*, Arecaceae e *Monoporites annulatus*, Poaceae) e eudicotiledôneas: Proteaceae (*Proteacidites dehaani*), Gunneraceae, Clusiaceae, Ulmaceae, Fabaceae

(*Margocolporites vanwijhei*, *Striatricolpites catatumbus*, “Caesalpinioideae”; *Polyadopollenites myriosporites*, Mimosoideae; e *Psilatricolporites* sp.1, Papilionoideae), Polygalaceae, Euphorbiaceae, Malpighiaceae, Malvaceae (*Retitricolpites* aff. *bendeensis*, Bombacoideae; *Echiperiporites estelae*, Malvoideae), Onagraceae, Myrtaceae (*Syncolporites poricostatus*), Rubiaceae (*Retitriporites boltenhagenii*), Solanaceae e Asteraceae (*Echitricolporites spinosus*, relacionado ao gênero moderno *Espeletia*, indicador ecológico de vegetação aberta, Germeraad *et al.*, 1968), (Pinto e Regali, 1990; Maizatto, 1997).

Mesmo com a presença de certas asterídeas, nota-se novamente a alta representatividade de eudicotiledôneas com afinidades rosídeas fabídeas e malvídeas na microflora Gandarela (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Pinto e Regali, 1990; Maizatto, 1997), tendência também observada em sua assembleia de macrofósseis. Ambos os registros (macro e microflorístico) tanto de Fonseca quanto de Gandarela compartilham desta mesma tendência.

Reconstruções paleoclimáticas e paleoambientais. Por dados palinológicos, Pinto e Regali (1990) e Regali (1992) confirmaram a origem lacustre dos depósitos da Bacia de Gandarela, uma vez que quantidades maciças de *Botryococcus braunii* e *Zygnema*, além da presença de dinoflagelados dulciaquícolos, povoaram toda a sequência Eoceno Superior–Mioceno. A microflora de Gandarela indicaria um clima tropical úmido no Neoeoceno. A partir daí, apareceriam os primeiros sinais de resfriamento, pelo incremento de bissacados (gimnospermas) no Oligoceno, tornando novamente a cair em frequência pelo Eomioceno, indícios de uma retomada de condições quentes e úmidas (Regali, 1992).

Em um primeiro momento, Pinto e Regali (1990) sugeriram que o aparecimento dos bissacados (sobretudo no Oligoceno) e a sua frequência maciça nas bacias continentais do

sudeste estaria relacionada à influência regional da altitude, pela proximidade com as serras do Mar e da Mantiqueira, por exemplo. Entretanto, a área de ocorrência dessa microflora de bissacados foi muito extensa (atingindo até o extremo sul da América do Sul), e na hipótese de Pinto e Regali (1990), isto estaria relacionado a um resfriamento em escala global e, portanto, um evento ligado à latitude.

As reconstruções anteriores foram corroboradas por estudos palinológicos posteriores (Maizatto, 1997, 2001): assim como evidenciado na Formação Fonseca, condições quentes e úmidas predominaram no Neoceno (associação de pólenes de Arecaceae e esporos de pteridófitas). Um resfriamento prevaleceu a partir do final do Neoceno, mantendo-se no Oligoceno, durante o qual condições subtropicais permitiram o desenvolvimento de uma expressiva microflora de bissacados (Podocarpaceae). Um novo contexto climático se configurou a partir do Eoceno, representado exclusivamente na Bacia de Gandarela, período no qual retornaram as condições paleoclimáticas mais quentes. Observou-se então, a substituição da microflora subtropical dominada por Podocarpaceae por uma vegetação de mata aberta, representada por grãos-de-pólen de Poaceae (*Monoporites annulatus*) e de Asteraceae (*Echitricolporites spinosus*), Maizatto *et al.* (2008).

Capítulo 5. Análise da Arquitetura foliar (estudo paleoflorístico)

O presente capítulo define os materiais e métodos utilizados na presente análise, e na sequência, apresenta os resultados obtidos a partir deste estudo paleoflorístico que descreve a arquitetura das folhas fósseis preservadas nos conjuntos de Fonseca e Gandarela.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material da Formação Fonseca. O conjunto de amostras aqui analisado é constituído por folhelhos cinza claro a escuro com laminações plano-paralelas bem desenvolvidas. As compressões incarbonificadas e/ou impressões de folhas estão preservadas nas intercalações milimétricas de siltito ou em lâminas delgadas de areia fina, ambas contendo quartzo e mica.

Os espécimes preservam folhas geralmente incompletas, sem ápice e/ou base (durante a prospecção, as extremidades da folha comumente são rompidas por causarem pequenas interrupções no plano de acamamento, Burnham e Johnson, 2004). Seu estado original de preservação é variável, de relativamente intacto quando preservado em matriz siltosa (com pouca ou nenhuma decomposição, preservando-se detalhes como nervuras de última ordem e anatomia epidérmica), a pouco preservado quando em matriz arenosa fina (no máximo até 3ª ordem de nervação). Em adição, alguns espécimes apresentaram: danos pela ação de herbívoros (ou outros agentes), e/ou fungos epifoliares preservados nas superfícies cuticulares.

O material aqui estudado encontra-se depositado nos seguintes acervos científicos: (1) Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCTer-DNPM, 9º distrito, Rio de Janeiro), sob numeração DGM-Pb, com uma coleção volumosa e de grande

importância histórica pertencente à antiga Divisão de Geologia e Mineralogia, coletada por A. M. Campbell (em 1918), J. Miranda e A.N. da Cunha (em 1942) e A.N. da Cunha e E. Dolianiti (em 1943); e (2) Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ, Rio de Janeiro), amostras sob numeração UFRJ-Pb, coletadas por C. Limeira e L.P. Bergqvist (em 1998, segundo os dados de coleta, oriundas do córrego Carvão de Pedra, ± 2 km a NE de Fonseca, MG, em área do projeto TOGO, *Cenibra*).

O material coletado durante os trabalhos de campo do presente estudo (em afloramentos no córrego da Chácara, distrito de Fonseca, ver Capítulo 2) foi depositado na coleção do Instituto de Geociências (DGRN, IG) da UNICAMP, sob numeração CPE1.

Material da Bacia de Gandarela. Seu conjunto está representado por argilitos maciços de coloração branca (possivelmente caulinitas, contendo fração areia em sua matriz). Todas as lâminas foliares, geralmente incompletas (sem base e/ou ápice), estão preservadas apenas como impressões, sendo que às vezes, o contorno de suas margens e nervuras encontra-se oxidado (cor amarela ocre). Devido ao tipo de preservação, a nervação comumente revela no máximo até a 3ª ordem, sem detalhes mais finos. Adicionalmente, certas folhas apresentaram danos por herbivoria ou outros agentes.

As amostras de Gandarela estão depositadas no já referido acervo do Departamento de Geologia da UFRJ, sob numeração UFRJ-Pb, coletadas por L. Duarte (em 1969, em antiga lavra de linhito com intercalações de folhelho e argilas, próxima a lagoa do Metro, na estrada não pavimentada que liga a propriedade da fazenda Gandarela, ± 32 km a leste de Rio Acima, MG).

Análise macroscópica da arquitetura foliar. Para a análise e documentação digital foram utilizados estereomicroscópio *Carl Zeiss Stemi-SV6* com câmera digital *AxioCam MRC-5C* (e

software *AxioVision40 v.4.8.1.0* e câmera-clara (visando a ilustração em detalhes) acopladas, além de câmeras digitais *OptioPentax* e *Sony Professional Shot* do Laboratório de Paleohidrogeologia do DGRN, IG (UNICAMP). Para a mensuração foram utilizados paquímetro (comprimento e largura, mm) e ferramenta disponível no software *AxioVision40* (área, mm²).

Adotando-se a terminologia da arquitetura foliar de “dicotiledôneas” proposta nos manuais de Hickey (1973, 1979), Dilcher (1974), Ash *et al.* (1999) e Ellis *et al.* (2009), as folhas fósseis e atuais foram descritas a partir de:

(1) *Características gerais*: inserção, arranjo, organização, pecíolo, posição de inserção laminar, tamanho laminar, proporção laminar comprimento/ largura, forma laminar, simetria medial, simetria da base, tipo de margem, ângulo e forma do ápice, características do ápice terminal, ângulo e forma da base, lobos, textura superficial, presença de estruturas epidérmicas superficiais, tais como glândulas, tricomas (indumento) ou pontos escuros.

(2) *Características da nervação*: categoria da nervura primária; nervuras basais; nervuras agróficas/pectinadas; categoria, espaçamento e ângulo das nervuras secundárias*; nervuras intersecundárias; categoria, curso, ângulo em relação à nervura primária e variabilidade das nervuras terciárias; categoria das nervuras quaternárias e de quinta ordem; padrão areolar; nervuras de terminação livre; e nervação última marginal.

(*) Conforme Ellis *et al.* (2009), para se descrever o tipo de nervura 2^{ária} recomenda-se examinar a porção média da lâmina. Não há relação obrigatória entre o curso da nervura 2^{ária} e o tipo de margem (p. ex. nervuras *craspedódromas* podem também ocorrer em margens não denteadas). Quando as nervuras 2^{árias} claramente alcançam a margem, são descritas como *craspedódromas*. Se não atingem a margem e perdem calibre por atenuação ao longo do curso, são ditas *eucamptódromas*. Se não atingem a margem, mas formam arcos proeminentes de espessura 2^{ária}, são ditas *broquidódromas* (incluindo aqui o subtipo nervura *intramarginal*, quando as *broquidódromas* formam arcos marginais de curvatura pouco pronunciada que se unem ao longo de um eixo vertical, formando-se uma nervura única coletora e paralela à margem, como frequentemente observado, por exemplo, em folhas de *Myrtaceae*, Landrum e Kawasaki, 1997). Podem ser observados mais do que um tipo (padrão misto) numa mesma folha (p. ex. *broquidódromas-eucamptódromas*).

(3) *Características dos dentes na margem*: espaçamento, número de ordens e número de dentes por centímetro, forma do *sinus*, forma do dente, e nervação do dente.

(4) *Características do indumento*: quando preservadas, foram descritas de acordo com a terminologia específica disponível na literatura pertinente (assim como a descrição anatômica da epiderme foliar, durante a análise microscópica apresentada mais adiante).

A abordagem metodológica focada por Ellis *et al.* (2009) visa a identificação sistemática de caracteres informativos de folhas de angiospermas atuais que permitam reconhecer afinidades taxonômicas com base somente em folhas fósseis isoladas. Características foliares podem ou não oferecer evidências conclusivas das afinidades de gênero ou de níveis superiores de angiospermas viventes (Ellis *et al.*, 2009), mas permitem distinguir táxons proximamente relacionados quando padrões consistentes de organização da arquitetura são reconhecidos (Hickey, 1979). A análise combinada da arquitetura foliar com as características epidérmicas preservadas nas cutículas fósseis é uma poderosa ferramenta na identificação, gerando-se informações taxonômicas seguras que subsidiam reconstruções paleoclimáticas (Dilcher, 1974).

Adicionalmente, danos nas folhas fósseis decorrentes da ação de herbívoros (ou de outros agentes, tais como fungos) foram descritos conforme guia de Labandeira *et al.* (2007).

Na presente tese, a nomenclatura e as circunscrições dos grupos, ordens e famílias de angiospermas seguem a classificação filogenética de APG III (2009), ver Apêndice 4 (Volume II).

Morfotipificação. De posse dos dados descritivos e morfométricos, foi feita a categorização por morfotipos, que consiste em separar as folhas fósseis em subconjuntos baseados em características arquiteturais compartilhadas. O morfotipo é tratado como uma categoria taxonômica informal, independente do sistema de nomenclatura botânica, e útil em

estudos bioestratigráficos ou paleoecológicos, tal como a reconstrução paleoclimática. Embora muitos (ou a maior parte) dos morfotipos provavelmente sejam equivalentes a espécies biológicas, os mesmos têm a circunscrição mais limitada devido a sua forma preservada, e não devem ser considerados como equivalentes exatos de espécies modernas (Ash *et al.*, 1999).

A identificação taxonômica por morfotipos corresponde a uma ferramenta de aproximação limitada da provável afinidade e do hábito da planta fóssil, não sendo possível confirmá-los precisamente na maior parte dos casos, já que comumente as folhas fósseis, organicamente desconectadas, carecem de características morfológicas diagnósticas (filotaxia, glândulas e outras estruturas epidérmicas), ou mesmo quando presentes, muitas vezes são compartilhadas convergentemente entre várias famílias. Estes problemas são especialmente acentuados para as angiospermas, devido a sua grande diversidade e plasticidade fenotípica de suas folhas desde o Cretáceo até o recente (Wilf, 2008). Em uma abordagem conservadora, como aquela adotada por Wing *et al.* (2009), as identificações dos morfotipos representam então apenas uma sugestão taxonômica preliminar (“*best guess*”) que pode não ser a real afinidade do fitofóssil. Estudos mais aprofundados (com base na anatomia epidérmica, por exemplo), quando possíveis, podem auxiliar na resolução destas dúvidas.

Para fins nomenclaturais, no Código Internacional de Nomenclatura Botânica de Vienna (2006) as entidades fósseis são tratadas como morfotáxons, uma vez que elas compreendem somente uma parte, um estágio de vida, ou ainda um estado de preservação de toda a planta fóssil representada pelo correspondente tipo nomenclatural (McNeill *et al.*, 2006).

Após a preparação do material e catalogação dos espécimes, Ash *et al.* (1999) sugerem iniciar a morfotipificação pela classificação com base em categorias amplas e usualmente

estáveis: tipo de margem (denteada ou inteira), tipo de nervuras 1^{ária} e 2^{árias}, e a presença (ou ausência) de lobos. Posteriormente, outras características (tais como tipo de nervuras 3^{árias} até de 5ª ordem, tipo de dente, forma ou tamanho foliar) podem ser utilizadas como subcategorias.

Análise microscópica da cutícula fóssil (fungos epifoliales). Objetivando-se a análise anatômica da cutícula fóssil (conforme Dilcher, 1974), fragmentos de material superficial (5 mm, parte ou contraparte dos espécimes) foram mecanicamente extraídos e quimicamente tratados (HF 15%). As cutículas foram então clareadas (KOH 10%), montadas em lâmina e analisadas sob microscópio biológico *Carl Zeiss*, no referido laboratório. Contudo, neste caso o método revelou-se eficaz apenas para os fungos epifoliales, as únicas estruturas remanescentes nas cutículas após o tratamento químico, não sendo detectados tricomas ou outras células epidérmicas. A descrição e taxonomia de frutificações de fungos fósseis epifoliales (ou epífilos), sobretudo Microthyriaceae, está baseada em Dilcher (1965), Germeraad (1979) e Kalgutkar e Jansonius (2000).

Análise sob MEV da anatomia epidérmica foliar. Espécimes contendo folíolos de Fabaceae em delgadas lâminas de siltito da Formação Fonseca foram analisados sob estereomicroscópio, verificando-se que em suas superfícies estavam impressos detalhes anatômicos excepcionalmente preservados. Pequenos fragmentos daqueles folíolos foram mecanicamente extraídos, montados em *stubs* e metalizados (Au) para as análises epidérmicas sob microscópio eletrônico de varredura (MEV), conduzidas no Laboratório de Microscopia eletrônica do Instituto de Geociências (UNICAMP).

Em adição, com o objetivo de subsidiar comparações anatômicas e/ou morfológicas com material moderno herborizado, folíolos de *Senna multijuga* (Rich.) HS Irwin e Barneby (e

variedades) e de *Caesalpinia echinata* Lam. foram também analisados em vista frontal (faces adaxial e abaxial) sob MEV. Os folíolos foram selecionados das seguintes exsicatas: *Senna multijuga* ([R.J.F. Garcia 3447, Alvinópolis-MG, PMSP]); *S. multijuga* variedade *peregrinatrix* [L.C. Bernacci 183, Cajuru-SP, UEC]; *S. multijuga* variedade *lindleyana* [C.A. Joly *et al.* 15815, Paraibuna-SP, UEC] e [I. Cordeiro e M.A.B. Barros 1458, Eldorado-SP, UEC] e *Caesalpinia echinata* Lam. [D.A. Santin. 30930, Campinas-SP, UEC]. Tais materiais são provenientes de coletas durante o presente estudo (na área de estudo) e por outros coletores.

Comparações com espécimes modernos (herbários) e Diafanização. Espécimes de material recente herborizado, especialmente os neotropicais, selecionados em vários gêneros de angiospermas, depositados em herbários (UEC, Universidade Estadual de Campinas e PMSP, Prefeitura Municipal de São Paulo) ou eletronicamente disponibilizados (Field Museum Neotropical Herbarium, <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc>; Instituto de Botânica do Estado de São Paulo, <http://ibot.sp.gov.br/colecoes/herbario/tipos.html>; Banco de dados da Flora Brasileira do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, <http://jbri.gov.br/jabot>; e JSTOR Plant Science, <http://plants.jstor.org/>, acessados até Junho/2011) foram examinados visando a comparação morfológica e do indumento foliar com os fitofósseis.

Material botânico representativo da atual flora regional do Quadrilátero Ferrífero (Minas Gerais) foi coletado durante os trabalhos de campo, sendo depositado e identificado pelo botânico curador Ricardo José Francischetti Garcia no Herbário PMSP. Os espécimes foram identificados em Annonaceae, Asteraceae, Fabaceae, Melastomataceae, Myrtaceae, Sapindaceae, entre outras famílias. As espécies foram coletadas em ambientes de mata secundária de galeria (beira de córregos ou rios, em afloramentos das bacias de Fonseca e de

Gandarela, e nos arredores da Serra do Caraça, nos municípios de Catas Altas e Santa Bárbara, ver localização da área de estudo, no Capítulo 2), em cerrado sob cobertura de solo ferruginoso (arredores do distrito de Fonseca), ou ainda em campo de altitude sob solo ferruginoso de canga (localização: Serra de Gandarela 20°06'15''S/ 43°44'09''O, altitude: 1.150m), amostrando-se espécies sobretudo arbóreas e arbustivas de fisionomias muito comuns nos planaltos daquela região.

Em adição, folhas selecionadas em espécimes herborizados foram diafanizadas visando-se a comparação mais detalhada da nervação. Como protocolo de diafanização, seguiu-se os procedimentos de reversão da herborização (KOH 2%), clarificação (NaOH, HCl e álcool etílico como coadjuvante), coloração (fucsina básica) e montagem em placa de vidro (Fuchs, 1963).

RESULTADOS (DESCRIÇÃO DOS MORFOTIPOS E COMPARAÇÕES)

Dentre os critérios sugeridos por Ash *et al.* (1999) para serem prontamente adotados na morfotipificação, somente a nervação 2^{ária} mostrou-se útil já que praticamente todas as folhas fósseis de ambos os conjuntos (Fonseca e Gandarela) apresentaram margens não denteadas (com exceção de apenas 02 morfotipos), nervura 1^{ária} pinada e ausência de lobos. O tipo de organização foliar (simples ou composta), de margem (lisa ou com dentes) e da nervura 2^{ária} (craspedódroma, eucamptódroma, broquidódroma [com ou sem nervura intramarginal] ou broquidódroma-eucamptódroma) foram os critérios delimitadores dos grupos de morfotipos.

Morfotipos da Formação Fonseca. Num conjunto total de 51 amostras analisadas, foram reconhecidos ao todo treze morfotipos particulares (identificados com a sigla “FS” que precede

o número sequencial), reunidos em 03 grupos de tipos morfológicos segundo a organização foliar e o padrão da nervação 2^{ária}:

- FOLHAS COMPOSTAS (morfotipos FS01–04)
- FOLHAS SIMPLES BROQUIDÓDROMAS (morfotipos FS05–10)
- FOLHAS SIMPLES COM NERVURA INTRAMARGINAL (morfotipos FS11–13)

FOLHAS COMPOSTAS (morfotipos FS01–04):

MORFOTIPO FS01

Folhas uma vez (?) pinadas com folíolos oblongos, opostos, assimétricos e inequilaterais

Correspondente ao táxon fóssil *Detarieaephyllum echinataformis* comb. nov. (Fabaceae). Para descrição completa, discussões e implicações, ver primeira versão do manuscrito a ser submetido para publicação, em anexo (Apêndice 1).

Morfoespécies consideradas equivalentes: Caesalpinia echinataformis (Berry, 1935), *Cassia mirandae* (Oliveira-e-Silva 1982) e *Schizolobium inaequilaterum* (Fittipaldi et al., 1989).

Outras comparações. As folhas compostas do morfotipo CJ76 da Formação Cerrejón (Neopaleoceno da Colômbia) identificadas como uma leguminosa de afinidades incertas (*Supporting information*, Wing et al., 2009: pg. 134) guardam várias semelhanças com o morfotipo FS01. Em Cerrejón, os folíolos são oblongos a elípticos, leptófilos a nanófilos (20–60 mm comprimento), com arranjo oposto paripinado e de base marcadamente assimétrica e desigual, complexa a arredondada. As ráquias parecem ser adaxialmente canaliculadas, mas esta característica não é evidente em todos os espécimes figurados (figs. 1–8, *Supporting*

information, Wing *et al.*, 2009: pg. 135). Apesar das similaridades, o morfotipo CJ76 difere acentuadamente pelo comprimento observado dos folíolos (até 60 mm) e quanto ao número máximo de pares (até 62), contra apenas 28 mm e 22 pares encontrados em FS01. Além disso, parece ser clara a organização bipinadamente composta na folha de Cerrejón, o que permite inferir afinidades com Mimosoideae ou mesmo com certos grupos informais de “Caesalpinioideae” (como *Acrocarpus*, *Caesalpinia*, *Dimorphandra* e *Peltophorum*).

MORFOTIPO FS02

Folíolo elíptico nanófilo de base marcadamente assimétrica e nervura intramarginal proximal
(Figs. 5.1A–C)

Proposta de afinidade: Fabaceae (talvez “Caesalpinioideae?”).

Amostra analisadas: 01 (DGM-Pb-1761 verso).

Preservação do espécime: Compressão do folíolo desconectado.

Descrição: Morfologia. Folíolo isolado, pecíolo curto (1,10 mm comprimento), mas robusto (0,9 mm largura), pulvinado e transversalmente estriado. Lâmina nanófila (69 mm²), 12,3 mm comprimento e 7,6 mm de largura máxima, proporção laminar 1,6:1, com forma aproximadamente elíptica, assimétrica e de margem inteira. Base desigual e marcadamente assimétrica (com curvatura acentuada na margem distal que se apresenta mais larga que a proximal), convexa, ângulo base obtuso (120°), ângulo ápice obtuso (120°), forma do ápice não preservada (possivelmente convexa a arredondada). Nervura 1^{ária} pinada proximalmente reta e distalmente curvada (no sentido da margem distal), posicionada perto da margem proximal. Nervuras 2^{árias} broquidódromas, mas que compõem, predominantemente, uma nervura intramarginal que corre paralela e bem próxima da margem proximal, 8 pares, irregularmente espaçados, opostos, subopostos a alternados, emergindo em ângulos 2^{árias} agudos (55°–65°) que diminuem no sentido da base (40°–45°), inter2^{árias} frequentes, comumente confundidas com as secundárias. Nervuras 3^{árias} e 4^{árias} de curso reto a sinuoso, formando um denso retículo poligonal irregular. Padrão de aréolas pobremente desenvolvido, nervuras de terminação livre indistintas, e nervação última marginal arqueada (especialmente na margem distal).

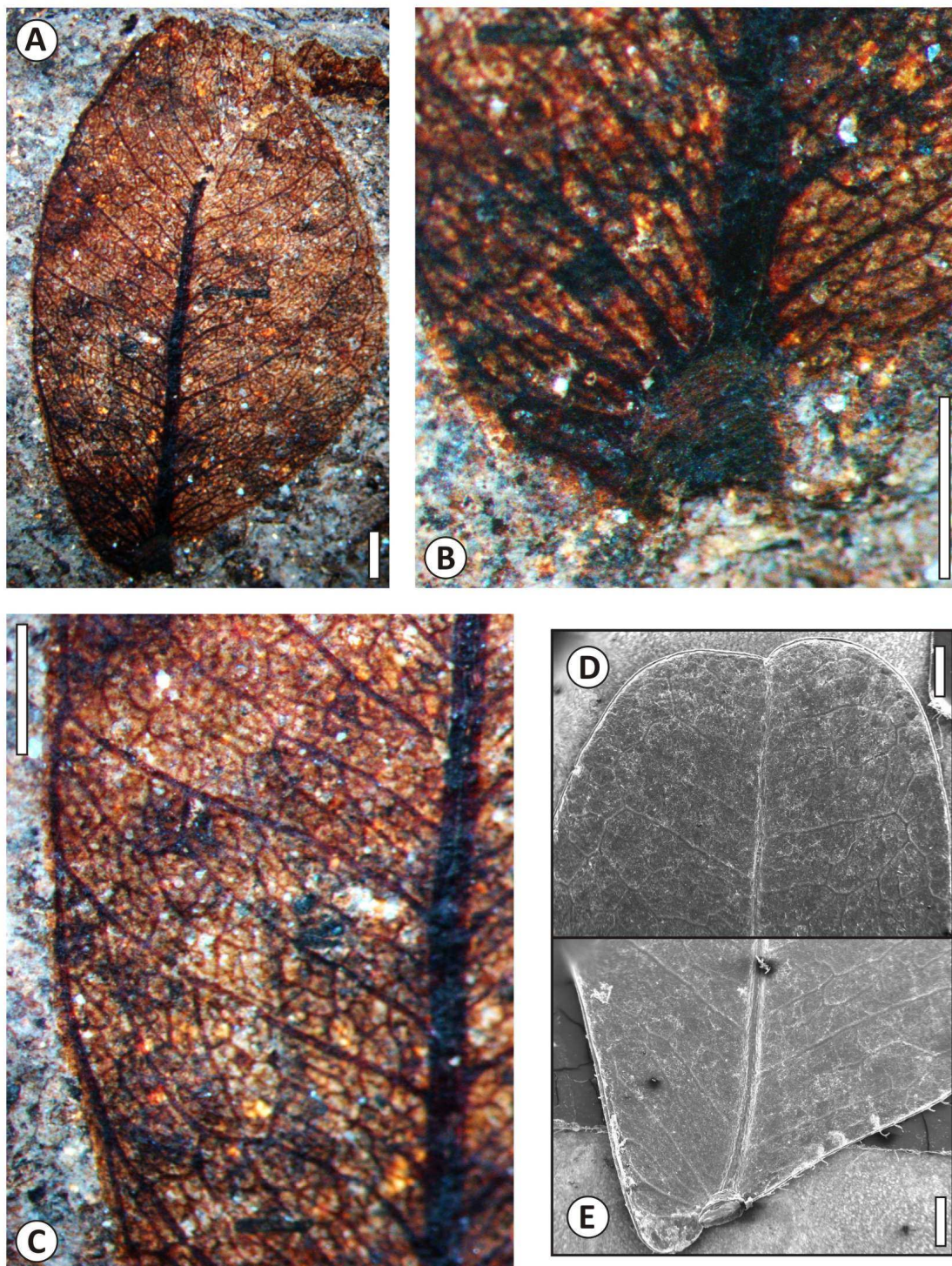


Figura 5.1. Morfotipo FS02 (A–C) de Fabaceae e comparações com o folíolo atual de *Caesalpinia echinata* Lam. (D–E). A–C: DGM-Pb-1761 verso; D–E: folíolo sob MEV [D.A. Santin 30,930, UEC]: **A.** Folíolo praticamente elíptico com base assimétrica e desigual; **B.** Detalhe do pecíolo pulvinado transversalmente estriado; **C.** Detalhe da nervação $2^{\text{ária}}$ (com nervura intramarginal) e $3^{\text{ária}}/4^{\text{ária}}$ em retículo poligonal irregular; **D.** Detalhe da porção distal foliolar, com nervação; **E.** Detalhe da base caracteristicamente trapeziforme e nervação. Barras de escala = 1 mm.

Comparações. A marcada assimetria da lâmina (Fig. 5.1A) associada ao pecíolo pulvinado transversalmente estriado e a uma base fortemente assimétrica e desigual (Fig. 5.1B) confirmam que o morfotipo FS02 se trata de um folíolo de leguminosa (Fabaceae). Embora possam ser compartilhadas com grupos de outras subfamílias, as seguintes características são amplamente encontradas em folíolos de representantes modernos de “Caesalpinioideae”: base desigual (com a margem foliolar proximal situada em um nível mais inferior) fortemente assimétrica (acentuada curvatura na margem distal), nervura 1^{ária} proximamente disposta à margem proximal (Figs. 5.1A–B), como por exemplo, nos clados *Caesalpinia*, Detarieae s.l. e *Peltophorum*, entre outros (Herendeen *et al.*, 2003).

A presença da lâmina elíptica associada à nervação de 3^a ordem em retículo poligonal irregular permite sugerir similaridades com o gênero *Caesalpinia* L., muito embora não seja possível confirmar tais afinidades dado que estas características não são exclusivas do gênero e ocorre amplamente em diferentes linhagens de leguminosas.

O folíolo da espécie moderna aqui comparada, *Caesalpinia echinata* Lam., endêmica do compartimento norte da Mata Atlântica brasileira (Lewis, 2010), embora também assimétrico e de base desigual, difere do fóssil pelas dimensões maiores e formato tipicamente trapezoidal (e não apenas aproximadamente elíptico). A nervação terciária em *C. echinata*, que forma um retículo poligonal irregular (Fig. 5.1D) e o arranjo de suas nervuras na porção basal mostram algumas semelhanças com o fóssil (especialmente as secundárias que seguem paralelas à margem foliolar proximal, formando uma nervura intramarginal, Fig. 5.1E).

MORFOTIPO FS03

Folhas bi (?) pinadas com inúmeros folíolos oblongos leptófilos

(Figs. 5.2A–C)

Proposta de afinidade: Fabaceae (Mimosoideae) ou Bignoniaceae (?).

Amostras analisadas: 04 (DGM-Pb-0735b, 1093, s/n°; UFRJ-Pb-0259).

Morfotipo considerado equivalente: “formas da subfam. Mimosoideae” (Oliveira-e-Silva, 1982).

Preservação dos espécimes: compressões de folhas compostas com raques parciais, com folíolos geralmente articulados, e folíolos isolados.

Descrição: Morfologia. Folhas bi(?)pinadamente compostas, raque (ou ráquila?) com base intumescida e linhas longitudinais evidentes, com 34 mm de comprimento e 0,3–0,7 mm de largura. Numerosos folíolos, aparentemente opostos, 12–(>40) pares, com peciólulos muito curtos (praticamente sésseis), lâmina leptófila (1,2–2,8 mm²), oblonga, base ligeiramente assimétrica, lâmina restante simétrica, proporção laminar 4–5:1, ângulo base agudo–obtuso (60–100°), base convexa ligeiramente arredondada, ângulo ápice agudo, ápice arredondado a retuso, margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, 2^{ária} aparentemente broquidódroma, demais categorias não preservadas ou indistintas.

Comparações. As raques e folíolos do morfotipo FS03 (Figs. 5.2A–C) mostram semelhanças superficiais com leguminosas modernas da subfamília Mimosoideae, particularmente com *Calliandra* Benth. e *Enterolobium* Mart. Contudo, a preservação das nervuras não é suficiente (Fig. 5.2C) e a comparação não seria conclusiva. É possível compará-lo também com espécimes de Fonseca descritos por Oliveira-e-Silva (1982) e denominados como “formas de Mimosoideae”. Estes foliólulos apresentam quase o dobro de comprimento (até 8 mm, e os aqui descritos atingem 4,2 mm no máximo), com ápices ditos obtusos (o que não corresponde ao que fora figurado na prancha do referido trabalho, podendo tratar-se de ápices agudos). Todas as demais características de ambas as descrições são coincidentes.

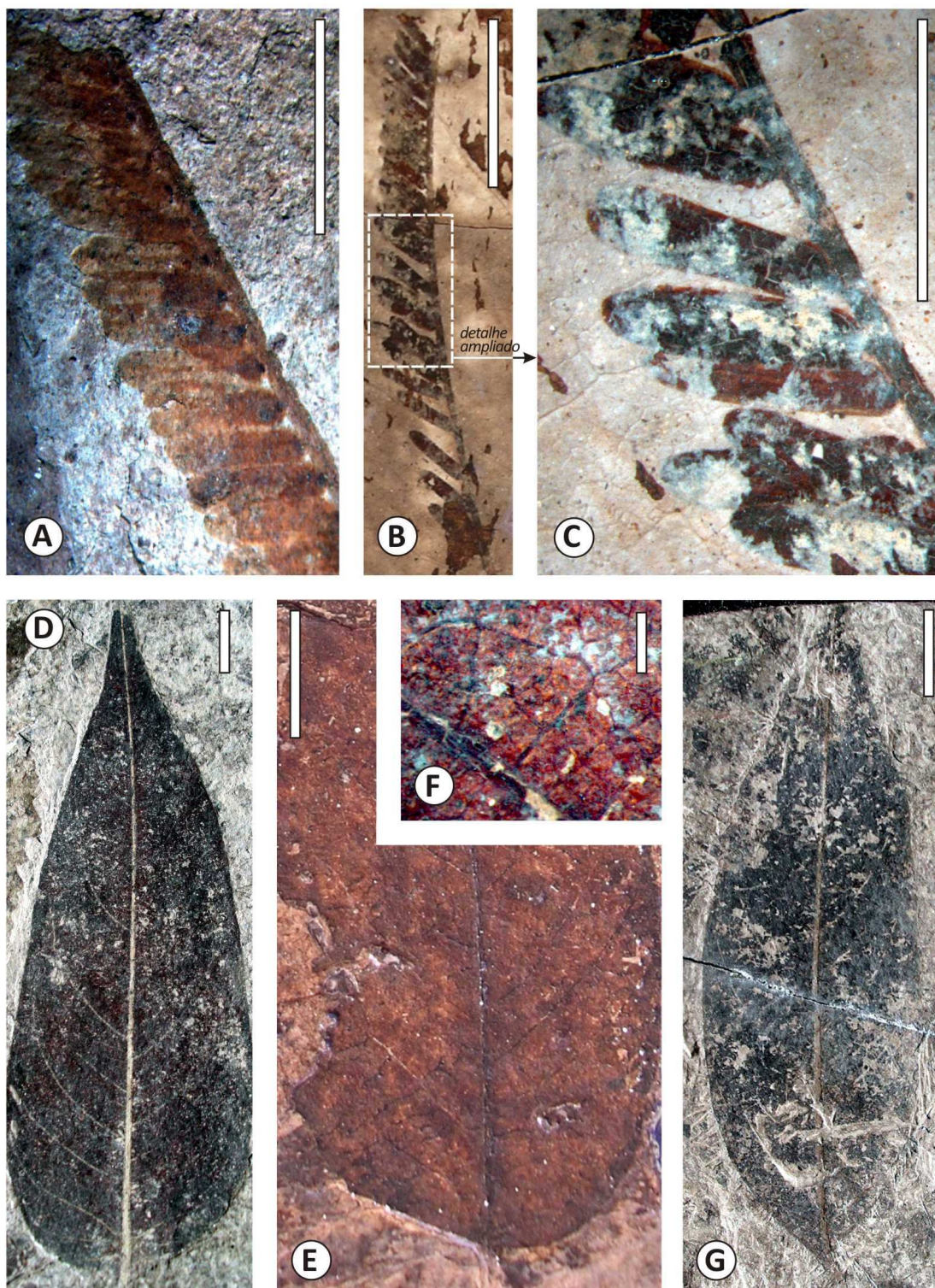


Figura 5.2. Morfotipos FS03 (A–C) e FS04 (D–G). A: DGM-Pb-s/n°, B–C: DGM-Pb-0735 contraparte, D: DGM-Pb-0727, E–F: DGM-Pb-0742, G: UFRJ-Pb-0252: **A–B.** Eixos com inúmeros folíolos oblongos leptófilos conectados; **C.** Detalhe dos folíolos opostos e nervação; **D.** Folíolo ovado acuminado; **E.** Base arredondada; **F.** Detalhe da areolação; **G.** Folíolo ovado alongado. Barras de escala = 10 mm (exceto A e C = 5 mm, F = 0,1 mm).

A grosso modo é possível também tecer comparações com a morfoespécie identificada em Bignoniaceae, *Jacaranda tertiaria* Berry (1935): o número de pares de folíolos é parecido, contudo o comprimento dos mesmos (ligeiramente maior em *J. tertiaria*, alcançando até 7 mm), a forma da lâmina (um tanto romboidal) e o ápice (obtusamente pontudo) diferem da lâmina oblonga e do ápice agudo presentes no morfotipo FS03. Como não foi possível analisar em maior detalhe os peciólulos quanto à presença de pulvínulos ou estrias transversais, não se pode confirmar se FS03 tem afinidades em Fabaceae ou Bignoniaceae.

MORFOTIPO FS04

Folíolos (?) oblongos a ovado alongados (lanceolados) micrófilos a notófilos

(Figs. 5.2D–G)

Proposta de afinidade: Meliaceae (Swietenioideae-Cedreleae) (?).

Amostras analisadas: 07 (DGM-Pb-0114, 0727, 0742, 1072; UFRJ-Pb-0252, 0259, 0270).

Morfoespécie considerada equivalente: *Cedrela campbeli* (Berry, 1935).

Preservação dos espécimes: Compressões e impressões de folíolos apenas organicamente desconectados.

Descrição: Morfologia. Folíolo isolado, pecíolo proeminente, curto (0,9 mm) e de base intumescida (2,0 mm largura), lâmina micrófila a notófila (950–2.176 mm²), 60–108 mm comprimento e 24–39 mm largura, oblonga a ovada alongada (quase lanceolada), base ligeiramente assimétrica, lâmina restante aproximadamente simétrica, proporção laminar 2,5–3:1, ângulo base obtuso (140°), base convexa ligeiramente arredondada, ângulo ápice agudo (65°), ápice acuminado com ponta alongada, margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, nervuras 2^{árias} broquidódromas (mínimo de 10 pares, mas distalmente tornando-se camptódromas), 07 nervuras basais (incluindo-se a 1^{ária}), espaçamento 2^{árias} amplamente irregular, ângulos 2^{árias} agudos (45°–70°) que aumentam bruscamente no sentido da base (até 100°), inter2^{árias} frequentes, 3^{árias} percorrentes mistas (opostas/ alternadas), mas

predominantemente opostas, curso nervura 3^{ária} reto, sinuoso ou em *zigue-zague*, ângulo 3^{ária}/1^{ária} obtuso (100°–130°), 4^{árias} percorrentes mistas (opostas/ alternadas), nervação de 5ª ordem reticulada poligonal regular, padrão de aréolas bem desenvolvido (4,5 ou mais lados), nervuras de terminação livre ausentes (ou indistintas), e nervação última marginal arqueada (com arcos marginais das 2^{árias}). *Indumento foliar*. Tricomas tipo pelos simples, curtos (0,1 mm comprimento), relativamente espessos (0,01–0,02 mm largura), pontiagudos, retos a curvados, recobrimdo a porção basal das nervuras 1^{ária} e 2^{árias} (aspecto pubescente).

Comparações. Os folíolos do morfotipo FS04 compartilham várias das características observadas em *Cedrela* P.Browne (Meliaceae), particularmente nas espécies *C. odorata* L. e *C. fissilis* Vell., como por exemplo, o espaçamento amplamente irregular das nervuras 2^{árias} (Figs. 5.2D–E) além de características do indumento.

Conforme Styles (1981), o gênero neotropical *Cedrela*, de folhas compostas paripinadas, apresenta folíolos inteiros, glabros ou com indumento na forma de tricomas simples. Muito similares quanto à morfologia foliar, tanto *C. fissilis* como *C. odorata* encontram-se amplamente distribuídas nos neotrópicos e em vários domínios fitogeográficos, mas costumam ocorrer em solos bem-drenados no Brasil, sobretudo na região sudeste. Suas folhas exibem numerosos folíolos opostos, sésseis (ou às vezes com peciólulos de até 6 mm comprimento), micrófilos a notófilos em média (3.200 mm²), com lâmina lanceolada, oblongo-lanceolada a ovado-lanceolada, base subaguda ou arredondada, simétrica ou ligeiramente oblíqua e ápice curto acuminado ou ainda agudo. Como indumento, a superfície abaxial é densamente pilosa, ou às vezes, com alguns tricomas tectores espalhados apenas nas nervuras 1^{ária} e 2^{árias}, ou ainda, como tufo nas axilas. A lâmina, por outro lado, é mais ou menos glabra (Styles, 1981).

O morfotipo FS04 é também muito similar ao fóssil *Cedrela campbeli* Berry (1935), diferenciando-se dele apenas pelo número superior de pares de nervuras 2^{árias}. Aquele autor descreveu o sistema de nervação até a 2ª ordem, o que impede maiores comparações. Outra dificuldade é que parte de sua descrição é bem próxima à de outra morfoespécie (*Siparuna preguayensis* Berry 1935, aqui melhor acomodada no morfotipo FS05 do grupo de folhas simples, descrito na sequência), tornando-se dificultada a distinção destes morfotipos.

Em adição, Wing *et al.* (2009) identificaram um folíolo fóssil de Meliaceae de afinidades incertas na Formação Cerrejón (morfotipo CJ02). O ápice acuminado, a base assimétrica e a nervação 2^{ária} broquidódroma (distalmente na lâmina) aproximam os dois morfotipos. Entretanto, diferenças no tamanho (mesófilo), forma (elíptica falcada, inclusive o ápice), assimetria laminar na porção média e indumento glabro (figs. 1–7, *Supporting information*, Wing *et al.*, 2009: pgs. 25–26) separa o morfotipo CJ02 de Cerrejón do morfotipo FS04.

FOLHAS SIMPLES BROQUIDÓDROMAS (morfotipos FS05–10):

MORFOTIPO FS05

Folhas ovadas alongadas micrófilas a notófilas

(Figs. 5.3A–F)

Proposta de afinidade: Siparunaceae, Lauraceae (Laurales) ou Fabaceae (?).

Amostras analisadas: 04 (DGM-Pb-0742 parte e contraparte, 1072; UFRJ-Pb-0259).

Morfoespécie considerada equivalente: *Siparuna preguayensis* (Berry, 1935).

Preservação dos espécimes: Compressões e impressões de folhas organicamente desconectadas. Indícios de danos por herbivoria (alimentação por perfuração, aproximadamente elíptica, 2 mm de diâmetro maior, com tecido de reação, Fig. 5.3C).

Descrição: Morfologia. Folha simples, pecíolo proeminente (até 9 mm comprimento e 2,5 mm largura), cilíndrico, dilatado na base e transversalmente estriado, lâmina micrófila a notófila (1.580–2.996 mm²), 79–107 mm comprimento e 30–42 mm largura, ovada alongada, base e lâmina simétricas, proporção laminar 2,5:1, ângulo base obtuso, base convexa, ângulo ápice agudo, ápice acuminado assimétrico e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, nervuras 2^{árias} broquidódromas (10–17 pares), 03 nervuras basais (incluindo-se a 1^{ária}), espaçamento 2^{árias} irregular com ligeiro aumento no sentido da base, ângulos 2^{árias} agudos (45°) tornando-se ainda mais agudos no sentido do ápice (30°), inter2^{árias} presentes, 3^{árias} percorrentes mistas (opostas/ alternadas), curso nervura 3^{ária} reto a sinuoso, ângulo 3^{ária}/1^{ária} obtuso, 4^{árias} percorrentes mistas (opostas/ alternadas), nervação de 5ª ordem reticulada poligonal regular, padrão de aréolas moderado a bem desenvolvido (4,5 ou mais lados), nervuras de terminação livre ausentes (ou indistintas), e nervação última marginal arqueada (com arcos marginais das 2^{árias}).

Comparações. As folhas do morfotipo FS05 exibem características equivalentes àquelas descritas anteriormente para a morfoespécie *Siparuna preguayensis* da Formação Fonseca (Berry, 1935). Como aqui verificado, representantes atuais de Siparunaceae, tais como *Siparuna guianensis* Aubl. e *S. decipiens* (Tul.) A.DC. compartilham várias das características descritas, como a dimensão, a forma da lâmina e das extremidades (Figs. 5.3A–B, E), o pecíolo longo (Fig. 5.3F) e o padrão de nervação até 3ª ordem (Fig. 5.3D), muito embora no fóssil, o número de pares de nervuras 2^{árias} seja superior, de 10 até 17 (Figs. 5.3A, E).

As folhas de Siparunaceae modernas são simples, estipuladas, opostas ou verticiladas. Suas lâminas, notófilas a macrófilas (classes de área tipicamente observadas em espécies de trópicos úmidos) têm ápice acuminado, com uma ponta alongada mais ou menos pronunciada, e bases comumente obtusas, agudas ou truncadas (Renner e Hausner, 2005).

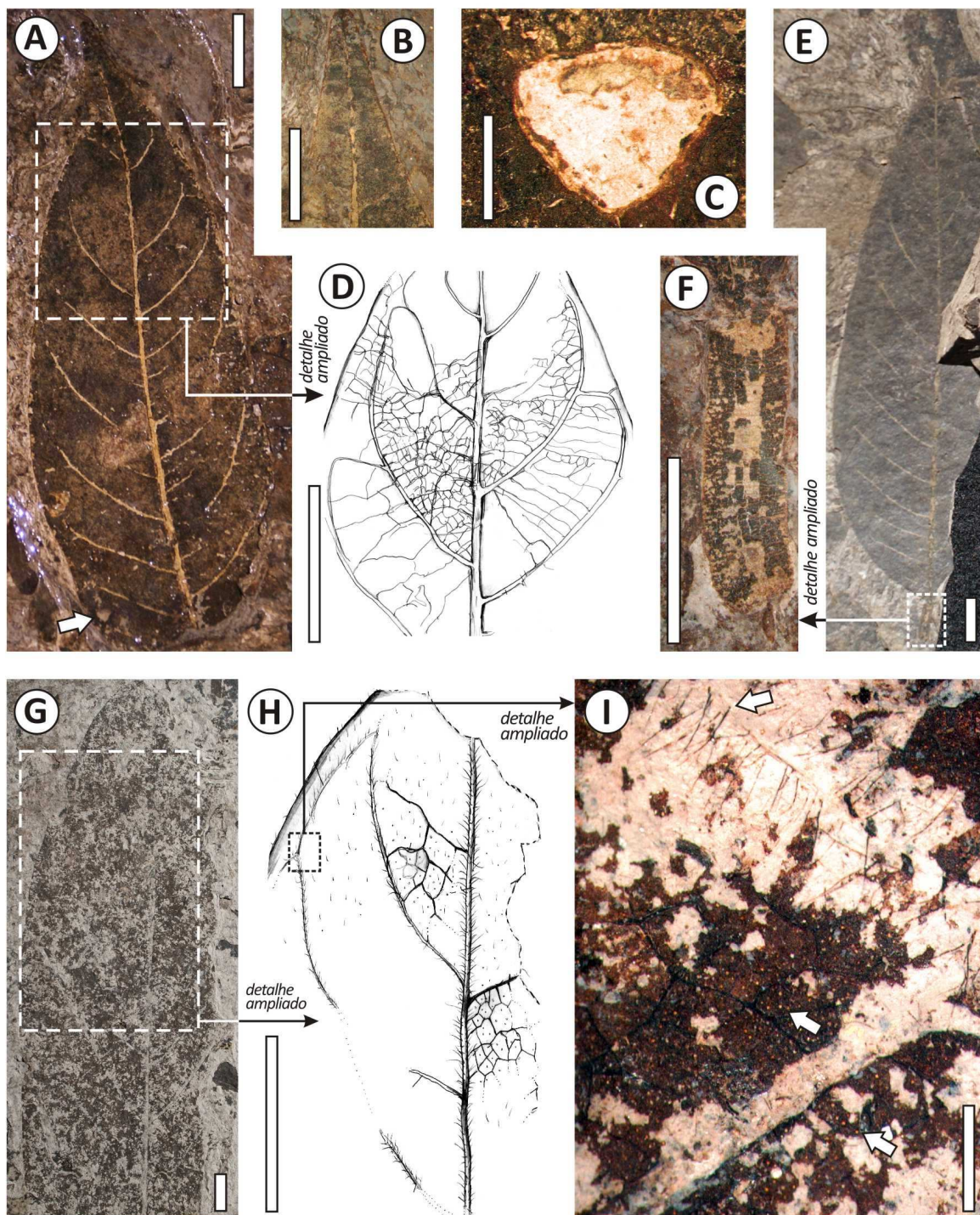


Figura 5.3. Morfotipos FS05 (A–F) e FS06 (G–I). A–F: DGM-Pb-0742 parte (frente), G–I: DGM-Pb-0742 parte (verso): **A.** Folha ovada com dano por herbivoria (seta); **B.** Ápice acuminado; **C.** Detalhe da perfuração com tecido de reação na borda; **D.** Desenho da nervação em detalhe; **E.** Folha ovada broquidódroma; **F.** Detalhe do pecíolo transversalmente estriado; **G.** Folha oblonga mesófila; **H.** Desenho da nervação, indumento e pontos brilhantes, em detalhe; **I.** Ampliação da areolação com abundantes corpos resiníferos esféricos e brilhantes (setas), além dos tricomas nas nervuras (seta). Barras de escala = 10 mm (exceto B e F = 5 mm e H = 1 mm).

As margens são inteiras (restritas às espécies de porte arbóreo que habitam áreas de terras baixas bem drenadas), a nervação é predominantemente broquidódroma, e em algumas espécies as nervuras 2^{árias} são ligadas por anastomoses presentes em 2–3 mm antes de alcançar a margem, formando conspícuos arcos. A nervura 1^{ária} e as 2^{árias} são pronunciadas na face abaxial, e achatadas e levemente impressas adaxialmente. O espaçamento das 2^{árias} é predominantemente irregular, as aréolas são moderadamente a bem desenvolvidas e de formato irregular, as 3^{árias} são pobremente a densamente reticuladas ou percorrentes opostas a alternadas (Renner e Hausner, 2005).

S. guianensis, de ampla distribuição neotropical (incluindo-se o sudeste do Brasil), apresenta folhas com pecíolos de 0,5–1,5 mm (comprimento), lâmina oblonga a elíptica ou lanceolada, 100–220(–330) mm de comprimento por 40–100(–160) mm de largura, base obtusa, ápice acuminado (a ponta com 5–10 mm comprimento), 9–11 pares de nervuras 2^{árias} e margens inteiras. *S. decipiens*, por sua vez, além da distribuição restrita à bacia amazônica, difere da anterior pelo pecíolo mais longo (até 30 mm), lâmina obovada elíptica a oblanceolada, base obtusa a aguda, 6–12 pares de 2^{árias} e por características do indumento, tais como escamas peltadas prateadas e tricomas estrelados em nervuras da face abaxial (Renner e Hausner, 2005), particularidades que não foram observadas nos fósseis analisados.

A descrição morfológica da espécie fóssil *Siparuna preguayensis* (Berry, 1935) não possui elementos diagnósticos suficientes para distingui-la, por exemplo, das atuais *Siparuna guianensis* e *S. decipiens*, ou mesmo de outras espécies de Lauraceae, conforme já notado por Renner e Hausner (2005), o que dificulta sua identificação precisa. O sistema de nervação desta folha fóssil foi caracterizado até a 2ª ordem, com 9 pares subparalelos de nervuras

camptódromas, divergindo em ângulos de 45° ou mais (Berry, 1935). A nervação camptódroma combinada à forma laminar pode facilmente caracterizar espécies de Lauraceae (Renner e Hausner, 2005). Além das dificuldades citadas, a arquitetura de *Cedrela campbeli* (Berry 1935), outra morfoespécie de Fonseca, é também muito próxima da de *S. preguayensis*.

Em adição, o exame detalhado do pecíolo do espécime DGM-Pb-0742 (Fig. 5.3F) revelou uma estrutura cilíndrica de base dilatada claramente marcada por estrias transversais, características que não são encontradas nos pecíolos de Siparunaceae, mas que são decisivas para identificar leguminosas (Fabaceae). Diferentemente, os pecíolos em *Siparuna* são frequentemente achatados ou ainda, adaxialmente acanalados, mas nunca estriados (Renner e Hausner, 2005), o que desapoia a identificação do morfotipo FS05 em Siparunaceae.

MORFOTIPO FS06

Folha oblonga estreita mesófila (com nervuras pilosas e glândulas resiníferas na lâmina)

(Figs. 5.3G–I)

Proposta de afinidade: Lauraceae, Monimiaceae (?).

Amostras analisadas: 01 (DGM-Pb-0742 parte, verso).

Preservação do espécime: Compressão e impressão da folha incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples, incompleta (base não preservada), lâmina mesófila (>4.181 mm²), comprimento >128 mm e largura >49 mm, oblonga estreita, simétrica, proporção laminar >2,6:1, ângulo ápice agudo, ápice possivelmente convexo, margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, nervuras 2^{árias} eucamptódromas a broquidódromas (>11 pares), espaçamento 2^{árias} irregular, ângulo 2^{árias} agudos (45°), inter2^{árias} presentes, nervuras 3^{árias} percorrentes alternadas, curso reto a sinuoso, ângulo 3^{ária}/1^{ária} obtuso, 4^{árias} percorrentes alternadas, padrão de aréolas moderado a bem desenvolvido (4,5 ou mais lados), nervuras de terminação livre ausentes (indistintas) e nervação última marginal arqueada. *Indumento foliar.* Tricomas tipo pelos simples, muito numerosos (em média 30–50/mm²), longos (até 1 mm

comprimento), relativamente espessos, de base alargada e ápice pontiagudo, retos a curvos, recobrimdo densamente as superfícies das nervuras 1^{ária} e 2^{árias}, bem como arcos marginais, conferindo aspecto tomentoso a piloso para todo o sistema de nervação. Tricomas curtos (até 0,4 mm comprimento), relativamente espessos, retos a curvos, espalhados na lâmina em número considerável (inclusive recobrimdo sua margem), conferindo aspecto pubescente. Inúmeras estruturas esféricas de coloração marrom amarelada a escura, brilhantes, de 0,05 mm de diâmetro, pontoam toda a extensão da lâmina (aqui interpretadas como corpos esféricos resiníferos, de natureza glandular).

Comparações. A folha simples oblonga estreita mesófila (Fig. 5.3G), de nervação eucamptódroma a broquidódroma, indumento piloso abundante nas nervuras, portando frequentes estruturas circulares brilhantes aderidas à lâmina (Figs. 5.3H–I), de natureza possivelmente glandular (interpretadas como corpos resiníferos), permitem tecer comparações com certas linhagens de angiospermas, dentre as quais, Lauraceae, Monimiaceae ou ainda, Rutaceae. A análise das características morfológicas preservadas não foi conclusiva, mas pela análise da literatura prévia, é razoável decidir pela identificação em Lauraceae.

Estruturas esféricas aderidas abundantemente à cutícula laminar, muito similares àquelas observadas no presente estudo (Fig. 5.3I) foram julgadas como uma das características diagnósticas para o morfotipo CJ22, descrito na Formação Cerrejón. Exibindo coloração marrom amarelada a alaranjada e brilho característico, elas foram interpretadas como glândulas de resina na lâmina (figs. 1–4, *Supporting information*, Wing *et al.*, 2009: pgs. 58–59) e por este motivo, relacionadas à Lauraceae (Wing *et al.*, 2009). A presença de abundantes corpos esféricos de resina na cutícula foliar, produzidos por células secretoras, constitui uma forte evidência epidérmica de possíveis afinidades em Lauraceae ou mesmo Monimiaceae (Carpenter *et al.*, 2007). O morfotipo CJ22, com folha elíptica, de ápice acuminado e totalmente glabra (Wing *et al.*, 2009) difere do morfotipo FS06, exceto por aquelas glândulas de resina e presença

da nervação 2^{ária} eucamptódroma. Dessa forma, embora não sejam morfotáxons equivalentes, ambos parecem dividir afinidades em Lauraceae.

Espécies atuais de Lauraceae do gênero *Beilschmiedia* Nees podem apresentar lâminas foliares densamente pontoadas por glândulas esféricas, em ambas as faces ou apenas em uma delas, além da possibilidade de serem oblongas, com nervação broquidódroma a eucamptódroma e indumento piloso recobrindo as nervuras, tais como algumas espécies endêmicas da China (Xiwen *et al.*, 2008). A análise a olho nu da lâmina foliar de espécies de *Beilschmiedia* endêmicas do Brasil não revelou a presença daquelas glândulas.

A morfoespécie *Zanthoxylum glanduliferum* da Formação Itaquaquetuba (Eoceno–Oligoceno da Bacia de São Paulo) também apresenta numerosas glândulas de óleo na lâmina (Fittipaldi *et al.*, 1989), mas o diâmetro de cada corpo esférico chega a ser dez vezes maior (0,2–0,6 mm) do que o observado nos morfotipos de Fonseca e de Cerrejón (0,02–0,06 mm, Fig. 5.3I). Apesar de partilhar a forma oblonga, o ápice arredondado e a nervação eucamptódroma, o suposto folíolo da Formação Itaquaquetuba, identificado em Rutaceae pela presença daquelas glândulas e feições similares às do gênero atual *Zanthoxylum* L. (Fittipaldi *et al.*, 1989), apresenta tamanho apenas micrófilo, glândulas esféricas de óleo bem maiores e ao menos a face preservada parece ser totalmente glabra. Assim sendo, tal folha fóssil não pode ser considerada equivalente ao morfotipo FS06.

MORFOTIPO FS07

Folhas elípticas acuminadas micrófilas a notófilas

(Figs. 5.4A–D)

Proposta de afinidade: Annonaceae (?).

Amostras analisadas: 06 (DGM-Pb-1125, 1127, s/n°; UFRJ-Pb-0274 parte, 0275 verso [que corresponde à contraparte de 0274], 0276).

Preservação do espécime: Compressões e impressões de folhas isoladas ou conectadas em eixo lenhoso.

Descrição: Morfologia. Folhas simples, pecíolo longo (29 mm comprimento, 1,5 mm largura), lâminas micrófilas a notófilas ($633-(>2.776,6) \text{ mm}^2$), comprimento 50–(>85) mm e largura 20–49 mm, elípticas a elípticas estreitas ou oblongas, simétricas a assimétricas, base simétrica a assimétrica, proporção laminar $>1,8-2,6:1$, ângulo base agudo a obtuso ($70^\circ-100^\circ$), base convexa, ângulo ápice agudo (80°), ápice acuminado (quando preservada, com ponta de 02–12 mm de comprimento), margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, nervuras 2^{árias} broquidódromas a eucamptódromas (>10 pares), espaçamento 2^{árias} aumentando no sentido da base, ângulos 2^{árias} uniformes ($65^\circ-75^\circ$), inter2^{árias} frequentes ramificando-se dicotomicamente na porção média das áreas intercostais e formando pseudoarcs, nervuras 3^{árias} reticuladas ortogonais, curso reto a sinuoso, ângulo 3^{ária}/1^{ária} predominantemente obtuso, 4^{árias} reticuladas ortogonais, padrão de aréolas moderado (4,5 ou mais lados, com aréolas desenvolvidas, mas irregulares em tamanho e forma), nervuras de terminação livre ausentes (indistintas) e nervação última marginal arqueada.

Comparações. As folhas simples, acuminadas, glabras, broquidódromas a eucamptódromas e com nervuras 3^{árias} em retículo desenvolvido mas com aréolas irregulares (Figs. 5.4A–D) são muito comparáveis às morfoespécies de Annonaceae descritas anteriormente na Formação Fonseca: *Annona carnavalii*, *A. lamegoi* e *A. oliveirae* (Duarte, 1958).

Com base em analogias com folhas de espécies atuais de *Annona* L. endêmicas da Mata Atlântica e Amazônia do Brasil, Duarte (1958) delimitou aqueles táxons fósseis cujas características diagnósticas são comparadas: A folha de *A. oliveirae* é oblonga acuminada com pecíolo curto estreito. Sua nervação 2^{ária} eucamptódroma, com 09 pares subopostos (divergindo em ângulos de 65°) forma arcos marginais e delimita áreas intercostais bem regulares.

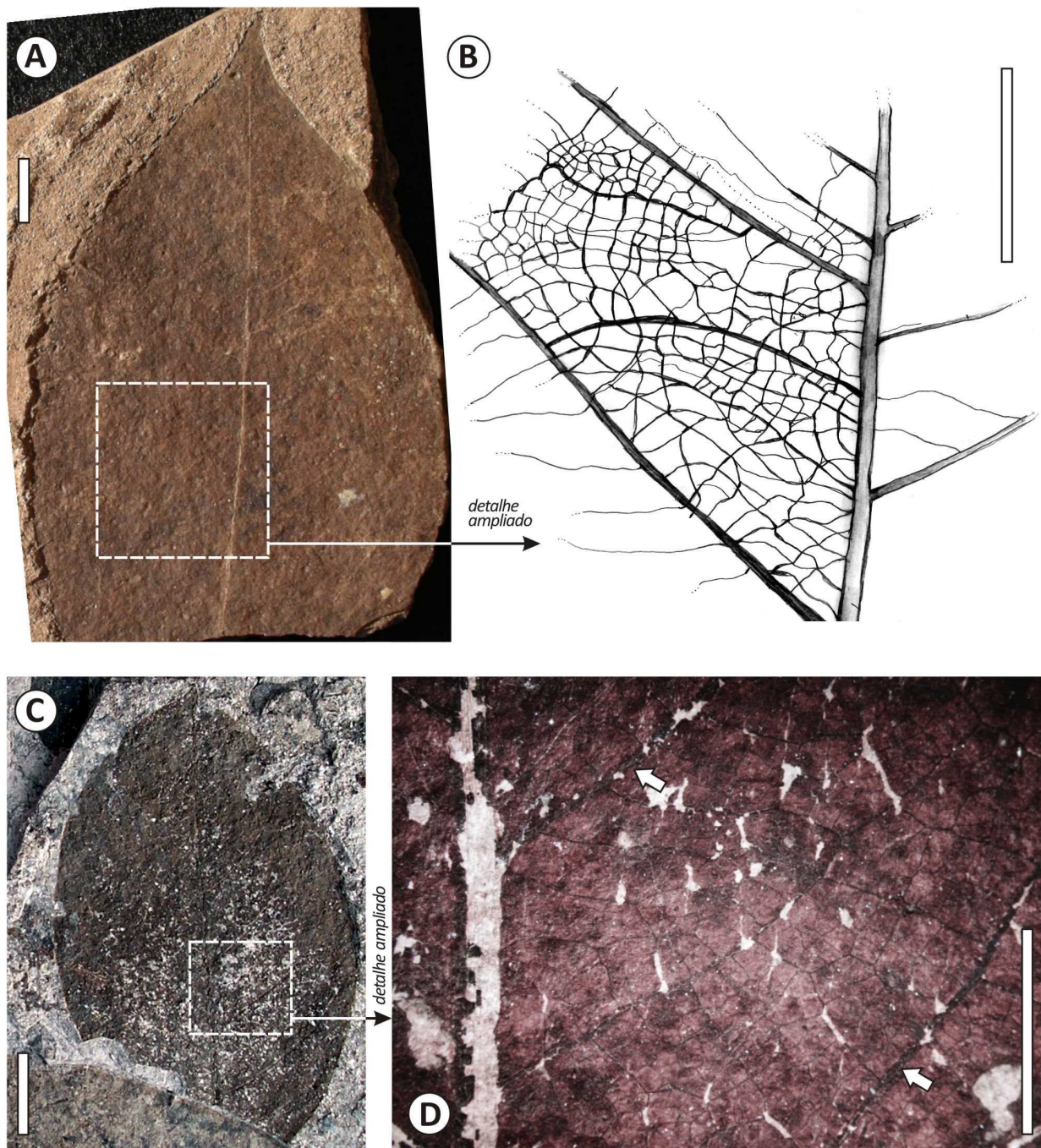


Figura 5.4. Morfotipo FS07. A–B: DGM-Pb-1127, C–D: UFRJ-Pb-0274: **A.** Folha elíptica acuminada; **B.** Desenho da nervação da área intercostal em detalhe; **C.** Folha elíptica acuminada broquidódroma a eucamptódroma; **D.** Detalhe da nervação entre as nervuras secundárias (setas), com aréolas irregulares formando um retículo moderadamente desenvolvido. Barras de escala = 10 mm (exceto B e D = 5 mm).

As nervuras 3^{árias}, tênues e numerosas, ligam-se às 2^{árias} e inter2^{árias} simples formando um retículo ortogonal característico, acompanhado pelas nervuras de 4^a e 5^a ordens. As aréolas são pequenas, quadrangulares e bem desenvolvidas, sem nervuras de terminação livre (Duarte, 1958; Oliveira-e-Silva, 1982). *A. lamegoi*, por sua vez, distingue-se da anterior pela forma oblonga mais estreita, pelos pares alternados a subopostos de 2^{árias} que delimitam áreas intercostais irregulares e pelo retículo 3^{ário} sem padrão definido (Duarte, 1958). A única de contorno elíptico é *A. carnavalii*, que além da forma, difere das outras morfoespécies pela ausência das inter2^{árias} e presença da areolação reticulada retangular uniforme e orientada no sentido da base. As duas últimas não contavam com o ápice preservado (Duarte, 1958).

Na presente comparação não foi possível reconhecer em qual das morfoespécies de Duarte (1958) o morfotipo FS07 melhor se acomoda, já que ele apresenta uma mistura de características observadas individualmente em todas elas: forma elíptica (*A. carnavalii*), nervuras 2^{árias} alternas a subopostas (*A. lamegoi*) e ápice acuminado, nervuras 2^{árias} em ângulos agudos, inter2^{árias} frequentes, e retículo 3^{ário} ortogonal típico (*A. oliveirae*), (Figs. 5.4A–D).

MORFOTIPO FS08

Folha obovada estreita mesófila

Correspondente ao táxon fóssil *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Combretaceae) descrito por Fanton *et al.* (2012). Ver artigo publicado, em anexo (Apêndice 2).

Outras comparações. Mesmo que tentativamente identificado em Combretaceae (*Terminalia*), é possível notar neste morfotipo FS08 características morfológicas “mirtaleanas”, que são encontradas, de forma genérica, entre as diferentes famílias da ordem Myrtales (como

por exemplo, a nervação 2^{ária} camptódroma-broquidódroma associada à 3^{ária} percorrente, além da presença de tricomas simples não ramificados, espessos e pontiagudos, Dahlgren e Thorne, 1984). Análises anatômicas, em detalhe, da base destes tricomas poderão confirmar ou não a possibilidade de afinidades em Myrtaceae (por exemplo), um das linhagens de Myrtales que compartilha daquelas características aparentemente plesiomórficas na ordem.

MORFOTIPO FS09

Folhas elípticas micrófilas a notófilas (de base arredondada e pecíolo inflado estriado transversalmente)

(Figs. 5.5A–G)

Proposta de afinidade: Combretaceae (Combretinae) ou Fabaceae (?).

Amostras analisadas: 04 (DGM-Pb-0728, 1091, 1093; UFRJ-Pb-0273).

Morfoespécie considerada equivalente: *Combretum fonsecanensis* (Berry, 1935).

Preservação dos espécimes: Compressões e impressões de folhas organicamente desconectadas. Todos os espécimes apresentaram discos ± circulares distribuídos esparsamente na superfície da lâmina (3–6/mm²), diminutos (0,08–0,10 mm diâmetro) a grandes (0,13–0,17 mm), de coloração marrom escura, com zonas central e marginal delimitadas (sendo o centro frequentemente vazado), (Fig. 5.5F). Tais estruturas são interpretadas como corpos de frutificação (ascomas) de fungos fósseis epifolares microthyrioides (Ascomycota, Fungi).

Descrição: Morfologia. Folha simples, pecíolo inflado com estrias transversais (5–15 mm comprimento, 2–3,5 mm largura), lâmina elíptica a quase oblonga, ligeiramente assimétrica, 62–(>95) mm comprimento, 35,5–47 mm largura, proporção laminar $\geq 2:1$, micrófila a notófila (1.540–2.977 mm²), base obtusa (120°–145°) e arredondada, pouco assimétrica, ápice agudo (40°–75°), convexo-acuminado e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, forte a massiva (0,3–1,2(2,2) mm largura), reta a pouco curvada. 07 nervuras basais. Nervuras 2^{árias} broquidódromas a eucamptódromas, > 10 pares, 0,2–0,5 mm espessura, alternas a sub-opostas, espaçadas irregularmente, emergindo em ângulos agudos (40°–80°). Inter2^{árias} frequentes. 3^{árias} percorrente mistas opostas/ alternadas (mas predominantemente opostas),

de curso reto a sinuoso, ângulos da 3^{ária}/ 1^{ária} obtusos (100°–120°). 4^{árias} percorrente mistas (predominantemente opostas). Nervuras de 5^a ordem reticuladas tipo poligonal regular, formando aréolas bem desenvolvidas (3–5 ou mais lados) e médias (0,3–0,8 mm). Nervuras de terminação livre uma vez ramificadas. Nervação última marginal arqueada. *Indumento foliar*. Tricomas tipo pelos simples, pontiagudos, espessos (0,01 mm), curtos (0,07–0,14 mm) ou muito raramente longos (até 0,4 mm), isolados, eretos ou curvados, esparsos (5–10/mm²) a frequentes (20/mm²), de distribuição laminar areolar e na nervura 1^{ária}, conferindo aspecto pubescente. Tricomas tipo pelos simples, finos (<0,01 mm), longos a muito longos (0,15–0,5 mm), emaranhados, muito abundantes (≥ 200 /mm²), orientados exmedialmente, conferindo aspecto piloso-lanoso à lâmina, especialmente nas áreas intercostais e marginais, e também às nervuras 2^{árias}. De ocorrência rara (apenas na porção distal marginal da amostra DGM-Pb-0728), estão preservadas estruturas circulares (0,15–0,20 mm diâmetro) na forma de montículos densos, que portam tufo de 4–10 pelos armados, rígidos (0,02 mm espessura), pontiagudos e longos (0,14–0,17 mm).

Comparações. As seguintes características diagnósticas diferenciam o morfotipo FS09 dos anteriores: lâminas elípticas com base arredondada e pecíolo inflado (Figs. 5.5A,E), transversalmente estriado (Fig. 5.5D), nervura 1^{ária} proeminente (Figs. 5.5A,E), 2^{árias} broquidódromas a eucamptódromas, 3^{árias} e 4^{árias} percorrente mistas predominantemente opostas, e 5^{árias} formando retículo bem desenvolvido, com aréolas de tamanho médio, de 3–5 ou mais lados (Figs. 5.5B–C). Boa parte deste conjunto de características fora descrito anteriormente para *Combretum fonsecanensis* (morfoespécie erigida por Berry, 1935, e posteriormente reconhecida por Oliveira-e-Silva, 1982): folha elíptica notófila camptódroma, com pecíolo expandido e base semicircular um tanto assimétrica, justificando-se a presente avaliação de que o morfotipo FS09 é equivalente a *C. fonsecanensis*.

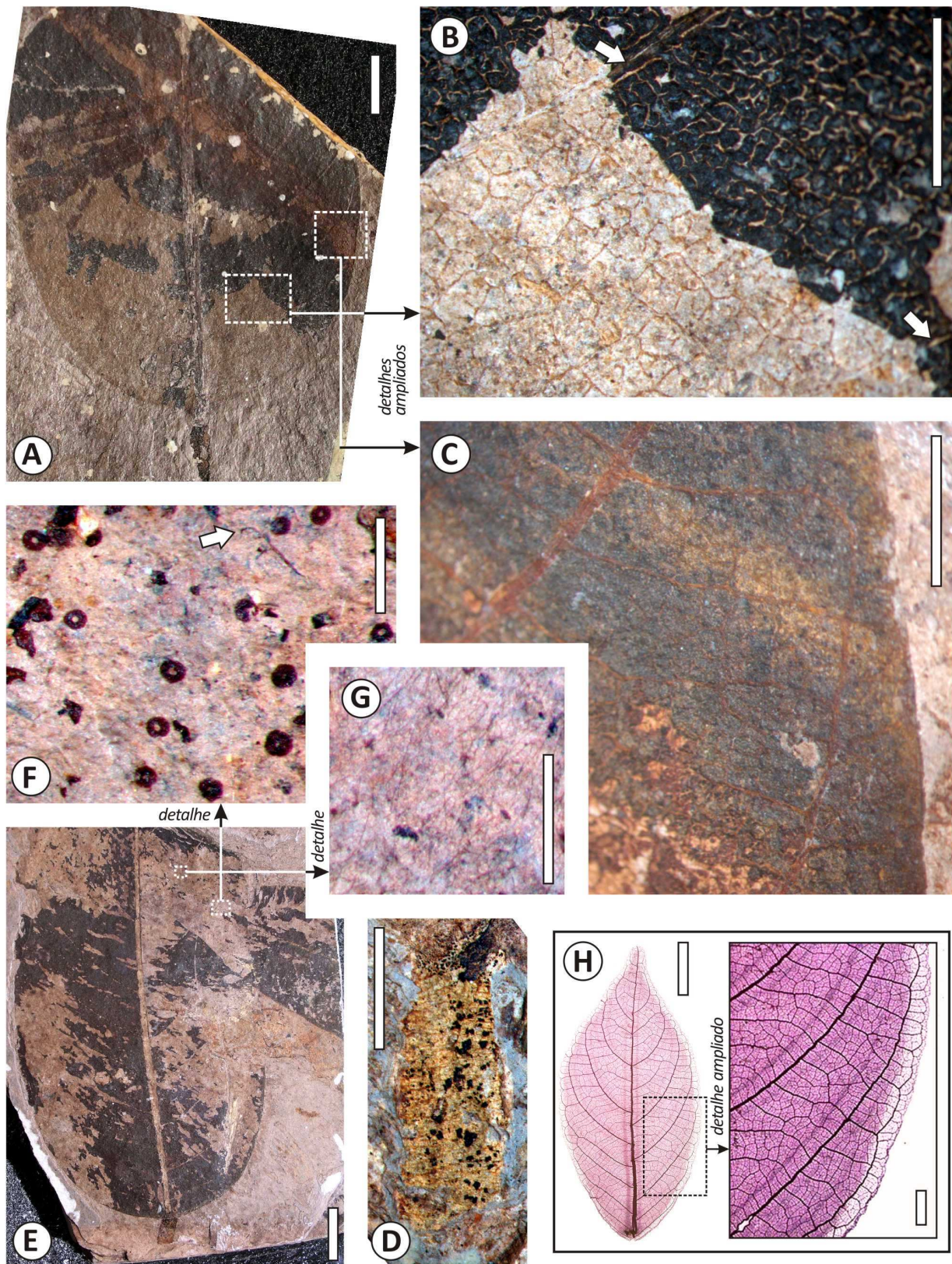
O presente estudo expandiu a circunscrição de *C. fonsecanensis* (Berry, 1935), aportando novos detalhes do pecíolo e da 3^a ordem de nervação em diante, além do indumento,

preservado na forma de tricomas tipo pelos simples (Figs. 5.5F–G). Há a possibilidade de que estes últimos representem tricomas combretáceos, o que dá base à identificação em *Combretum* Loefl. Entretanto, apenas a análise anatômica, em detalhe, da base compartimentada destes tricomas (Stace, 2007) confirmaria decisivamente estas afinidades.

Oliveira-e-Silva (1982) considerou *C. fonsecanensis* análoga à folha da espécie moderna *Combretum duarteanum* Cambess., hoje amplamente distribuída no Cerrado, Caatinga e Mata Atlântica do Brasil (Marquete e Valente, 2010). De fato, em ambas o sistema de nervação é bem similar, como por exemplo, as nervuras $2^{\text{árias}}$ broquidódromas a eucamptódromas e os abundantes arcos marginais (Fig. 5.5H). Mas, embora possa haver variação, todas as folhas de *C. duarteanum* aqui analisadas tinham base cuneada a convexa (Fig. 5.5H), sendo que em nenhuma delas a base era arredondada como nos fósseis (Figs. 5.5A,E). Além disso, em *C. duarteanum* foram observadas, a olho nu, inúmeras pontoações brancas na lâmina, sobretudo adaxialmente (tricomas glandulares tipo escama), que não foram encontradas no fóssil.

Outra ressalva que coloca em dúvida a identificação em Combretaceae é que em grande parte dos espécimes do morfotipo FS09 foram observados pecíolos inflados (proximalmente dilatados) e transversalmente estriados (Fig. 5.5D), o que permite então interpretá-los como pecíolos pulvinados típicos de leguminosas (Fabaceae). Assim, a presente análise não foi conclusiva sobre as afinidades do morfotipo FS09 (Combretaceae ou Fabaceae?).

Figura 5.5. Morfotipo FS09 (A–G) e comparação com a folha moderna de *Combretum duarteanum* Cambess. (H). A–C: DGM-Pb-1091; D: DGM-Pb-1093; E–G: DGM-Pb-0728; H: folha diafanizada [J.A. Ratter R2684, UEC]: **A.** Folha elíptica broquidódroma a eucamptódroma, base arredondada e pecíolo inflado; **B.** Detalhe da nervação; **C.** Detalhe da nervação marginal arqueada; **D.** Detalhe do pecíolo estriado; **E.** Folha quase oblonda de base arredondada e pecíolo inflado estriado. **F.** Detalhe dos discos microthyrioides (fungos) e de tricoma simples e espesso (seta); **G.** Detalhes de abundantes tricomas simples, finos e longos. **H.** Folha e detalhes da nervação. Barras de escala = 10 mm (exceto em B–D e detalhe ampliado em H = 2 mm; F–G = 0,5 mm). (→)



MORFOTIPO FS10

Folha ovada mesófila, de ápice acuminado (com aréolas grandes e tricomas tipo estrelados)

(Figs. 5.6A–H)

Proposta de afinidade: Combretaceae (Combretinae) (?) ou Euphorbiaceae (?).

Amostras analisadas: 02 (DGM-Pb-0111, 1761 frente).

Morfoespécie: *Combretum crandallii* (Oliveira-e-Silva, 1982).

Preservação dos espécimes: Compressões e impressões de folhas organicamente desconectadas, incompletas (sem a base preservada). Todos os espécimes apresentaram discos $\pm$ circulares, distribuídos esparsa a frequentemente ($5\text{--}15/\text{mm}^2$) na superfície da lâmina (aréolas) e recobrimdo nervuras $1^{\text{ária}}$ e $2^{\text{árias}}$, diminutos a médios ($0,05\text{--}0,10$ mm diâmetro), de coloração marrom escura (Fig. 5.6H). Tais estruturas são aqui interpretadas como corpos de frutificação (ascomas) de fungos fósseis epifolares microthyrioides (Ascomycota, Fungi). Indício de dano por herbivoria (espécime DGM-Pb-0111: alimentação por perfuração, aproximadamente circular, 0,7 mm diâmetro maior, com borda de reação delimitada, Fig. 5.6D).

Descrição: Morfologia. Folha simples, lâmina ovada a ovada estreita, ligeiramente assimétrica, $100\text{--}(> 113)$ mm comprimento, $64,5\text{--}69$ mm largura, proporção laminar 2:1, mesófila ($4.000\text{--}(> 4.859)$ mm^2), ápice agudo ($80^\circ\text{--}90^\circ$), convexo-acuminado e margem inteira. Nervura $1^{\text{ária}}$ pinada, moderada ($0,4\text{--}1,2$ mm largura), reta. Nervuras $2^{\text{árias}}$ broquidódromas a eucamptódromas, > 09 pares, $0,1\text{--}0,6$ mm espessura, alternas (distal) a subopostas (proximalmente), espaçadas irregularmente, emergindo em ângulos agudos ($50^\circ\text{--}70^\circ$). Inter $2^{\text{árias}}$ frequentes. $3^{\text{árias}}$ percorrente mistas opostas/ alternadas (mas predominantemente opostas), de curso reto a sinuoso, ângulos da $3^{\text{ária}}/1^{\text{ária}}$ obtusos ($95^\circ\text{--}140^\circ$). $4^{\text{árias}}$ percorrentes predominantemente opostas. Nervuras de 5ª ordem reticuladas tipo poligonal predominantemente regular, formando aréolas bem desenvolvidas (4–5 ou mais lados) e médias a grandes ($0,6\text{--}1,2$ mm). Nervuras de terminação livre ausentes. Nervação última marginal arqueada. *Indumento foliar.* Tricomas tipo pelos simples, espessos ($0,01\text{--}0,03$ mm), curtos a longos ($0,1\text{--}0,4$ mm), isolados, eretos ou curvados, frequentes ($30\text{--}70/\text{mm}^2$), de distribuição laminar marginal e apical, especialmente recobrimdo a nervura $1^{\text{ária}}$, conferindo aspecto pubescente. De ocorrência rara (apenas na área intercostal da porção média da amostra DGM-Pb-0111, Fig. 5.6C), estão preservados tricomas

ramificados (estrelados), portadores de 5–7 braços apicais longos e sinuosos, atingindo, individualmente, até 0,18 mm de comprimento.

Comparações. O morfotipo FS10 difere dos anteriores pela combinação de uma lâmina mesófila ovada acuminada (Figs. 5.6A, G) com areolação bem desenvolvida, de tamanho médio a grande (Figs. 5.6E–F). Tais características haviam sido descritas anteriormente, integrando o conjunto diagnóstico da morfoespécie *Combretum crandalii*, reconhecida por Oliveira-e-Silva (1982) na Formação Fonseca. Com base no padrão de nervação $2^{\text{ário}}$ (broquidódromo a eucamptódromo) e $3^{\text{ário}}$ (predominantemente percorrente oposto), (Figs. 5.6A, E, G), Oliveira-e-Silva (1982) relacionou a folha fóssil à espécie moderna *Combretum rotundifolium* Rich., nativa da Amazônia (Marquete e Valente, 2010), comparação que se revelou muito pertinente dadas as similaridades compartilhadas da arquitetura, desde a forma ovada acuminada até o padrão de nervação $2^{\text{ária}}$ e $3^{\text{ária}}$ já caracterizados (Fig. 5.6I).

Na presente investigação, foram observados no indumento fóssil tricomas tectores simples, espessos e pontiagudos que cobriam abundantemente as nervuras, especialmente no ápice da folha (Fig. 5.6B). A análise anatômica, em detalhe, destes tricomas poderia confirmar a hipótese de afinidades em *Combretum* Loebl., já que tipicamente tais “pelos combretáceos” são compartimentados na base (Stace, 2007).

Embora não foi possível verificar aquela característica, outras evidências parecem desfavorecer a identificação em *Combretum*: (1) nenhum dos espécimes analisados apresentou tricomas escamiformes. Neste gênero, tais tricomas glandulares encontram-se diagnosticamente associados aos “pelos combretáceos”, e suas características têm grande utilidade taxonômica (Stace, 2007); (2) ao invés de escamas na lâmina foliar, foram observadas

algumas estruturas distalmente ramificadas, portando longos e sinuosos braços apicais (Fig. 5.6C), sendo interpretadas como possíveis tricomas estrelados. Tricomas com a porção distal muito ramificada não ocorrem em Combretaceae, sendo que o tipo que mais se aproxima desta condição são os incomuns tricomas observados em *Strephonema*, mas apenas bibraquiados (Stace, 2007).

Tricomas estrelados ocorrem convergentemente em inúmeras famílias de angiospermas, como por exemplo, em Annonaceae, Euphorbiaceae, Fagaceae, Malvaceae s.l., Solanaceae, Siparunaceae e Styracaceae (p. ex., Metcalfe e Chalk, 1979), citando apenas algumas delas, o que dificulta e torna mais complexa a análise comparativa. Assim, a presença do tricoma estrelado não confirma a identificação em Combretaceae e possibilita testar outras hipóteses taxonômicas para o morfotipo FS10, A organização dos braços destes tricomas em um pequeno disco central (Fig. 5.6C) aproxima-os, por exemplo, dos tricomas presentes no indumento de *Duguetia* (Annonaceae), *Croton* (Euphorbiaceae) e *Styrax* (Styracaceae), (Keller, 2004).

FOLHAS SIMPLES COM NERVURA INTRAMARGINAL (morfotipos FS11–13):

MORFOTIPO FS11

Folha elíptica estreita, micrófila e acuminada (com numerosas nervuras 2^{árias})

(Figs. 5.7A–I)

Proposta de afinidade: Primulaceae (?) ou Myrtaceae.

Amostras analisadas: 04 (DGM-Pb-0742 parte e contraparte, 1066; UFRJ-Pb-0245).

Morfoespécies consideradas próximas: *Myrsine braziliana* (Berry, 1935) (?); *Myrcia rostrataformis* (Hollick e Berry, 1924); *Syzygioides americana* (Manchester et al., 1998).

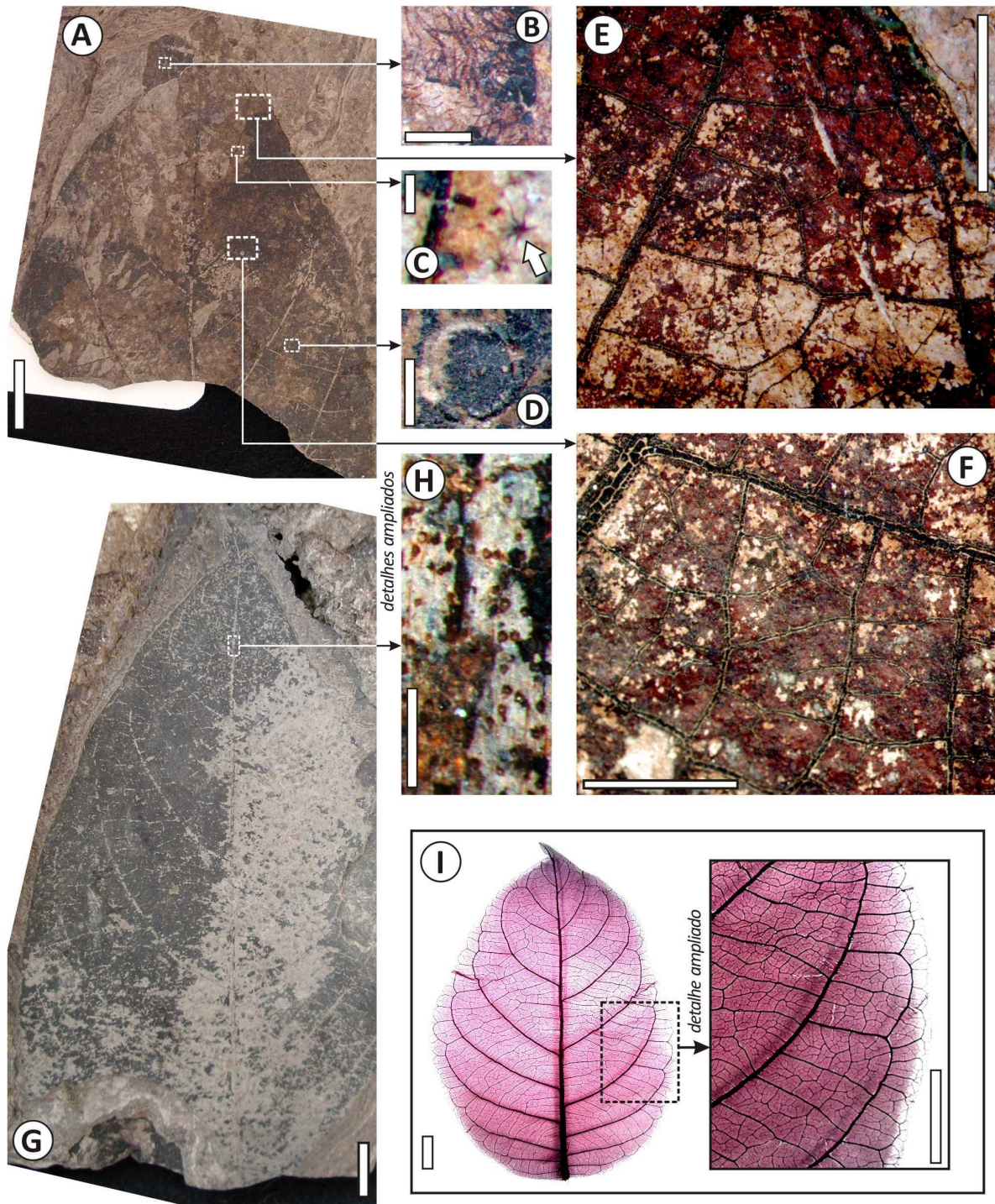


Figura 5.6. Morfotipo FS10 (A–H) e comparação com a folha moderna de *Combretum rotundifolium* Rich. (I). A–F: DGM-Pb-0111; G–H: DGM-Pb-1761 frente; I: folha diafanizada [S.A. Fontella 3454, UEC]: **A.** Folha ovada acuminada broquidódroma a eucamptódroma; **B.** Detalhe da nervura 1^{ária} e tricomas simples; **C.** Detalhe dos tricomas estrelados; **D.** Detalhe da perfuração (herbivoria); **E–F.** Detalhes da nervação (aréolas grandes); **G.** Folha ovada acuminada. **H.** Detalhe dos discos microthyrioides (fungos). **I.** Folha e detalhe da nervação. Barras de escala = 10 mm (exceto em E = 5 mm; F = 2 mm; B, D e H = 0,5 mm; e C = 0,1 mm).

Preservação dos espécimes: Compressões e impressões de folhas incompletas e isoladas. Indícios de danos por herbivoria (espécimes DGM-Pb-0742 e 1066: alimentação marginal por excisão, sucessivos recortes aproximadamente elípticos e profundos, área total de excisão de 36–63 mm², com tecido de reação delimitando a borda, Figs. 5.7B, G). Possíveis pontos circulares escuros na lâmina, talvez glandulares (espécime DGM-Pb-0742, Fig. 5.7E).

Descrição: Morfologia. Folha simples, pecíolo longo (> 5,5 mm comprimento por 2 mm largura), lâmina elíptica estreita a muito estreita, 82–100 mm de comprimento preservado, 18–22 mm largura máxima, proporção laminar >3,8–4,5:1, micrófila (>984–(>1.246) mm²), lâmina e base aproximadamente simétricas, ápice agudo (75°), convexo acuminado, ângulo base agudo (65°), base cuneada e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada (1,0–1,5 mm largura proximal), reta. Nervuras 2^{árias} muito numerosas (>38 pares), cujos arcos marginais de curvatura pouco pronunciada se unem em uma nervura única, paralela à margem (nervura intramarginal que coleta, inclusive, as inter2^{árias}), alternas a subopostas, espaçadas regular a irregularmente, emergindo em ângulos agudos (45°–55°). Inter2^{árias} muito frequentes, comumente confundidas com as secundárias. Nervuras 3^{árias} de curso reto a sinuoso ramificam-se irregularmente, sem formar um retículo terciário organizado e distinto. Demais categorias indistinguíveis. Nervuras de terminação livre ausentes. Nervação última marginal arqueada. Pontos circulares escuros na lâmina. *Indumento foliar.* Tricomas tipo pelos simples, espessos (0,02–0,04 mm), longos (até 0,5 mm de comprimento), eretos ou curvados, recobrimdo a lâmina (até 20/mm²), sobretudo próximos à nervura 1^{ária} e 2^{árias} (Fig. 5.7E).

Comparações. O morfotipo FS11 combina uma lâmina micrófila elíptica, aproximadamente simétrica, muito estreita (Figs. 5.7A, H) e acuminada (Fig. 5.7F) com uma nervura intramarginal que coleta os arcos de curvatura pouco pronunciada das numerosas 2^{árias} (Figs. 5.7C–D, G, I). Características similares já tinham sido descritas para *Myrsine braziliana* da Formação Fonseca (Berry, 1935), muito embora no espécime figurado no protólogo (fig. 5, Plate IV, Berry, 1935: 594) não fica muito evidente a presença da nervura intramarginal (sobretudo na margem esquerda da lâmina), além de se notar possíveis diferenças na nervação 3^{ária}

(aparentemente percorrente oposta, diferentemente do padrão de ramificação irregular aqui observado, Figs. C, I). Assim, a presente análise indica que o morfotipo FS11 pode ser próximo da morfoespécie *M. braziliana*, mas não exatamente equivalente.

Berry (1935) comparou a morfologia de *M. braziliana* com a da moderna *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. ex Roem. e Schult, nativa do Cerrado e Mata Atlântica do Brasil (Freitas e Carrijo, 2010). De fato, folhas geralmente elípticas estreitas, acuminadas, de base aguda, com numerosas nervuras $2^{\text{árias}}$ são hoje comumente verificadas em espécies de *Myrsine* L. (Primulaceae), p. ex. Freitas e Kinoshita (2005), além da presença de cavidades secretoras lineares na lâmina (que aqui, poderiam estar sendo confundidas com a nervação $2^{\text{ária}}$ e $\text{inter}2^{\text{ária}}$, muitas vezes indistinguíveis nos fósseis, Figs. 5.7C, I) e de margens ligeiramente revolutas (característica que não foi possível ser verificada em estado fóssil).

Embora sejam pertinentes as comparações em Primulaceae, não se pode descartar a possibilidade de afinidades do morfotipo FS11 em Myrtaceae: folhas elípticas estreitas e acuminadas com nervura intramarginal bem evidente (Klucking, 1988) também são comumente observadas em representantes modernos da tribo Myrteae, como por exemplo, *Eugenia punicifolia* (Kunth.) DC., *Myrcia neocambessedesana* E.Lucas e Sobral e *Myrciaria delicatula* (DC.) O.Berg, nativas ou endêmicas da Mata Atlântica do Brasil (Sobral *et al.*, 2012). A identificação de FS11 em Myrtaceae seria favorecida pela possível presença de pontos escuros de provável natureza glandular na lâmina fóssil que, associados aos tricomas simples, espessos e pontiagudos (Fig. 5.7E) exemplificam estruturas epidérmicas que se esperaria encontrar em folhas de Myrtaceae (Wilson, 2011), e também presentes naquelas espécies comparadas.

Myrcia rostrataformis, do Mioceno da Bahia (Hollick e Berry, 1924), também compartilha da mesma arquitetura mirtofilica de FS11. Entretanto, ela difere por apresentar forma praticamente falcada, nervuras 2^{árias} que frequentemente se ramificam em forquilhas próximas da margem, além de uma nervação 3^{ária} que nos espécimes figurados por Hollick e Berry (1924) parece ser percorrente alternada (mas que na espécie moderna comparada pelos mesmos autores, *Myrcia splendens* (Sw.) DC., forma um retículo irregular de aréolas bem desenvolvidas).

Fittipaldi *et al.* (1989) também observou espécimes na Formação Itaquaquacetuba (Bacia de São Paulo) que exibiam lâmina micrófila oblongo-lanceolada acuminada ligeiramente falcadas, identificando-os como *M. rostrataformis*. Além das características comuns, reportou a presença de pontos escuros na lâmina, interpretando-os como numerosas glândulas que junto com a nervura “coletora” intramarginal permitiriam identificar o fóssil em Myrtaceae (Fittipaldi *et al.*, 1989). Embora seja possível que haja aqui também pontos escuros circulares preservados no fóssil junto com os tricomas (Fig. 5.7E), a qualidade da preservação no espécime deixa a desejar e não se confirma se os pontos escuros são restos de material carbonificado da lâmina.

A grosso modo, o mesmo tipo de arquitetura presente em FS11 também pode ser encontrado no grupo dos eucaliptos (tribo Eucalypteae), hoje de distribuição australasiana. Mas nestes, a forma da lâmina adulta é linear a lanceolada, simétrica e falcada, associada a uma base aguda e decorrente (Wilson, 2011), inclusive em suas formas fósseis encontradas na América do Sul (Gandolfo *et al.*, 2011), características que não foram claramente observadas no presente morfotipo. Além disso, tricomas espessos e longos (Fig. 5.7E) não estão presentes em folhas adultas de eucaliptos modernos, com exceção das lâminas jovens que podem apresentar tipos peculiares de tricomas (Ladiges, 1984).

Interessante notar que alguns dos espécimes figurados por Hollick e Berry (1924) e Fittipaldi *et al.* (1989), identificados como *Myrcia rostrataformis*, apresentam a mesma forma lanceolada estreita a falcada, pontos escuros (glândulas laminares), uma porção proximal de aparência “torcida” (que poderia resultar do hábito pendente das folhas) e uma nervura intramarginal conspícua, características tipicamente encontradas em *Eucalyptus* L’Hér., inclusive em estado fóssil (Hermsen *et al.*, 2012). A confirmação desta possível afinidade ampliaria ainda mais a distribuição pretérita da tribo Eucalypteae (para dentro do território brasileiro), admitida ao menos para o sul da América do Sul no Eoceno (Hermsen *et al.*, 2012).

Syzygioides americana, do Eoceno do Colorado, EUA (ocorrendo especialmente na Formação Green River, Manchester *et al.*, 1998), é outra Myrtaceae fóssil cuja comparação merece destaque: suas folhas elípticas estreitas, comumente micrófilas, acuminadas e com numerosas nervuras 2^{árias} emergindo em ângulos agudos de 35°–65° (Manchester *et al.*, 1998) apresentam praticamente as mesmas características observadas no morfotipo FS11. Para completar, há também em *S. americana* uma nervura intramarginal muito próxima (a 0,5–1,0 mm) da margem, que coleta os arcos pouco pronunciados das 2^{árias}. As nervuras 3^{árias}, irregularmente percorrentes e um tanto sinuosas, conectam-se também à nervura intramarginal e delimitam áreas alongadas (Manchester *et al.*, 1998). No morfotipo FS11, as 3^{árias} foram descritas como de curso reto a sinuoso, ramificando-se irregularmente, sem formar um retículo organizado e distinto (Figs. 5.7C, I), o que se aproxima mais ou menos do padrão encontrado em *S. americana*. Apesar de todas aquelas semelhanças, Manchester *et al.* (1998) não reportaram a presença de tricomas espessos e nem de pontos escuros glandulares nas lâminas de *S. americana*, diferentemente do que foi aqui observado (Fig. 5.7E).

Manchester *et al.* (1998) consideraram suas folhas muito parecidas com as de *Syzygium*, gênero moderno nativo da Australásia e África, embora alertassem que a aparente similaridade não implicaria necessariamente em afinidades. Isto porque o tipo de inflorescência preservada (cimosa com frutos coriáceos), organicamente conectada àquelas folhas, resultava numa combinação inusitada não encontrada em qualquer gênero hoje conhecido de Myrtaceae, e assim, os autores erigiram *Syzygioides* como uma linhagem extinta de afinidades desconhecidas.

MORFOTIPO FS12

Folha elíptica acuminada (com nervuras 2^{árias} quase perpendiculares, tricomas simples, tricomas com braços radiais, tricoma bibrachiado e pontos escuros)

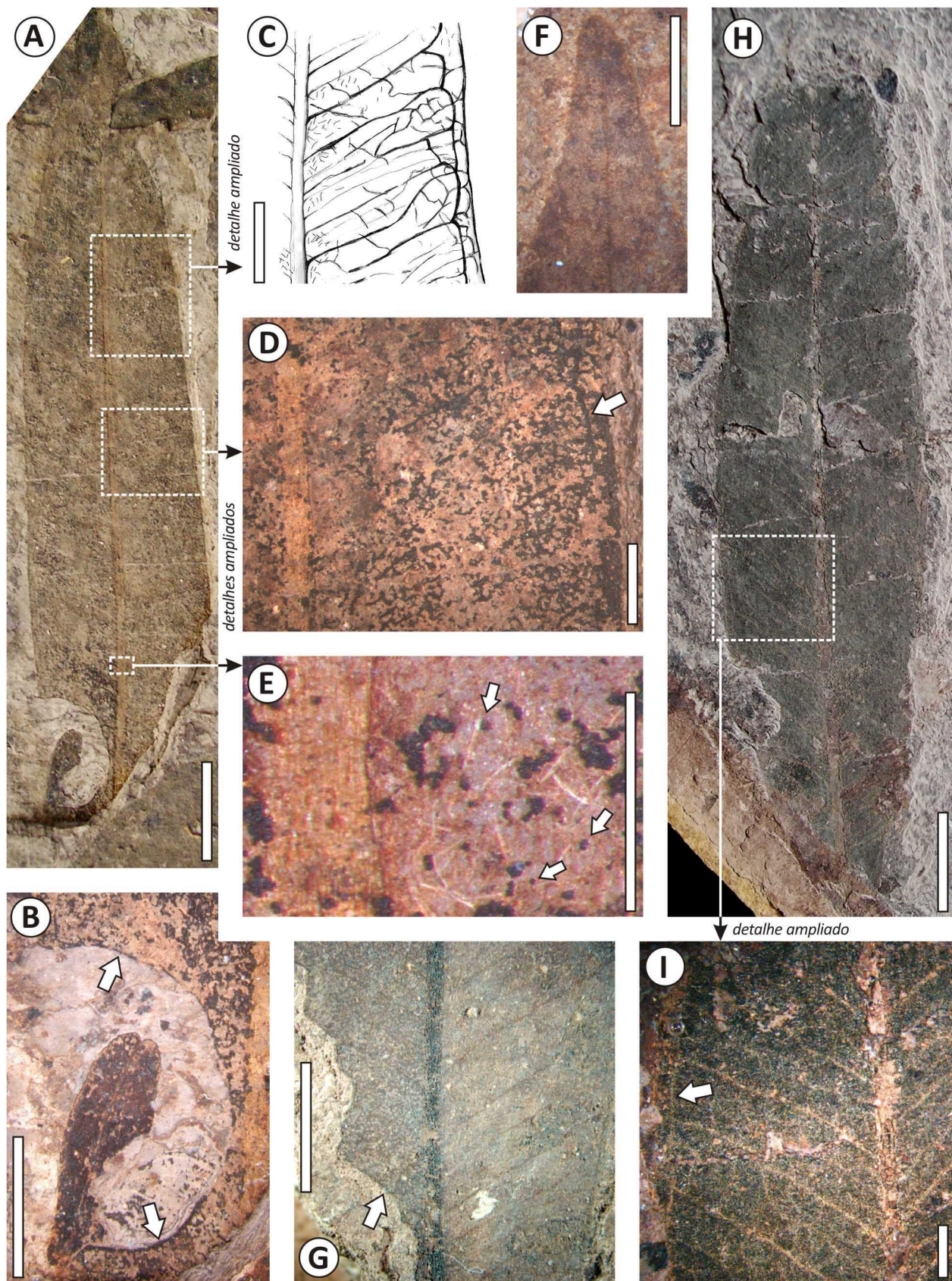
(Figs. 5.8A–J)

Afinidade: grupos *Myrcia* s.l., *Myrceugenia* e *Eugenia* (tribo Myrteae, Myrtaceae).

Amostras analisadas: 02 (DGM-Pb-0744 parte e contraparte).

Preservação dos espécimes: Compressão e impressão de folha desconectada, sem pecíolo preservado. Indícios de danos por herbivoria (alimentação marginal por excisão, sucessivos recortes aproximadamente elípticos a circulares, pequenos a grandes, superficiais a profundos, área herbivorada aproximada de 24 mm², com tecido de reação mais enegrecido delimitando a borda, Figs. 5.8A, C). Estrutura ovoide (0,7 mm por 0,4 mm), transversalmente segmentada, com borda protuberante também segmentada (Fig. 5.8K), interpretada como possível exoesqueleto de larva de inseto indeterminado (interação planta-inseto), talvez algum tipo de hemíptero, como cochonilha-de-escama (?). Pontos circulares escuros distribuídos na lâmina (Figs. 5.8C, F–H), talvez de natureza glandular (glândulas laminares).

Figura 5.7. Morfotipo FS11 (A–I). A–E: DGM-Pb-0742 parte; F–G: DGM-Pb-1066; H–I: UFRJ-Pb-0245: **A.** Folha micrófila elíptica estreita; **B.** Detalhe do dano (herbivoria) com tecido de reação (setas); **C.** Detalhe com desenho da nervação 2^{ária} e tricomas; **D.** Detalhe da nervura intramarginal (seta); **E.** Detalhe dos tricomas e possíveis pontos escuros preservados (setas). **F.** Detalhe do ápice; **G.** Detalhe da nervação e dano (seta). **H.** Folha micrófila elíptica estreita. **I.** Detalhe da nervação 2^{ária} com nervura intramarginal (seta) e 3^{ária} ramificada irregularmente. Barras de escala = 10 mm (exceto em B–C e F–G = 5 mm; D e I = 2 mm; e E = 1 mm). (→)



Descrição: Morfologia. Folha simples, lâmina elíptica, 65 mm comprimento por 28 mm largura máxima, proporção laminar 2,3:1, micrófila (1.365 mm^2), proximalmente assimétrica e distalmente simétrica, ápice agudo (75°), acuminado (com ponta de 3,9 mm), ângulo base agudo (90°), base cuneada, margem predominantemente inteira (mas com poucas crenulações de até 0,30 mm cada uma, no ápice) e pontos circulares escuros (possíveis glândulas laminares), diminutos a grandes (0,02–0,06 mm diâmetro), distribuídos de maneira frequente na lâmina. Nervura 1^{ária} pinada (1,3–0,7 mm largura proximal), reta. Nervuras 2^{árias} broquidódromas fracas, 16 pares, em média 0,15 mm de largura, cujos arcos marginais de curvatura pouco pronunciada se unem em uma nervura única, paralela e próxima (0,5–1,5 mm de distância) da margem (nervura intramarginal, que coleta, inclusive, as inter2^{árias}). Nervuras 2^{árias} alternas a subopostas, com espaçamento quase regular, diminuindo proporcionalmente no sentido distal e proximal, emergem em ângulos agudos na porção média da lâmina (70° – 80°), mas praticamente perpendiculares (90°) no ápice e especialmente na metade direita da lâmina, sendo mais agudos (55° – 60°) na base. Nervuras inter2^{árias} comumente uma por área intercostal, tênues (bem menos espessas do que as 2^{árias}), e paralelas às 2^{árias}. Nervuras 3^{árias} predominantemente percorrentes alternadas, de curso comumente reto, e ângulos predominantemente obtusos (150° – 160°) em relação à 1^{ária}. Nervuras 4^{árias} se anastomosam entre si e com outras ordens para formar um reticulado poligonal irregular. Nervuras de 5^a ordem indistinguíveis das 4^{árias}. Areolação moderada a bem desenvolvida, com aréolas de forma mais ou menos consistente, geralmente 3–6 lados, mas de tamanho variável (0,05–0,20 mm^2 de área/aréola), vênulas de terminação livre ausentes. Nervação última marginal arqueada.

Indumento foliar. Tricomas tipo pelos simples, não ramificados, espessos (0,01–0,02 mm), pontiagudos, curtos a longos (0,1–0,25 mm comprimento), eretos ou curvados, isolados na lâmina ou abundantemente recobrimo (até $80/\text{mm}^2$) as nervuras 2^{árias} e inter2^{árias} (Figs. 5.8F–H, J). De ocorrência menos frequente, há quatro tipos incomuns de estruturas epidérmicas interpretadas também como tricomas: (1) protuberância compondo um tufo em forma de rastelo, com uma base alargada (0,08 mm de diâmetro maior), fixada próxima à axila inferior da nervura 2^{ária} da 5^a área intercostal (da base para o ápice), da qual se ramificam distalmente 5 braços eretos, rígidos e paralelos, espessos (0,02 mm) e pontiagudos, o maior deles atingindo até 0,3 mm de comprimento (Fig. 5.8E); (2) base circular escurecida e aparentemente protuberante (0,1 mm de diâmetro maior) na qual se insere, mais ou menos centralmente, um único tricoma longo (até 0,18 mm) e espesso (0,01 mm), reto e pontiagudo (Fig. 5.8F); (3) Tricomas aparentemente pseudoestrelados, formados por uma base correspondente a um semicírculo (0,03 mm largura) ou a um disco elíptico (0,08 mm diâmetro maior), onde se inserem radialmente 4–6(?) braços apicais, espessos (0,01 mm), curtos a longos (0,04–0,08 mm), retos a curvados

(Fig. 5.8G); e (4) tricoma bibraquiado, cuja base é um pedículo curto, com dois braços opostos, bem espessos (0,02 mm largura), longos (até 0,25 mm comprimento), sinuosos e pontiagudos (Fig. 5.8H).

Comparações. O morfotipo FS12 exibe um conjunto estereotipado de características foliares que são comumente verificadas em representantes da ordem Myrtales, como a nervação 1^{ária} pinada, 2^{ária} broquidódroma e 3^{ária} obliquamente a irregularmente percorrente (Figs. 5.8A–D, I), (Hickey e Wolfe, 1975; Dahlgren e Thorne, 1984), que combinadas a uma nervura intramarginal distinta (Figs. 5.8A–B, D), permitem inferir afinidades particulares em Myrtaceae (Klucking, 1988; Cardoso e Sajo, 2006; Wilson, 2011).

Afinidades em Myrtaceae. Aliada àquele padrão de nervação, as folhas desta família são frequentemente pontoadas por estruturas conspícuas de natureza glandular, com aspecto de pontos translúcidos (cavidades secretoras) ou ainda de pontos escuros (opacos, glândulas laminares), Metcalfe e Chalk (1979), Landrum e Kawasaki (1997), estando os últimos possivelmente presentes no morfotipo FS12 (Figs. 5.8C, F–H).

Evidências do indumento fóssil parecem também confirmar a identificação em Myrtaceae: os tricomas mais comuns nesta família, quando presentes, são simples, pontiagudos, mais ou menos retos, com parede relativamente espessa, unicelulares e desprovidos de célula pedal (Gomes *et al.*, 2009; Wilson, 2011). Embora não tenham sido analisados em detalhe (quanto à organização celular ou da base), ao menos pode se confirmar a presença de tricomas não ramificados, espessos e agudos distribuídos na lâmina (Figs. 5.8F–H) e recobrendo abundantemente as nervuras, inclusive suas axilas (Fig. 5.8 J).

Embora este tipo padrão de tricoma seja uma sinapomorfia compartilhada com Vochysiaceae (família mais proximamente relacionada à Myrtaceae entre as Myrtales, Conti *et*

al., 1997), e também embora ali ocorra o mesmo conjunto foliar estereotipado do fóssil, em Vochysiaceae as folhas carecem de pontos glandulares (translúcidos ou escuros) diferentemente de Myrtaceae (Landrum e Kawasaki, 1997), o que exclui tal identificação.

Além dos pelos não ramificados, também foram observados no fóssil, menos frequentemente, outros quatro possíveis tipos de tricomas: (1) tufo em forma de rastelo, de braços alongados e eretos, na axila inferior da nervura 2^{ária} (Fig. 5.8E), (2) tricoma simples que emerge de uma base circular protuberante e escurecida que se assemelha a uma glândula emergente (Fig. 5.8F); (3) tricomas aparentemente ramificados, pseudoestrelados, cujos braços apicais, retos a sinuosos, emergem de uma base mais dilatada (Fig. 5.8G); e (4) tricoma possivelmente bibraquiado, em forma de T, com longos e sinuosos braços (Fig. 5.8H). Aparentemente, com exceção do tufo em rastelo, todos os outros tipos de tricomas do fóssil têm correspondentes no indumento hoje verificado em certas mirtáceas modernas.

Conforme Wilson (2011), além do tipo padrão, tricomas menos comuns ocorrem em Myrtaceae, na forma de: (1) pelos bibraquiados, unicelulares, em forma de T, com pedúnculo curto e braços iguais ou desiguais em tamanho, que são tipicamente encontrados em certos gêneros sul-americanos da tribo Myrteae (*Calyptanthus*, *Gomidesia*, *Marlierea* e *Myrcia*, além de *Eugenia* e *Myrceugenia*), Kawasaki e Landrum (1997); (2) conspícuas glândulas emergentes com cerda em *Angophora* e *Corymbia* (tribo Eucalypteae), e (3) pelos unicelulares e espessos que, irradiando sobre glândulas de óleo, formam um agrupamento de aparência pseudoestrelada em *Eucalyptus*, sendo os tipos (2) e (3) encontrados apenas em lâminas jovens dos referidos gêneros australasianos (Ladiges, 1984); além de (4) pelos verdadeiramente estrelados (multicelulares e complexos), observados no australasiano *Rhodamnia*, Myrteae

(Wilson, 2011), assim como em Melastomataceae, família de Myrtales filogeneticamente próxima (Dahlgren e Thorne, 1984).

A presença do tricoma bibraquiado leva a crer que o morfotipo FS12 seria afim dos seguintes grupos informais da tribo Myrteae: *Myrcia* s.l. (hoje contendo *Calyptranthes*, *Gomidesia*, *Marlierea* e *Myrcia* s.s.), *Myrceugenia* e *Eugenia*, já que este tricoma especial é considerado diagnóstico para aqueles gêneros neotropicais (Landrum e Kawasaki, 1997; Lucas *et al.*, 2007, 2011). Estudos moleculares estimam que a divergência dos ramos iniciais que originaram aqueles grupos ocorreu em algum tempo durante o Oligoceno–Mioceno, aproximadamente entre 28–16 Ma (Biffin *et al.*, 2010), intervalo cujo limite mais antigo está relativamente próximo da possível idade da Formação Fonseca (entre 34–28 Ma).

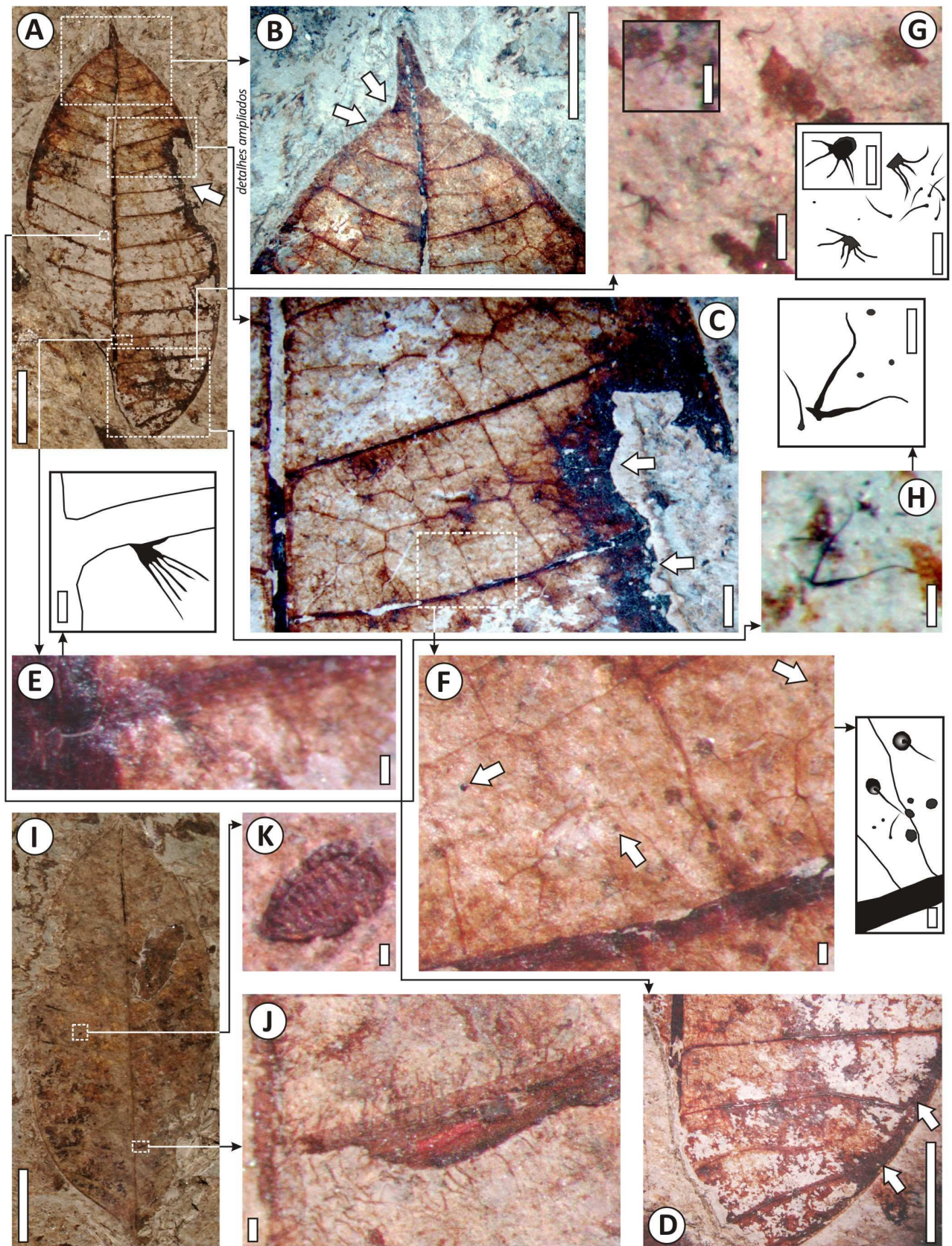
Por outro lado, a presença de tricomas aparentemente pseudoestrelados ou que irradiam de possíveis glândulas parece aproximar epidermicamente o fóssil a certas linhagens da tribo Eucalypteae, como *Angophora* e *Eucalyptus* (Ladiges, 1984), cujo tempo de divergência inicial foi datado entre o final do Eoceno e o início do Mioceno (Biffin *et al.*, 2010), portanto, outra comparação razoável. Apesar do fato de que tricomas diferenciados são observados apenas em estágios mais jovens das folhas daqueles eucaliptos, que são reconhecidamente heterófilas (Ladiges, 1984), a presente análise não tem elementos suficientes para confirmar se FS12 é uma lâmina jovem ou adulta. Interessante notar também que, como aventado por Ladiges (1984), o alongamento dos “braços” que irradiam das glândulas talvez tenha evoluído como um mecanismo anti-herbivoria em certas espécies de *Eucalyptus*. Coincidentemente, o próprio espécime aqui analisado de FS12 exibe claros indícios (Fig. 5.8A, C, K) da pressão exercida por herbívoros, o que justificaria a presença destes tipos incomuns de tricomas.

Apesar de todas as evidências discutidas, a presente comparação com os tricomas que ocorrem nas tribos modernas Myrteae e Eucalypteae não é conclusiva dada a limitação do tipo de análise. Embora a aparência seja muito sugestiva, não se pode confirmar definitivamente a homologia das estruturas comparadas apenas com base na análise sob estereomicroscópio.

Sobre a incomum diversidade de tipos de tricomas aparentemente ramificados no morfotipo FS12 (bibraquiados ou pseudoestrelados, por exemplo), não foi possível identificar sua estrutura (uni ou multicelular?) ou mesmo a organização de suas bases, assim como não se confirmou se os pontos circulares na lâmina são realmente de natureza glandular. Cabe ressaltar que, no caso das estruturas assinaladas como tricomas ramificados, há a possibilidade de que estes braços apicais sejam constituídos por hifas de fungos que colonizaram a superfície dos tricomas ou mesmo da epiderme foliar, como já reportado em espécies atuais do Cerrado no Brasil (Pereira-Carvalho *et al.*, 2009). Em adição, os pontos escuros poderiam ainda ser ascomas de fungos fósseis epifoliares, em formato de disco (Shi *et al.*, 2010).

Comparações com espécies modernas de Myrtaceae. Representando a principal dificuldade na identificação deste morfotipo, o estereótipo foliar de FS12 parece se repetir em várias linhagens atuais de Myrtaceae *sensu lato*: ocorrendo desde a subfamília mais basal, Psiloxylodeae, até nas tribos mais derivadas de Myrtoideae, como Myrteae e Eucalypteae.

Figura 5.8. Morfotipo FS12 (A–K) de Myrtaceae. A–H: DGM-Pb-0744 parte; I–K: DGM-Pb-0744 contraparte: **A.** Folha micrófila elíptica acuminada (nervuras 2^{árias} praticamente perpendiculares, broquidódromas com nervura intramarginal) com danos por herbivoria (seta); **B.** Detalhe do ápice com crenulações (setas); **C.** Detalhe da nervação 3^{ária} percorrente alternada e excisões marginais com borda de reação (setas); **D.** Detalhe da base com nervura intramarginal (setas); **E.** Detalhe do tufo de tricomas em rastelo; **F.** Detalhe da areolação com pontos escuros (glândulas laminares, setas), tricomas simples isolados ou em protuberâncias (talvez glândulas); **G.** Detalhe de tricomas simples ou com aparência pseudoestrelada (4–6 braços sinuosos irradiam da base); **H.** Detalhe de um tricoma simples (canto esquerdo) e de possível tricoma bibraquiado, além de pontos escuros; **I.** Lâmina foliar (contraparte); **J.** Abundantes tricomas simples em 2^{ária} da base; **K.** Estrutura ovoide segmentada (exoesqueleto de inseto [?]). Barras de escala = 10 mm (exceto em C = 1 mm; B e D = 5 mm; E–H e J–K = 0,1 mm). (→)



Abundantes glândulas laminares na forma de pontos escuros, nervuras 2^{árias} quase perpendiculares formadoras de uma nervura intramarginal próxima da margem e 3^{árias} percorrentes alternadas aproximam a folha de *Psiloxylon mauritianum* (Bouton ex Hook.f.) Baill. (Psiloxylloideae) ao fóssil. Entretanto, a forma obovada e a ausência de tricomas excluem afinidades com esta espécie hoje endêmica das Ilhas Maurício (Wilson, 2011).

Representantes de ramos basais da filogenia da tribo Myrteae, compondo um grupo formado por gêneros australasianos (Biffin *et al.*, 2010), apesar de não portarem tricomas bibraquiados, têm folhas muito comparáveis ao morfotipo FS12, como é o caso de *Gossia bamagensis*, *G. floribunda*, *G. hillii* e *Lenwebbia lasioclada* (Snow *et al.*, 2003). Apesar de apresentarem pontos glandulares e nervuras 2^{árias} broquidódromas fracas que emergem quase perpendicularmente, as folhas adultas comumente são glabras e quando não portam duas nervuras intramarginais, sendo a mais externa tênue e muito próxima da margem, como em *G. bamagensis* (ATRP, 2010), bem diferente de FS12.

Ao ser considerada apenas a combinação da nervação foliar com o tricoma possivelmente bibraquiado (Fig. 5.8H), são os grupos informais *Myrcia* s.l., *Myrceugenia* e *Eugenia* que aparentemente melhor acomodam o fóssil. Junto com o restante dos gêneros neotropicais (com exceção do andino *Tepualia*), tais grupos compõem os ramos mais derivados da filogenia da tribo Myrteae (Lucas *et al.*, 2007, 2011; Biffin *et al.*, 2010).

Uma análise de espécies brasileiras dos gêneros neotropicais com tricomas bibraquiados revelou quase vinte táxons que podem exibir lâminas foliares comparáveis à FS12.

Em *Calyptranthes* Sw., por exemplo, táxons de diferentes domínios fitogeográficos portam folhas de aparência similar ao fóssil, tais como os endêmicos da Mata Atlântica do

sudeste (*C. bimarginata* O.Berg e *C. langsdorffii* O.Berg), nativos da Amazônia (*C. bipennis* O.Berg e *C. multiflora* Poepp. ex O.Berg) ou endêmicos do Cerrado (*C. ovalifolia* Cambess.). Nenhuma daquelas espécies foi amostrada no estudo molecular filogenético de Lucas *et al.* (2011). Neste trabalho, os representantes amostrados de *Calypttranthes* ficaram agrupados no clado 1, por sua vez caracterizado por folhas de nervuras achatadas ou apenas impressas (adaxialmente) e com glândulas indistintas (Lucas *et al.*, 2011). Mesmo preservado como parte e contraparte, não se sabe exatamente qual é a face correspondente (adaxial ou abaxial) ao espécime do morfotipo FS12. De qualquer maneira, as nervuras do fóssil não parecem ser apenas achatadas ou levemente impressas (o que leva a crer que se trata da face abaxial preservada). Embora presentes nas aréolas, as glândulas podem ser também consideradas um tanto quanto indistintas, devido ao seu diâmetro muito reduzido (até 0,06 mm, Fig. 5.8F).

Em *Marlierea* Cambess., também são similares *M. bipennis* (O.Berg) McVaugh, nativa da Amazônia, e *M. excoriata* Mart., endêmica da Mata Atlântica. *M. clausseniana* (O.Berg) Kiaersk., espécie endêmica da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica, merece destaque nesta comparação por apresentar uma arquitetura foliar extremamente semelhante à do fóssil. O espécime aqui analisado e comparado ([H.S.Irwin, R.M.Harley e E.Onishi 30269, NY], NY Specimen ID: 00908441), proveniente da Serra do Espinhaço (Minas Gerais), porta folhas que, num mesmo ramo, podem variar de elípticas a elípticas estreitas, sendo as primeiras muito parecidas com o fóssil, nas dimensões e nos quase 20 pares de nervuras 2^{árias} broquidódromas fracas, que em alguns dos pares, emergem em ângulos praticamente perpendiculares (Kawasaki, 1989). *M. clausseniana* está posicionada no clado 2 de Lucas *et al.* (2011) que, assim como o clado 1, é caracterizado por nervuras achatadas e glândulas indistintas (Lucas *et al.*, 2011).

Em *Myrcia* DC., algumas espécies são mais ou menos comparáveis com a lâmina fóssil, como é o caso de *M. splendens* (Sw.) DC. Já *M. isaiana* Barroso e Peixoto é especialmente similar por portar folhas elípticas com apículos triangulares, 9–12 pares de nervuras $2^{\text{árias}}$ de superfícies pilosas (com tricomas simples não ramificados), inter $2^{\text{árias}}$ tênues, e lâminas obscuramente pelúcido-pontoadas (Barroso e Peixoto, 1990). Apesar de todas as semelhanças listadas, a folha de *M. isaiana* difere do fóssil pela textura superficial bulada, pela maior distância da nervura marginal até o bordo do limbo (2–3 mm) e pela aparente ausência de tipos especiais de tricomas (Barroso e Peixoto, 1990), como o bibraquiado presente no fóssil. *M. isaiana* e *M. splendens* foram agrupadas no clado 5 de Lucas *et al.* (2011), que também porta folhas com nervação achatada e glândulas indistintas.

Outro grupo que congrega espécies comparáveis é o clado 6 de Lucas *et al.*, (2011). Nele estão *M. aethusa* (O.Berg) N.Silveira, *M. pubipetala* Miq. e *M. venulosa* DC., muito similares ao fóssil em certos aspectos, como o da nervação caracteristicamente reticulada. Entretanto, tais folhas diferem do fóssil porque são frequentemente pontoadas por uma grande glândula em cada aréola, Lucas *et al.*, (2011), como no caso extremo de *M. heringii* D.Legrand, onde as glândulas são vistas mesmo a olho nu, devido ao seu tamanho avantajado.

Complementando-se as comparações, espécies comparáveis podem ser selecionadas em *Myrceugenia* O.Berg (*M. myrtoides* O.Berg) ou mesmo em *Eugenia* L. (*E. adenocarpa* O.Berg, *E. ferreiraeana* O.Berg, e *E. neoglomerata* Sobral).

Em adição, folhas de *Campomanesia* Ruiz e Pav. e de *Pimenta* Lindl. (grupo informal *Pimenta*, Myrteae) podem ter forma elíptica, margens com crenulações a remotamente denteadas (algo incomum em Myrtaceae, mas marcante em *Campomanesia*, Klucking, 1988),

nervuras inter²árias simples e de curso paralelo, tricomas simples recobrando nervuras ou em tufo nas axilas (em *Campomanesia*) e pontos escuros ou translúcidos nas lâminas. Mas nestes gêneros não há tricomas bibrâquios nem uma nervura intramarginal distinta (Cardoso e Sajo, 2006; de Oliveira *et al.*, 2011), diferentemente do morfotipo FS12.

O que se conclui a partir desta análise comparativa é que não apenas a arquitetura foliar e a nervação podem ser repetidamente observadas em vários representantes da tribo Myrteae, mas praticamente todos os caracteres morfológicos são considerados altamente homoplásticos, como também já foi afirmado para o clado *Myrcia* s.l. (Lucas *et al.*, 2011). Tal dificuldade pode ser estendida para outras linhagens ricamente diversas, como *Eugenia*, fazendo com que mesmo a identificação nestes gêneros de Myrtaceae seja hoje uma tarefa frequentemente complicada e frustrante, uma vez que não há limites genéricos consistentes baseados apenas na morfologia vegetativa (Lucas *et al.*, 2011). Posto isso, o morfotipo não pode ser exatamente acomodado em nenhum dos gêneros modernos comparados (até porque não há outras evidências preservadas, como filotaxia e estruturas reprodutivas). Possivelmente FS12 pertenceu ao tronco filogenético ancestral que depois de ramificado, originaria os grupos neotropicais *Myrcia* s.l., *Myrceugenia* e *Eugenia* (entre outros, ver filogenia, Biffin *et al.*, 2010).

Comparação com espécies fósseis de Myrtaceae. Nas Américas, várias morfoespécies eocenas a miocenas foram descritas em *Calyptanthus*, *Myrcia* ou *Eugenia* com base apenas em folhas isoladas (p.ex., Hollick e Berry, 1924) que carecem de detalhes da nervação ou indumento. Tais identificações problemáticas necessitam de revisão uma vez que faltam características diagnósticas para seu posicionamento em nível genérico ou até mesmo dentro de Myrtaceae (Manchester *et al.*, 1998; Danehy *et al.*, 2007), prejudicando as comparações.

Na própria Formação Fonseca, folhas notófilas oblongas, com mais de uma dezena de 2^{árias} broquidódromas-camptódromas foram identificadas como *Myrcia perfecta* por Oliveira-e-Silva (1982). Além de serem folhas maiores do que a do morfotipo FS12 (micrófila), em *M. perfecta* parece não se formar uma nervura intramarginal distinta, fato este confirmado já que tal estrutura não foi mencionada na descrição original por Oliveira-e-Silva (1982).

Uma folha do Eoceno médio da Patagônia argentina, com morfologia muito parecida foi ilustrada por Wilf *et al.* (2003a) e identificada preliminarmente como uma Myrtaceae de afinidades desconhecidas. A forma, a nervura intramarginal e as áreas intercostais são bem similares a FS12. Mas a diferença marcante quanto ao ângulo das 2^{árias} (mais agudos do que perpendiculares, fig.1F em Wilf *et al.*, 2003a, espécime MEF-0976, localidade 13, tufolitas Laguna del Hunco) e a idade mais antiga indicam que não são necessariamente o mesmo táxon.

MORFOTIPO FS13

Folha notófila elíptica broquidódroma (sem nervura intramarginal) densamente glandular, com tricomas adpressos nas nervuras, e tricomas simples e em tufo na lâmina
(Figs. 5.9A–H)

Afinidade: Curitiba Saliwon e Landrum (Myrteae, Myrtaceae).

Amostras analisadas: 02 (UFRJ-Pb-0250 [a], 0251 [b]).

Morfoespécie considerada equivalente: *Myrsia perfecta* (Oliveira-e-Silva, 1982).

Preservação dos espécimes: Compressão e impressão de folha desconectada, incompleta (pecíolo, porção apical e parte da margem direita faltando, mas a ponta do ápice encontra-se preservada apenas como impressão).

Descrição: Morfologia. Folha simples, lâmina elíptica, 94,4 mm de comprimento preservado (mas se considerada a ponta do ápice impressa, 108 mm) por 34 mm de largura máxima, proporção laminar 3,2:1, notófila ($>2.407,2 \text{ mm}^2$), ligeiramente assimétrica distalmente, ápice agudo (45°), possivelmente acuminado (ponta preservada apenas como impressão, 18,5 mm de comprimento por 6 mm de largura), ângulo base agudo (65°), base cuneada e margem inteira. Lâmina densamente pontuada por glândulas ($2\text{--}4/\text{mm}^2$), diminutas a grandes ($0,03\text{--}0,13 \text{ mm}$ de diâmetro maior), cujo aspecto individual é de um ponto circular a elíptico, escurecido (às vezes acastanhado), de onde emergem radialmente várias linhas paralelas e tênues (Fig. 5.9E), aqui interpretadas como fileiras de células epidérmicas dispostas radialmente ao redor da abertura de uma glândula secretora. Nervura $1^{\text{ária}}$ pinada ($1,5$ e $0,5 \text{ mm}$ de largura proximal e distal, respectivamente), reta (mas ligeiramente curvada no ápice acuminado). Nervuras $2^{\text{árias}}$ broquidódromas, 12 pares (ou mais, dependendo da contagem das $\text{inter}2^{\text{árias}}$, frequentemente confundidas com as $2^{\text{árias}}$), com $0,20 \text{ mm}$ de espessura proximal na porção média da lâmina, formando uma série de arcos bem proeminentes próximos ao bordo (distantes de $1\text{--}2 \text{ mm}$ da margem), que por sua vez se fecham frequentemente em ângulos quase retos ($95^\circ\text{--}110^\circ$), sem formar uma nervura intramarginal conspícua entre aqueles arcos e a margem da folha. Nervuras $2^{\text{árias}}$ subopostas a alternas, com espaçamento amplo e irregular na porção média, mas diminuindo proximal e distalmente, emergem em ângulos agudos ($70^\circ\text{--}80^\circ$), comumente de 75° na porção distal. Nervuras $\text{inter}2^{\text{árias}}$ geralmente 2 por área intercostal (especialmente nas áreas intercostais mais amplas na porção média e proximal da lâmina), de curso proximal paralelo às $2^{\text{árias}}$ adjacentes ou às vezes, praticamente perpendicular à nervura $1^{\text{ária}}$. Distalmente, as $\text{inter}2^{\text{árias}}$ perdem calibre e frequentemente se bifurcam, originando ramos que mantêm seu curso mais ou menos paralelo (conectando-se perpendicularmente aos arcos broquidódromos) ou que se conectam perpendicularmente às $2^{\text{árias}}$ ou $\text{inter}2^{\text{árias}}$ supra ou infra-adjacentes (Figs. 5.9A–C). Nervuras $3^{\text{árias}}$ se ramificam em direção à nervura $1^{\text{ária}}$ (admedialmente), sem formar um reticulado organizado (Figs. 5.9C–E). Nervação última marginal incompleta, que parece recurvar-se mas sem formar arcos completos distinguíveis (Fig. 5.9C). Demais categorias não preservadas. *Indumento foliar.* Tricomas bem espessos ($0,02 \text{ mm}$), curtos ($0,03\text{--}0,12 \text{ mm}$, comumente $0,08 \text{ mm}$), marrom escuro e adpressos (Fig. 5.9F) conferem aspecto pubescente às superfícies (até $50/\text{mm}^2$) da nervura $1^{\text{ária}}$ e também das $2^{\text{árias}}$. Tricomas tectores simples (pelo), não ramificados, espessos ($0,01 \text{ mm}$), até $0,15 \text{ mm}$ de comprimento, eretos a pouco curvados, com base ligeiramente intumescida, pontiagudos, mais ou menos frequentes (até $6/\text{mm}^2$), distribuídos isoladamente na lâmina, sobretudo no ápice (Fig. 5.9G). Tipo especial de tricoma preservado na porção apical da lâmina (até $4/\text{mm}^2$), composto por uma base protuberante e escurecida de onde emerge um tufo de braços apicais composto por $2\text{--}4$

braços (ou então seriam, cada um deles, tricomas individuais agrupados em um fascículo?) eretos (às vezes curvados), espessos (0,01 mm), longos (os medianos com 0,07–0,10 mm, os mais longos até 0,18 mm) e pontiagudos (Fig. 5.9H). Junto com aqueles tricomas, há abundantes impressões de pontos circulares (0,03–0,13 mm de diâmetro) de coloração castanho-avermelhada (Figs. 5.9G–H) e frequentemente vazadas no centro (abertura da glândula), interpretadas como o conteúdo (óleo) das abundantes glândulas, que fora secretado e que ficou preservado naquela superfície.

Comparações. Apesar de estar aqui classificado junto com as folhas broquidódromas “fracas” com nervura intramarginal conspícua, na verdade não se forma este tipo de nervura no morfotipo FS13. Diferentemente, há uma série de arcos de curvatura bem proeminente, próximos ao bordo (distantes de 1–2 mm da margem), que se fecham frequentemente em ângulos quase retos (95°–110°), mas que não formam, em conjunto, uma nervura coletora individualizada e próxima da margem da folha (Figs. 5.9A–C).

Afinidades em Myrtaceae. A própria ausência da nervura intramarginal no fóssil conduziria a presente análise comparativa para outras linhagens de angiospermas que não Myrtaceae, mas como salientado por Lucas e Jennings (2010), nenhum dos caracteres diagnósticos nesta família estão necessariamente sempre presentes. Mesmo assim, caracteres vegetativos adicionais puderam ser observados no fóssil, que também são considerados importantes na caracterização de Myrtaceae, como tricomas simples e pontos glandulares nas folhas (Wilson, 2011). Devido ao compartilhamento destas características do indumento (tricomas simples) e glândulas de óleo, FS13 é aqui apresentado precedido pelos outros morfotipos que também têm possíveis afinidades mirtáceas (FS11–12).

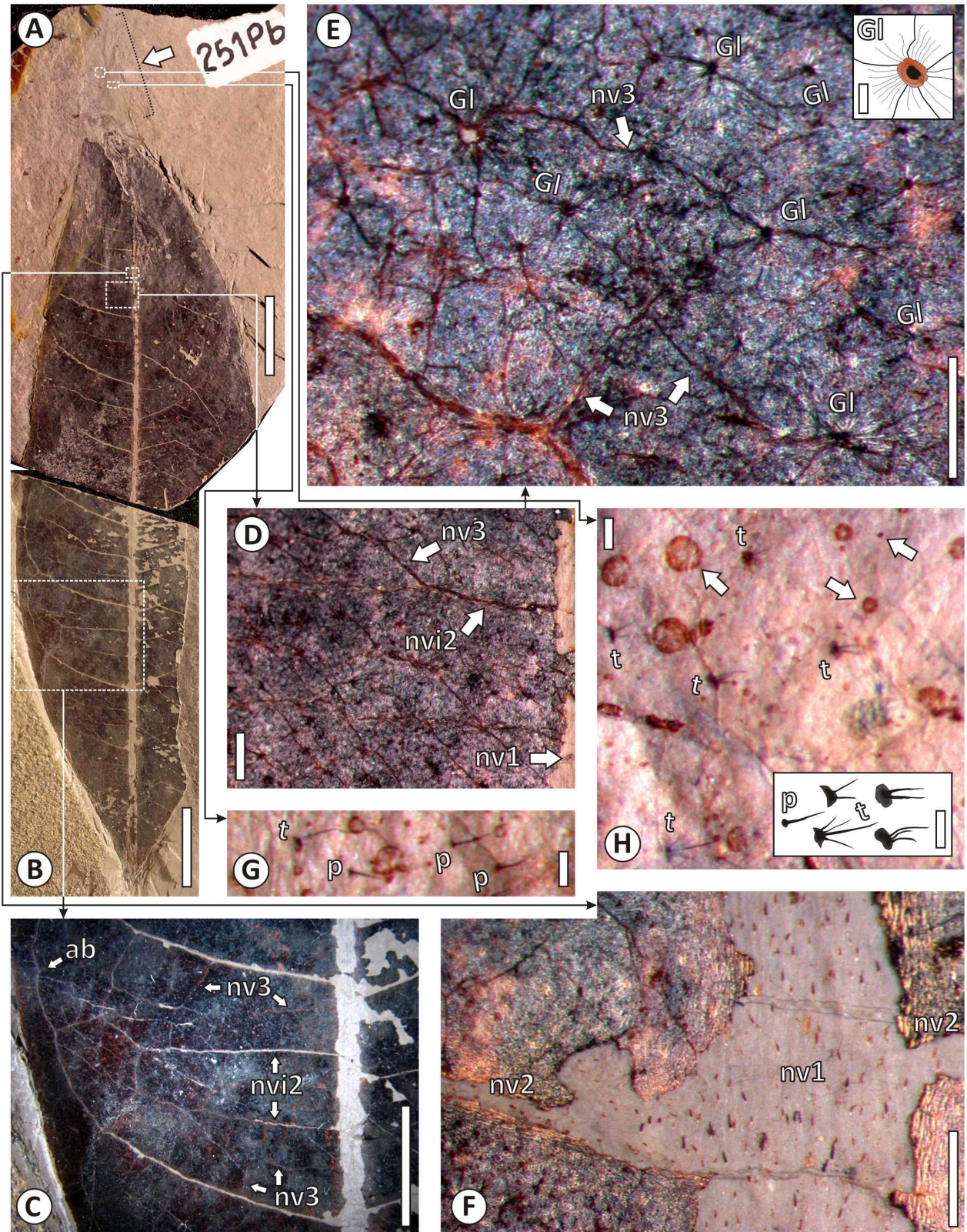
A boa preservação dos espécimes permitiu descrever quase todas as ordens de nervação: FS13 combina uma nervura 1^{ária} pinada com 2^{árias} visivelmente broquidódromas sem

formar nervura intramarginal (Figs. 5.9A–C), além de 3^{árias} ramificadas admedialmente (Fig. 5.9C) que não compõem um retículo organizado, dificultando a individualização das aréolas, por sua vez irregulares (Figs. 5.9D–E). Embora o padrão “apenas broquidódromo” não seja tão frequente em espécies brasileiras de Myrtaceae quanto o padrão misto camptódromo-broquidódromo, táxons em diferentes gêneros podem apresentar arcos com curvatura suficiente para caracterizar a broquidodromia restrita (Klucking, 1988; Cardoso e Sajo, 2006).

A nervação 2^{ária} por si só não é considerada um bom caráter diferenciador dos grupos de Myrteae no Brasil (as três tradicionais subtribos distinguidas pelo embrião, Landrum e Kawasaki, 1997), mas a ausência da nervura intramarginal parece ser uma tendência particular da subtribo Myrtinae (Cardoso e Sajo, 2006). Além de a nervura intramarginal estar mais difundida entre espécies tradicionalmente classificadas em Myrciinae e Eugeniinae, nesta última subtribo está predominantemente associado o padrão 3^{ário} percorrente, tal como em *Eugenia* (Cardoso e Sajo, 2004, 2006), diferentemente do aqui observado (ramificado admedialmente, Fig. 5.9C).

Comparações com espécies modernas. As características da arquitetura foliar de FS13, discutidas a seguir, foram suficientes para identificar este morfotipo de maneira surpreendentemente satisfatória (com apenas material vegetativo preservado) dentro de uma linhagem endêmica de Myrtaceae neotropical.

Figura 5.9. Morfotipo FS13 (A–H) identificado como *Curitiba* (Myrtaceae). A, D–H: UFRJ-Pb-0251; B–C: UFRJ-Pb-0250: **A.** Folha notófila elíptica acuminada (metade distal) com ápice apenas impresso (seta); **B.** Metade proximal da folha; **C.** Detalhe da nervação 2^{ária} com arcos broquidódromos (ab), nervuras inter2^{árias} (nvi2) e 3^{árias} (nv3); **D.** Detalhe da nervação 3^{ária} ramificada em direção à 1^{ária} (nv1) e lâmina pontuada por numerosas glândulas; **E.** Detalhe da disposição da nervação 3^{ária} e das glândulas (Gl), com uma delas ilustrada em pormenor; **F.** Detalhe dos tricomas adpressos nas nervuras 1^{ária} e 2^{árias}; **G.** Detalhe dos pelos simples (p) que são tricomas tectores pontiagudos, e dos tricomas especiais em tufo (t) compostos por uma base protuberante com 2–4 braços; **H.** Detalhe da variedade de tricomas especiais em tufo (com ilustração em detalhes) e impressões circulares vazadas (abertura), interpretadas como o conteúdo de óleo secretado pelas glândulas. Barras de escala = 10 mm (exceto em C = 5 mm; D e F = 0,5 mm; E, G–H = 0,1 mm). (→)



Além das características da nervação já discutidas, a folha fóssil apresenta uma lâmina elíptica de ápice agudo acuminado, base cuneada e margens inteiras (Figs. 5.9A–B), densamente (até 4/mm²) pontuada por glândulas (Figs. 5.9D–E). Individualmente, cada glândula tem aspecto de um ponto circular a elíptico (correspondendo também à sua abertura), diminuto a grande (0,03–0,13 mm diâmetro), escurecido a acastanhado, de onde emergem radialmente linhas tênues paralelas (Fig. 5.9E) que representam fileiras de células epidérmicas dispostas ao redor da abertura da glândula secretora. Além disso, na porção apical do espécime, que se encontra apenas impressa, há abundantes impressões elípticas a circulares, de coloração castanho-avermelhada e comumente vazadas (Figs. 5.9G–H). Devido ao tamanho, forma e distribuição delas ser exatamente coincidente com a dos pontos glandulares observados nas compressões, é possível interpretá-las como o conteúdo individual de cada glândula (óleo) que foi secretado e que se manteve preservado naquela superfície. Associados àquelas impressões ocorrem também tricomas não ramificados e pontiagudos, tipo pelos simples (Fig. 5.9G).

Além de tricomas simples na lâmina, há também tricomas espessos, curtos (menores que 0,12 mm), de cor marrom escura, que se apresentam deitados sobre as superfícies (adpressos) das nervuras 1^{ária} e 2^{árias}, conferindo aspecto pubescente (Fig. 5.9F).

Todo o conjunto foliar fóssil ajusta-se exatamente àquele listado na circunscrição da espécie moderna de Myrtaceae *Curitiba prismatica* (D. Legrand) Saliwon e Landrum: folhas elípticas, cuneadas na base, acuminadas, broquidódromas, sem nervura intramarginal, densamente glandulares e com tricomas simples, marrons, de até 0,3 mm, tipicamente adpressos na nervura média, tornando-a pubescente (Saliwon e Landrum, 2007).

Até mesmo os detalhes mais finos da nervação são compatíveis: no fóssil, há geralmente duas nervuras inter2^{árias} por área intercostal, com curso proximal paralelo (ou às vezes, quase perpendicular à 1^{ária}) e distalmente se bifurcando, indo conectar-se perpendicularmente aos arcos broquidódromos, ou às 2^{árias} (ou inter2^{árias}) supra ou infra-adjacentes (Figs. 5.9A–C). Este é praticamente o mesmo padrão encontrado nas áreas intercostais mais amplas da porção média proximal das folhas de *C. prismatica* (ver folha diafanizada na fig. 4 de Cardoso e Sajo, 2006: pg. 659). Tanto o padrão 3^{ário} (ramificado admedialmente, Fig. 5.9C–D), como a nervação última marginal incompleta (Fig. 5.9C) combinam com o descrito por Cardoso e Sajo (2006: pg. 665).

Outras características não puderam ser checadas devido à limitação na preservação do espécime fóssil (p.ex. a filotaxia oposta, textura cartácea a subcoriácea, pecíolo acanalado ou margem revoluta na base), enquanto que certas características de fato se mostraram distintas daquelas descritas para *C. prismatica*. Por exemplo, não foram observados tricomas esbranquiçados e adpressos compondo uma margem ciliada. Diferentemente, foram observados na lâmina tipos especiais de tricomas (organizados em tufo, com braços apicais geralmente eretos ou curvados, Fig. 5.9H), os quais não foram reportados em *C. prismatica* (Salywon e Landrum, 2007). Nem a lâmina fóssil apresentou um comprimento menor do que 50 mm, como comumente observado em folhas de *C. prismatica* (Salywon e Landrum, 2007). A lâmina fóssil (notófila) exhibe claramente dimensões maiores do que a da espécie moderna comparada (micrófila), inclusive com uma ponta acuminada quase duas vezes mais longa (Fig. 5.9A) e uma proporção laminar (3,2: 1) que também supera a de *C. prismatica* (1,8–2: 1, Salywon e Landrum, 2007). Outra diferença marcante, que possivelmente resulta do tamanho

maior, é o número superior de pares de nervuras $2^{\text{árias}}$ broquidódromas. No fóssil contam-se 12 contra os 6–9 pares que distinguem a folha de *C. prismatica* (Salywon e Landrum, 2007).

Pelo exposto, fica claro que o morfotipo FS13 exhibe quase que todas as características foliares diagnosticadas para a espécie moderna *Curitiba prismatica* (exceto o tamanho da folha, o número de nervuras $2^{\text{árias}}$ e uma margem ciliada), o que justifica identificar o fóssil dentro daquele gênero. Mas, as diferenças apontadas e o grande intervalo de tempo que as separam (talvez dezenas de milhões de anos) são suficientes para classificá-las como táxons distintos. Então, o fóssil deve ser tratado como um representante antigo do gênero *Curitiba* Salywon e Landrum, por sua vez uma linhagem que parece ter sobrevivido até os dias de hoje unicamente através de *C. prismatica*.

O gênero *Curitiba*, erigido apenas recentemente (2007), apesar de possuir algumas características reprodutivas que o aproximariam da subtribo Myrtinae, parecia não estar claramente relacionado a nenhum dos outros gêneros americanos de Myrteae segundo Salywon e Landrum (2007: pg. 306).

Investigações moleculares em Myrteae têm indicado que a tradicional divisão em três subtribos não é natural (Lucas *et al.*, 2005, 2007), e assim, grupos informais têm sido propostos para classificá-la. Por exemplo, Lucas *et al.* (2007) detectaram proximidade filogenética entre os grupos *Eugenia* (+ *Myrcianthes*) e *Pimenta* (+ *Amomyrtus*, *Legrandia*, *Acca*, *Campomanesia* e *Psidium*), tendo como clado irmão o grupo *Myrteola*, mas *Curitiba* não foi amostrado neste estudo, permanecendo-se desconhecidas suas relações. Sobral (em Salywon e Landrum, 2007) já havia ponderado que características reprodutivas de *Curitiba* indicariam similaridades com gêneros americanos de Myrtinae, tais como *Acca*, *Accara*, *Campomanesia*, *Pimenta* e *Mosiera*.

Seguindo essa linha de evidências, Wilson (2011) incluiu *Curitiba* dentro do grupo *Pimenta* de Lucas *et al.*, (2007). O mesmo congrega hoje 13 gêneros de distribuição centrada principalmente nas porções oeste e sul da América do Sul (Andes), mas também com considerável diversidade na costa atlântica e no norte do Brasil, além da América Central, Caribe e sul do México. *Lenwebbia*, endêmico da Austrália, é o único gênero não americano do grupo (Wilson, 2011).

Certas características vegetativas no fóssil parecem confirmar sua inclusão no grupo *Pimenta*: a ausência de uma nervura intramarginal (como em *Acca* e *Campomanesia* [p. ex. em *C. ilhoensis* Mattos], sendo uma tendência geral em Myrtinae, Cardoso e Sajo, 2006), o comprimento da lâmina que ultrapassa 50 mm (como em *Mosiera* e *Pimenta*, Salywon e Landrum, 2007) e a presença de glândulas típicas (cavidades secretoras lisígenas, compostas por duas células reniformes circundadas por fileiras radiais de células epidérmicas, como descrito para *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) Landrum, Farias *et al.*, 2009). Entretanto, na comparação foliar do fóssil com todos os outros gêneros do grupo (*Acca*, *Accara*, *Amomyrtus*, *Amomyrtella*, *Campomanesia*, *Changuava*, *Legrandia*, *Lenwebbia*, *Mosiera*, *Myrrhinium*, *Pimenta* e *Psidium*), em nenhum deles se observou arquitetura, nervação e indumento tão compatíveis quanto em *Curitiba*.

Comparações com espécies fósseis. Previamente, Oliveira-e-Silva (1982) também reconheceu na Formação Fonseca folhas notófilas, com pelo menos 13 pares de nervuras 2^{árias} que emergiam em ângulos de 67°–78° e cujos arcos se fechavam em ângulos retos, diferindo ligeiramente da presente descrição quanto aos termos empregados para a forma da lâmina (oblonga) e para a nervação 2^{ária} (camptódromo-broquidódromo), Oliveira-e-Silva (1982).

Mesmo não contando com os ápices preservados nem com a nervação 3^{ária} (que foi dita indistinta), Oliveira-e-Silva (1982) também identificou afinidades em Myrtaceae, e erigiu uma nova espécie fóssil, posicionando-a dentro do gênero *Myrcia* DC. ex Guill. (*Myrcia perfecta* Oliveira-e-Silva) com base na suposta semelhança com *Myrcia formosiana* O.Berg (hoje reconhecida como um dos sinônimos de *Myrcia splendens* (Sw.) DC.). As folhas de *M. splendens* são de fato elípticas a quase oblongas e com muitas áreas intercostais delimitadas. Contudo, a presença de uma nervura intramarginal evidente e o retículo 3^{ário} organizado ao acaso (Cardoso e Sajo, 2006) comprometem a comparação com tal espécie moderna.

Sobre as implicações nomenclaturais, confirmando-se que os espécimes analisados (DGM-Pb-1749–1752) por Oliveira-e-Silva (1982), em sua dissertação de Mestrado inédita, equivalem ao morfotipo FS13 aqui descrito, e caso se verifique que no protólogo o nome foi validamente publicado, então deverá ser proposta uma nova combinação para *M. perfecta*, transferindo-a do gênero *Myrcia* para *Curitiba*. Se não, será erigida uma nova espécie fóssil.

Morfotipos da Bacia de Gandarela. Num conjunto total de 13 amostras analisadas, foram reconhecidos ao todo doze morfotipos particulares (identificados com a sigla “GR” precedendo o número sequencial), reunidos em 04 grupos de tipos morfológicos segundo a presença (ou ausência) de dentes na margem e o padrão da nervação 2^{ária}:

- FOLHAS DENTEADAS CRASPEDÓDROMAS (morfotipo GR01)
- FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS-CAMPTÓDROMAS (morfotipos GR02–05)
- FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS (morfotipos GR06–08)
- FOLHAS INTEIRAS EUCAMPTÓDROMAS (morfotipos GR09–12)

FOLHAS DENTEADAS CRASPEDÓDROMAS (morfotipo GR01):

MORFOTIPO GR01

Folha elíptica micrófila com margem serrada

(Figs. 5.10A–B)

Proposta de afinidade: Malvaceae s.l. (?).

Amostra analisada: 01 (UFRJ-Pb-0480 verso).

Preservação do espécime: Impressão oxidada (coloração amarelo-ocre) de folha possivelmente simples, lâmina incompleta (sem base).

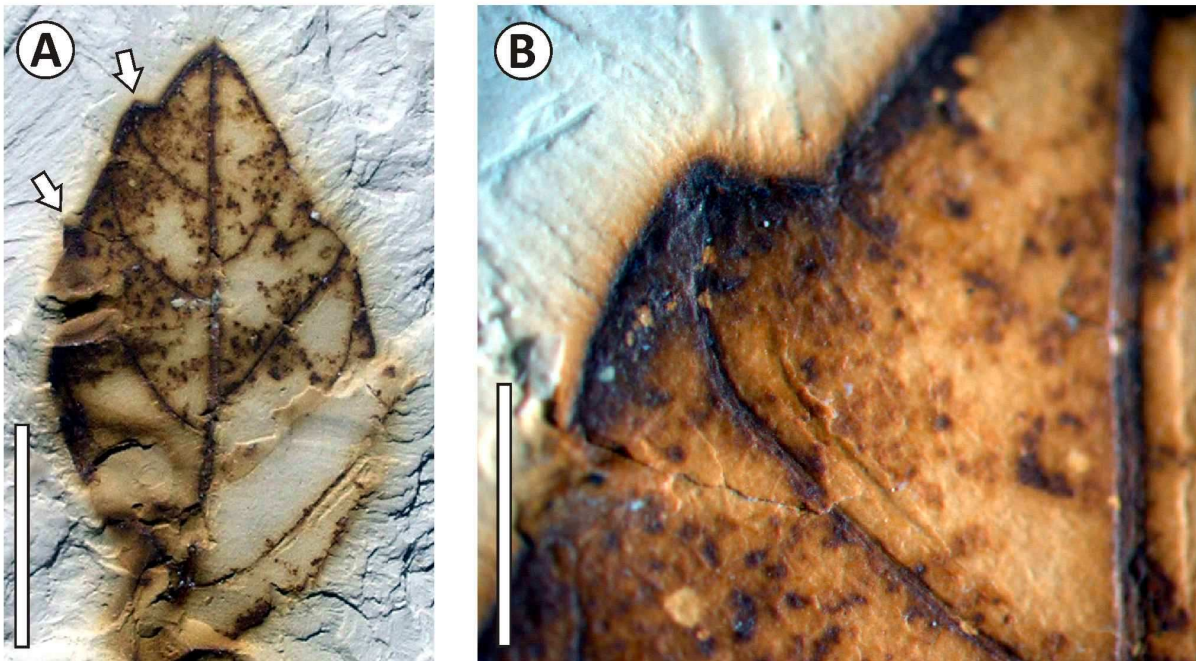


Figura 5.10, Morfotipo GR01 (A–B: UFRJ-Pb-0480 verso): **A.** Folha micrófila elíptica craspedódroma serreada (setas); **B.** Detalhe do dente (nervura 2^{ária} terminando no ápice). Barras de escala = 10 mm (exceto B = 2 mm).

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica, ligeiramente assimétrica, >28 mm comprimento, 14 mm largura máxima, proporção laminar > 2:1, área laminar > 261 mm², micrófila, ápice agudo (70°), convexo-agudo e margem serrada ou ligeiramente crenada. Nervura 1^{ária} pinada, forte (0,2–

0,5 mm largura) e proximalmente curvada. Nervuras 2^{árias} craspedódromas, 07 em número (preservadas), até 0,15 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (aumentando no sentido da base), emergindo em ângulos agudos (45°–65° no geral 60°). Demais categorias não preservadas. *Dentes na margem*. Espaçamento de dentes regular a ligeiramente irregular, com uma única ordem de dentes (2 dentes/ cm). *Sinus* angular, dentes com flanco distal reto, flanco proximal convexo e ápice simples. Nervuras principais (secundárias) terminam no ápice do dente. Nervuras acessórias ausentes ou não preservadas.

FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS-CAMPTÓDROMAS (morfotipos GR02–05):

MORFOTIPO GR02

Folha elíptica micrófila, de margem inteira ondulada e com uma cavidade secretora por aréola (Figs. 5.11A–C)

Proposta de afinidade: Moraceae (?) ou Myrtaceae (*Campomanesia* Ruiz e Pav.) (?).

Amostra analisada: 01 (UFRJ-Pb-0480 frente).

Preservação do espécime: Impressão oxidada (coloração amarelo-ocre) de folha simples (?), lâmina incompleta (sem base).

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica, ligeiramente assimétrica na porção proximal, > 41 mm comprimento, 25,5 mm largura máxima, proporção laminar > 1,7:1, área laminar > 697 mm², micrófila, base possivelmente obtusa, ápice obtuso possivelmente convexo e margem inteira ondulada. Nervura 1^{ária} pinada, moderada (0,2–0,4 mm largura) e reta. Nervuras 2^{árias} broquidódromas–camptódromas, >10 em número, 0,3–0,5 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (aumentando no sentido da base), emergindo em ângulos agudos (55°–60° nas porções proximal e média, e ângulos mais agudos 35°–45° na porção apical). Nervuras inter2^{árias} frequentes (ao menos uma por área intercostal), no geral paralelas às 2^{árias}. Nervuras 3^{árias} geralmente formando reticulado poligonal irregular, mas também exibindo padrão percorrente misto (especialmente nos estreitamentos dos arcos entre as nervuras secundárias), de curso reto a sinuoso ou em zigue-zague, ângulos das 3^{árias} em relação à primária obtusos (105°–130°, mas às vezes reto) de variabilidade aproximadamente uniforme. Nervuras 4^{árias} tipo reticulado poligonal predominantemente irregular, formando aréolas bem

desenvolvidas (4–6 lados) e pequenas. Aréolas pontoadas centralmente por uma cavidade circular (glândula secretora), com diâmetro variando de 0,07–0,15 mm. Nervuras de terminação livre ausentes. Nervação marginal arqueada, composta por arcos marginais secundários, provenientes dos arcos principais das 2^{árias}.

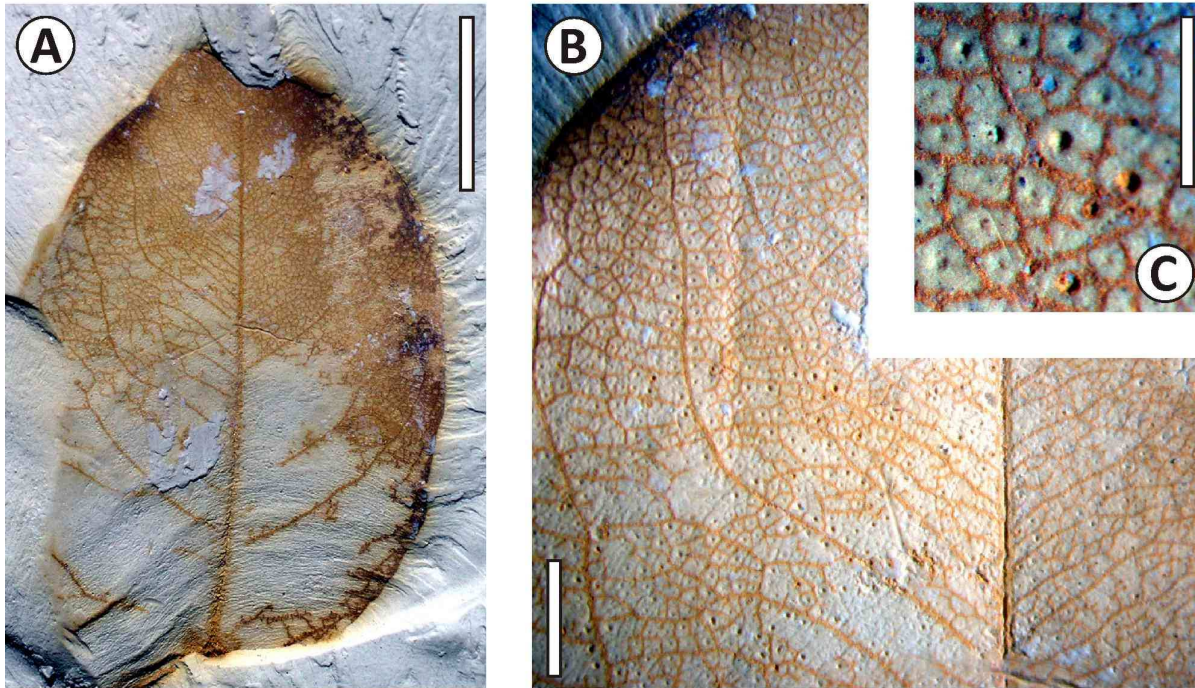


Figura 5.11. Morfotipo GR02 (A–C: UFRJ-Pb-0480 frente): **A.** Folha micrófila elíptica camptódroma-broquidódroma com margem ondulada; **B.** Detalhe da área intercostal com nervuras 2^{árias} e inter2^{árias} cujo curso distal tem uma inflexão característica; **C.** Detalhe da areolação em retículo poligonal irregular (nervação 4^{ária}) pontoada por uma cavidade glandular circular e central em cada aréola. Barras de escala = 10 mm (exceto em B = 2 mm e C = 1 mm).

Comparações. A arquitetura foliar geral permite comparar o morfotipo com várias famílias de angiospermas, como Fabaceae (embora o pecíolo não esteja preservado, e não há como confirmar se a folha é simples ou composta) ou mesmo Moraceae. Contudo, a presença das cavidades circulares em cada aréola aproxima GR02 de famílias como Oleaceae (por exemplo, *Osmanthus*) e especialmente Myrtaceae.

Pontos translúcidos ou escuros, representando respectivamente cavidades secretoras ou glândulas laminares pontoando a lâmina foliar, são estruturas consideradas típicas em Myrtaceae (Metcalf e Chalk, 1979). A presença de uma lâmina elíptica, da nervação broquidódroma-camptódroma que não forma uma nervura intramarginal distinta, $inter2^{árias}$ simples e nervação última marginal arqueada associada a uma margem ondulada (Fig. 5.11A) e cavidades secretoras por aréola (Figs. 5.11B–C) são características distintivas e amplamente observadas para o gênero *Campomanesia* Ruiz e Pav. (de Oliveira *et al.*, 2011). Entretanto, a comparação do curso distal das nervuras $2^{árias}$ e $inter2^{árias}$ no fóssil revela uma inflexão característica de seus arcos camptódromos (que se atenuam em direção ao ápice) que parece não ocorrer em nenhuma das espécies atuais de *Campomanesia* comparadas (de Oliveira *et al.*, 2011; Lima *et al.*, 2011), comprometendo-se a identificação neste gênero.

MORFOTIPO GR03

Folha elíptica estreita (quase ovada lanceolada) notófila e assimétrica

(Fig. 5.12A)

Proposta de afinidade: Lauraceae (?).

Amostra analisada: 01 (UFRJ-Pb-0475 frente).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica estreita (quase ovada lanceolada), assimétrica, > 98 mm comprimento, 29,5 mm largura máxima, proporção laminar > 3:1, área laminar > 1927,3 mm², notófila, base aguda (70°), convexa ou cuneada, ápice possivelmente acuminado e margem inteira, ligeiramente ondulada. Nervura $1^{ária}$ pinada, forte (0,4–1,2 mm largura) e curvada. Nervuras $2^{árias}$ broquidódroma–camptódromas, >15 em número, até 0,3 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (diminuindo nas extremidades), emergindo em ângulos agudos (40°–50°).

Nervuras inter²^{árias} uma por área intercostal, paralelas às ²^{árias} e em curso zigue-zague. Nervuras ³^{árias} percorrente mistas (opostas e alternas), de curso reto a sinuoso, ângulos das terciárias em relação à primária obtusos (110°–150°, no geral 120–125°) de variabilidade aproximadamente uniforme. Nervuras ⁴^{árias} pouco preservadas, possivelmente percorrente mistas, demais ordens e padrão de areolação não preservados. Aréolas possivelmente bem desenvolvidas. Nervação marginal arqueada, composta por arcos marginais secundários, provenientes dos arcos principais das ²^{árias}.

Comparações. A arquitetura foliar do morfotipo (Fig. 5.12A) é amplamente observada em Lauraceae, tanto em gêneros atuais (por exemplo, *Aiouea*, *Kubitzkia* e *Nectandra*) como no fóssil *Laurophyllum*. Em estado fóssil, lâminas de *Nectandra* já foram reportadas em depósitos de idade eoceno–oligocena da Bacia de Aiuruoca (Minas Gerais), Franco-Delgado e Bernardes-de-Oliveira (2004). O material aqui descrito compartilha similaridades com aquela folha fóssil (tais como a lâmina assimétrica, base convexa e aguda, nervura ¹^{ária} pinada forte, ²^{árias} broquidódromas fracas a camptódromas, que emergem em ângulos de quase 50°), diferindo especialmente quanto ao tamanho e forma. Diferente do morfotipo GR03, a folha de *Nectandra* de Aiuruoca é consideravelmente menor (micrófila, 400 mm²), oblonga e com uma proporção laminar alta (5:1), Franco-Delgado e Bernardes-de-Oliveira (2004).

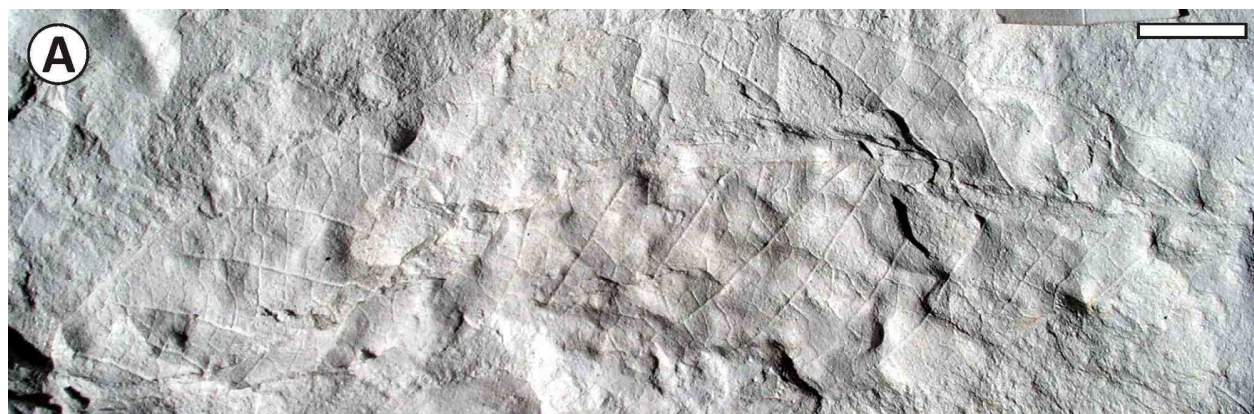


Figura 5.12. Morfotipo GR03 (UFRJ-Pb-0475 frente): **A.** Folha notófila, elíptica estreita e assimétrica, possivelmente acuminada, com padrão misto de nervação broquidódromo-camptódromo. Barra de escala = 10 mm.

MORFOTIPO GR04

Folha elíptica a obovada estreita notófila

(Figs. 5.13A–C)

Afinidade: Indeterminada (?).

Amostras analisadas: 02 (UFRJ-Pb-0897, 0898).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

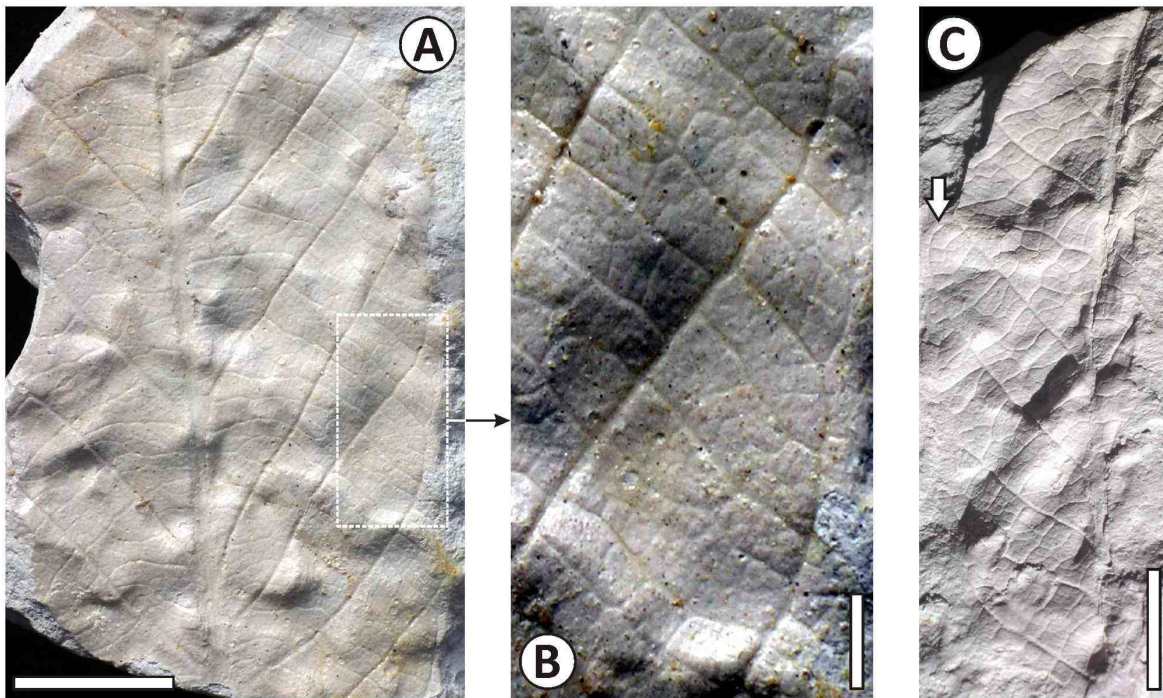


Figura 5.13. Morfotipo GR04 (A–B: UFRJ-Pb-0897, C: UFRJ-Pb-0898): **A.** Folha notófila obovada estreita; **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} brochidódroma-camptódroma e 3^{ária} percorrente geralmente oposta, na porção média; **C.** Folha notófila elíptica com arco brochidódromo distal (seta). Barras de escala = 10 mm (exceto em B = 1 mm).

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica a obovada estreita, > 61–65 mm comprimento, 30–34 mm largura máxima estimada, proporção laminar > 1,8–2,2:1, área laminar > 1382,6 mm², notófila, base possivelmente obtusa (>150°) e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, forte (0,6–1,7 mm largura), reta a curvada. Nervuras 2^{árias} brochidódromas–camptódromas, > 9 pares, 0,3–0,5 mm largura, alternas, opostas a subopostas, irregularmente espaçadas, emergindo em ângulos agudos (35°–40°). Nervuras inter2^{árias} uma por área intercostal, de curso proximal perpendicular a paralelo às 2^{árias}, e de curso distal geralmente basiflexo. Nervuras 3^{árias} percorrente opostas a percorrente mistas, de curso reto

a sinuoso, ângulos das terciárias em relação à primária obtusos (115° – 135° , comumente 125°) de variabilidade aproximadamente uniforme. Nervuras 4^{árias} percorrente predominantemente opostas. Areolação em retículo poligonal regular bem desenvolvida (aréolas de 4–6 lados). Nervação última marginal arqueada.

MORFOTIPO GR05

Folha elíptica estreita (quase obovada oblanceolada) micrófila e assimétrica

(Figs. 5.14A–B)

Afinidade: Indeterminada (?).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0496).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

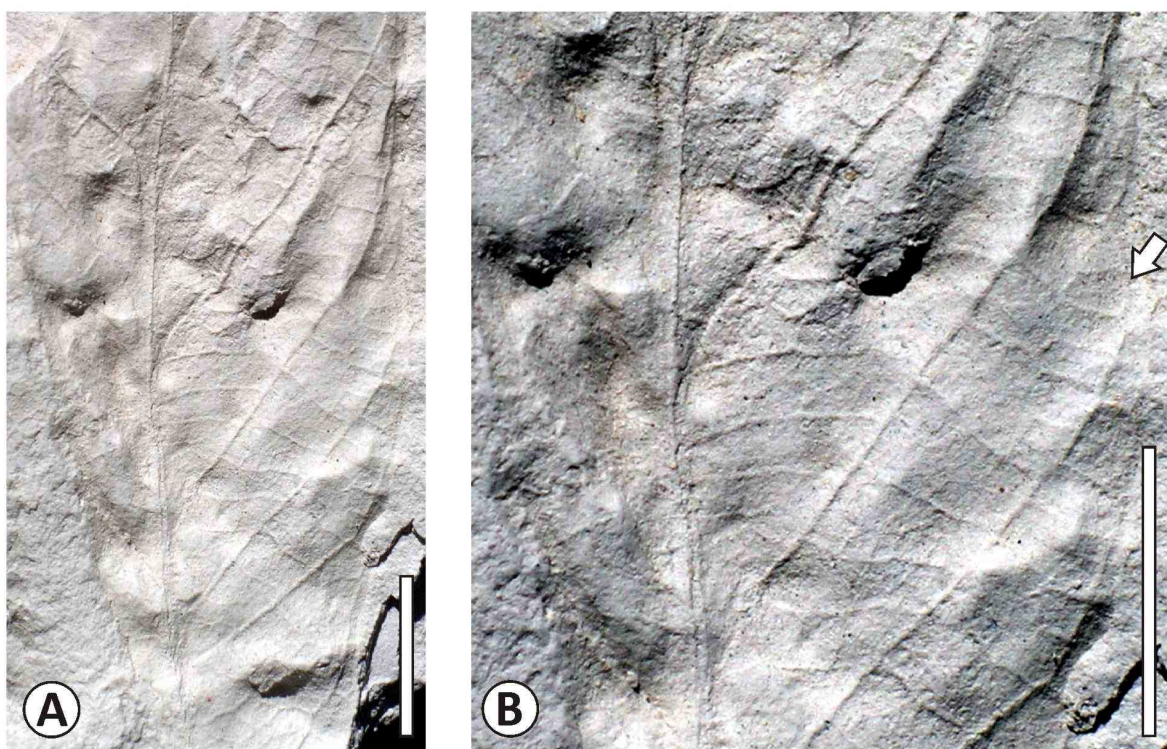


Figura 5.14. Morfotipo GR05 (A–B: UFRJ-Pb-0496): **A.** Folha micrófila obovada oblanceolada; **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} broquidódroma-camptódroma e 3^{ária} percorrente oposta, na porção média, e arco broquidódromo em destaque (seta). Barras de escala = 10 mm.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica estreita ou quase obovada oblanceolada, assimétrica, > 70 mm comprimento, 29 mm largura máxima, proporção laminar > 2,4: 1, área laminar > 1353,3 mm², micrófila, base possivelmente obtusa (120°) e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, massiva (0,5–1,3 mm largura) e ligeiramente curvada. Nervuras 2^{árias} broquidódromas–camptódromas, > 8 pares, até 0,4 mm largura, opostas a alternas, irregularmente espaçadas, emergindo em ângulos agudos (30°–45°, usualmente 35° na porção média, atingindo 50°–60° na porção proximal). Nervuras inter2^{árias} uma por área intercostal com curso proximal e distal paralelos às 2^{árias}. Nervuras 3^{árias} percorrente opostas, de curso reto a sinuoso, ângulos das 3^{árias} em relação à 1^{ária} obtusos (115°–145° usualmente 130°). Nervuras 4^{árias} possivelmente percorrente opostas. Nervação última marginal possivelmente arqueada.

FOLHAS INTEIRAS BROQUIDÓDROMAS (morfotipos GR06–08):

MORFOTIPO GR06

Folha oblonga micrófila e simétrica

(Figs. 5.15A–B)

Afinidade: Indeterminada (?).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0475, frente).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), oblonga, simétrica na porção preservada, > 54 mm comprimento, 25 mm largura máxima, proporção laminar > 2:1, área laminar > 900 mm², micrófila, ápice obtuso (120°), convexo ou arredondado e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, forte (0,4–0,6 mm largura) e reta. Nervuras 2^{árias} broquidódromas, > 8 pares, até 0,35 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (diminuindo em direção ao ápice), emergindo em ângulos agudos (50°–70° na porção média e ângulos maiores, 80°–85° no ápice). Nervuras inter2^{árias} uma por área intercostal, paralelas às 2^{árias}. Nervuras 3^{árias} percorrente predominantemente opostas, de curso reto a sinuoso, ângulos das 3^{árias} em relação à primária obtusos (115°–125°, no geral 120°). Nervuras 4^{árias} percorrentes mistas, demais ordens não preservadas. Nervação última marginal possivelmente arqueada.

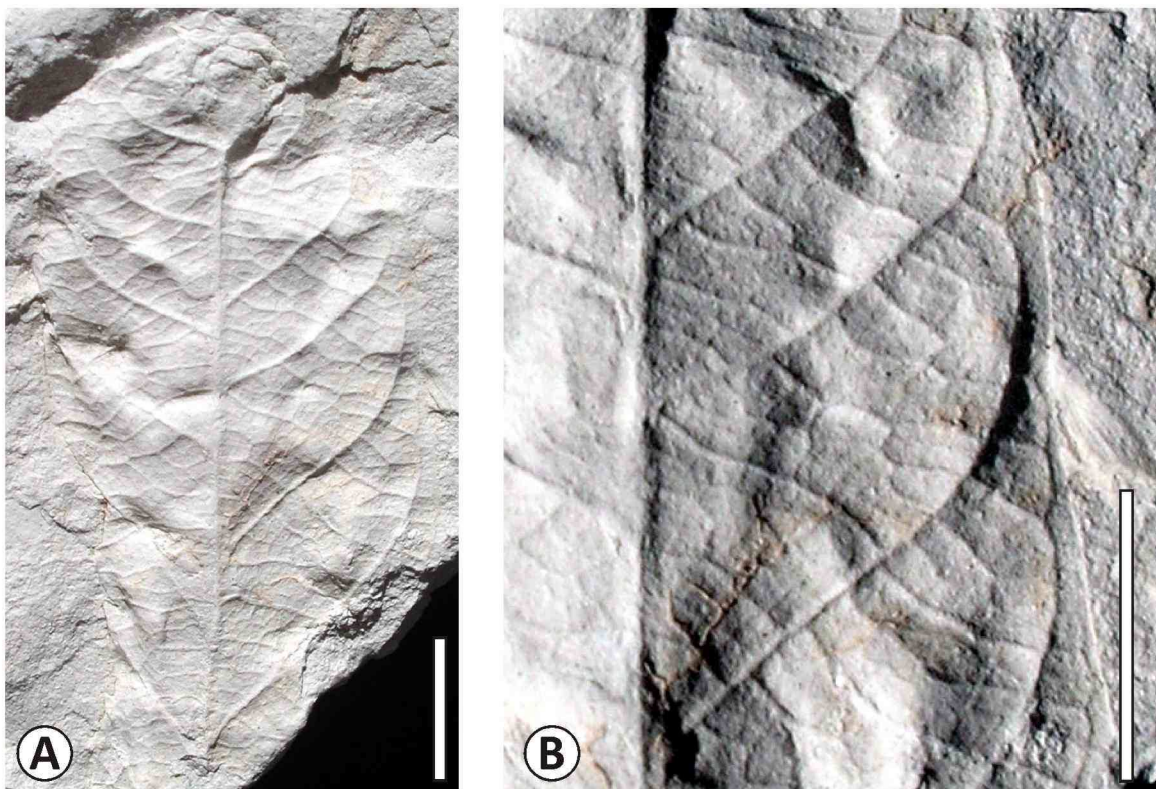


Figura 5.15. Morfotipo GR06 (A–B: UFRJ-Pb-0475 frente): **A.** Folha micrófila oblonga; **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} brochidódroma e 3^{ária} percorrente oposta, na porção média. Barras de escala = 10 mm.

MORFOTIPO GR07

Folha elíptica (ou ovada estreita) micrófila e assimétrica

(Figs. 5.16A–B)

Afinidade: Indeterminada (várias possibilidades, como Anacardiaceae, Annonaceae, etc...).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0498).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica ou ovada estreita, assimétrica, > 55 mm comprimento, 29 mm largura máxima, proporção laminar > 1,8:1, área laminar > 1063 mm², micrófila, ápice agudo (90°) possivelmente reto ou acuminado e margem inteira ligeiramente ondulada. Nervura 1^{ária} pinada, forte (0,6–0,8 mm largura) e ligeiramente curvada. Nervuras 2^{árias} brochidódromas, > 10 pares, até 0,25 mm largura, alternas, irregularmente espaçadas (aumentando no sentido do ápice),

emergindo em ângulos agudos (60°–70°, na porção média, mas atingindo 85° na porção distal e 55° na proximal). Nervuras inter2^{árias} uma por área intercostal, paralelas às 2^{árias} ou de curso distal basiflexo. Nervuras 3^{árias} percorrente mistas, de curso reto a sinuoso, ângulos das terciárias em relação à primária obtusos (135°–155°, usualmente 150°) de variabilidade aproximadamente uniforme. Nervuras 4^{árias} percorrente predominantemente opostas. Nervuras de quinta ordem formando retículo poligonal regular, com aréolas bem desenvolvidas (4–6 lados). Nervuras de terminação livre indistintas. Nervação última marginal arqueada.

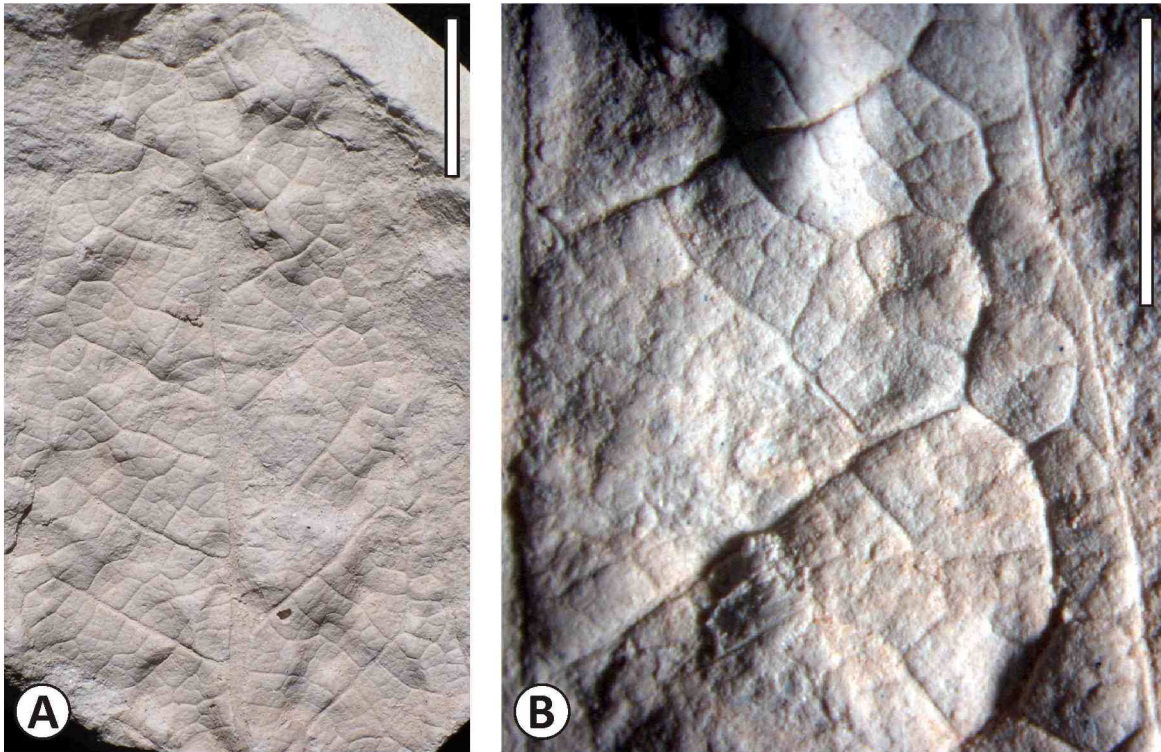


Figura 5.16. Morfotipo GR07 (A–B: UFRJ-Pb-0498): **A.** Folha micrófila oblonga; **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} broquidódroma, 3^{ária} percorrente mista e areolação. Barras de escala = 10 mm (exceto em B = 5 mm).

MORFOTIPO GR08

Folíolo elíptico estreito micrófilo, com base assimétrica e quase não desigual

(Figs. 5.17A–B)

Afinidade: Fabaceae (“Caesalpinioideae” ?, por exemplo, *Caesalpinia*, *Dalbergia*, *Gledtsia*, etc.).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0500).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta. Danos de formato elipsoidal (três manchas circulares a elípticas e lobadas) com superfície irregular, variando de 0,7–2,0 mm (diâmetro), em áreas intercostais da porção média (Fig. 5.17A), decorrentes da ação de fungos ou de minas de larvas de insetos (herbivoria).

Descrição: Morfologia. Folíolo com pecíolo praticamente sésil ou incompleto, lâmina incompleta, elíptica estreita, assimétrica, > 43 mm comprimento, 14,5 mm largura máxima, proporção laminar > 2,9:1, área laminar > 415,16 mm², micrófila, ápice possivelmente agudo (70°), base assimétrica e muito pouco desigual, aguda (85°) e ligeiramente convexo-arredondada, e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, massiva (0,35–0,85 mm largura) e reta. Nervuras 2^{árias} broquidódromas com arcos pouco evidentes, > 15 pares, até 0,15 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (diminuindo no sentido da base), emergindo em ângulos agudos (50°–55°, na porção média, mas atingindo 40° na porção proximal e 60° na distal). Inter2^{árias} mais do que uma por área intercostal, paralelas às 2^{árias} e frequentemente confundidas com as mesmas. Demais ordens não preservadas.

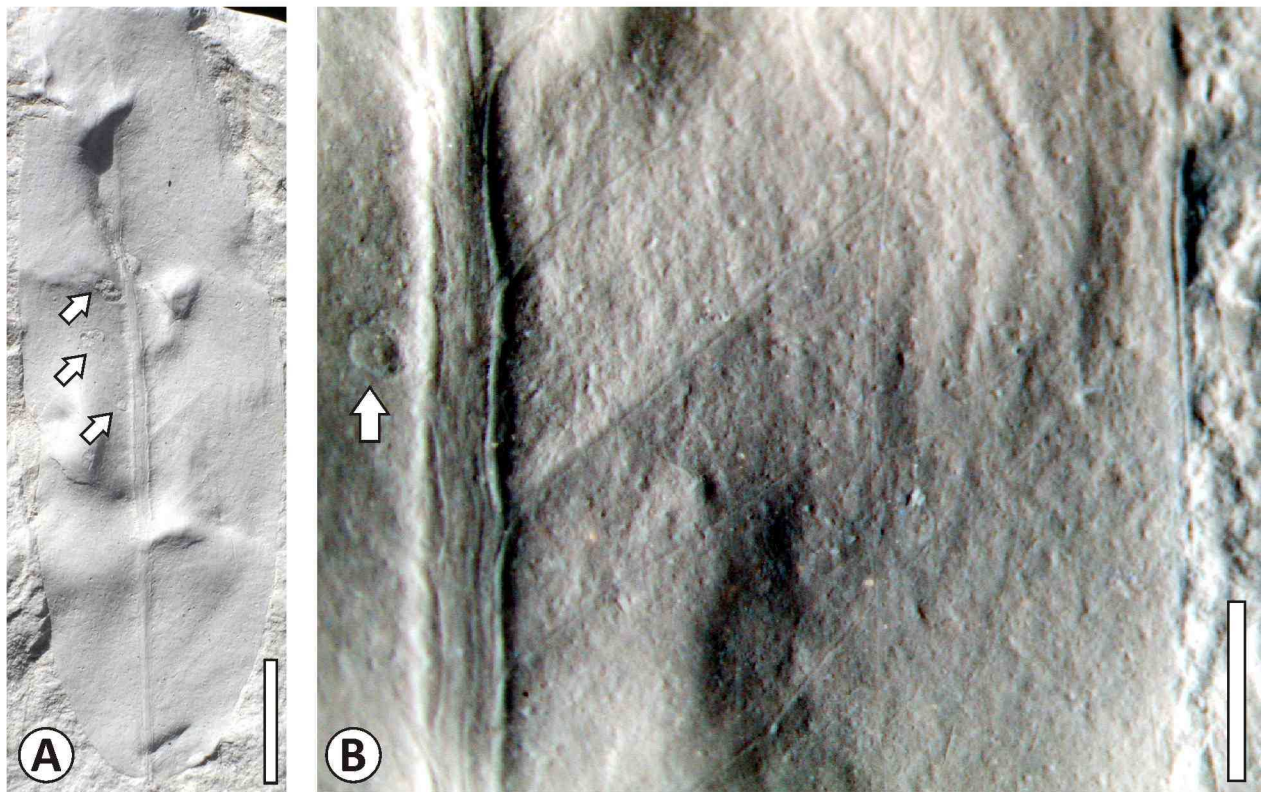


Figura 5.17. Morfotipo GR08 (A–B: UFRJ-Pb-0500): **A.** Folíolo micrófilo elíptico estreito com danos (setas); **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} broquidódroma “fraca”, e dano (seta). Barras de escala = 10 mm (exceto em B = 2 mm).

FOLHAS INTEIRAS EUCAMPTÓDROMAS (morfotipos GR09–12):

MORFOTIPO GR09

Folha obovada oblanceolada notófila e proximalmente assimétrica

(Figs. 5.18A–B)

Afinidade: Indeterminada (Anacardiaceae, Lauraceae, etc.?).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0474).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

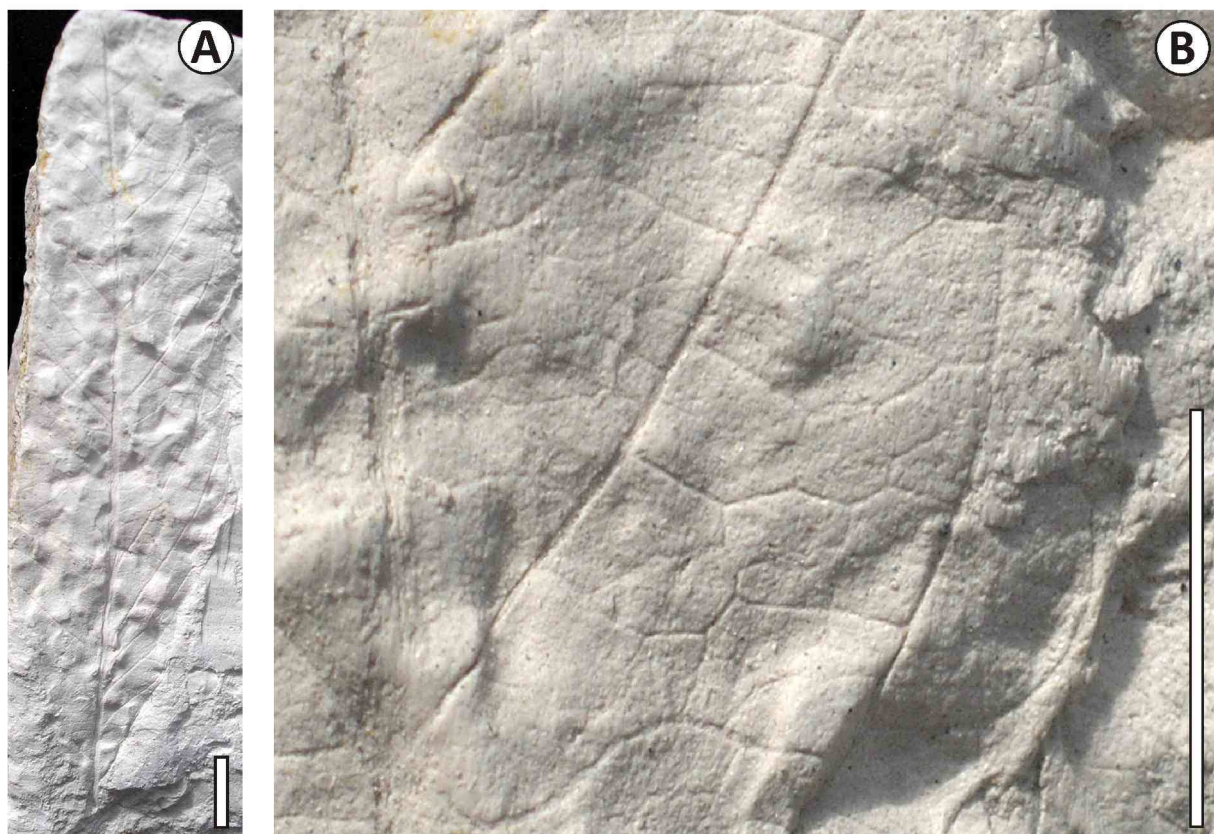


Figura 5.18. Morfotipo GR09 (A–B: UFRJ-Pb-0474): **A.** Folha possivelmente obovada oblanceolada notófila; **B.** Detalhe da nervação. Barras de escala = 10 mm.

Descrição: Morfologia. Pecíolo normal, > 5,5 mm comprimento, 2 mm largura, folha simples (?), obovada oblanceolada (ou elíptica estreita), assimétrica na porção proximal, mas simétrica no restante, > 118 mm comprimento, 37 mm largura máxima, proporção laminar > 3,2:1, área laminar > 2910 mm²,

notófila, base aguda (75°), cuneada e assimétrica, e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, forte (0,7–1,2 mm largura) e ligeiramente curvada. Nervuras 2^{árias} eucamptódromas, > 13 pares, até 0,4 mm largura, alternas a subopostas, irregularmente espaçadas (diminuindo nas extremidades), emergindo em ângulos agudos (40°–45° em geral, mas alcançando 60° na porção apical). Nervuras inter2^{árias} uma por área intercostal, com curso proximal paralelo a perpendicular e distal geralmente perpendicular. Nervuras 3^{árias} percorrente alternas, de curso reto a pouco sinuoso, ângulos das 3^{árias} em relação à 1^{ária} obtusos (120°–145°). Demais ordens não preservadas. Nervação última marginal arqueada.

MORFOTIPO GR10

Folha obovada estreita (ou elíptica) micrófila, com nervura 1^{ária} curvada

(Figs. 5.19A–B)

Afinidade: Chrysobalanaceae (?).

Morfoespécie considerada equivalente: *Licania angustata* Duarte e Mello-Filha, comparada com a espécie amazônica *Licania mollis* Benth. por Duarte e Mello-Filha (1980).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0478).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), obovada estreita ou elíptica, > 58 mm comprimento, 32 mm largura máxima, proporção laminar > 2:1, área laminar > 1237,3 mm², micrófila e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, moderada (0,5–0,6 mm largura) e notavelmente curvada. Nervuras 2^{árias} eucamptódromas, > 11 pares, até 0,4 mm largura, opostas a subopostas, no geral regularmente espaçadas (às vezes ligeiramente irregular), emergindo em ângulos agudos (50°–60°). Nervuras inter2^{árias} ausentes ou uma por área intercostal, de curso proximal paralelo e distal paralelo a basiflexo. Nervuras 3^{árias} percorrente predominantemente opostas, de curso reto a sinuoso, ângulos das 3^{árias} em relação à primária obtusos (140°–150° nas porções média e basal, e 115°–120° distalmente). Nervuras 4^{árias} percorrente opostas. Demais ordens não preservadas. Nervação última marginal arqueada.

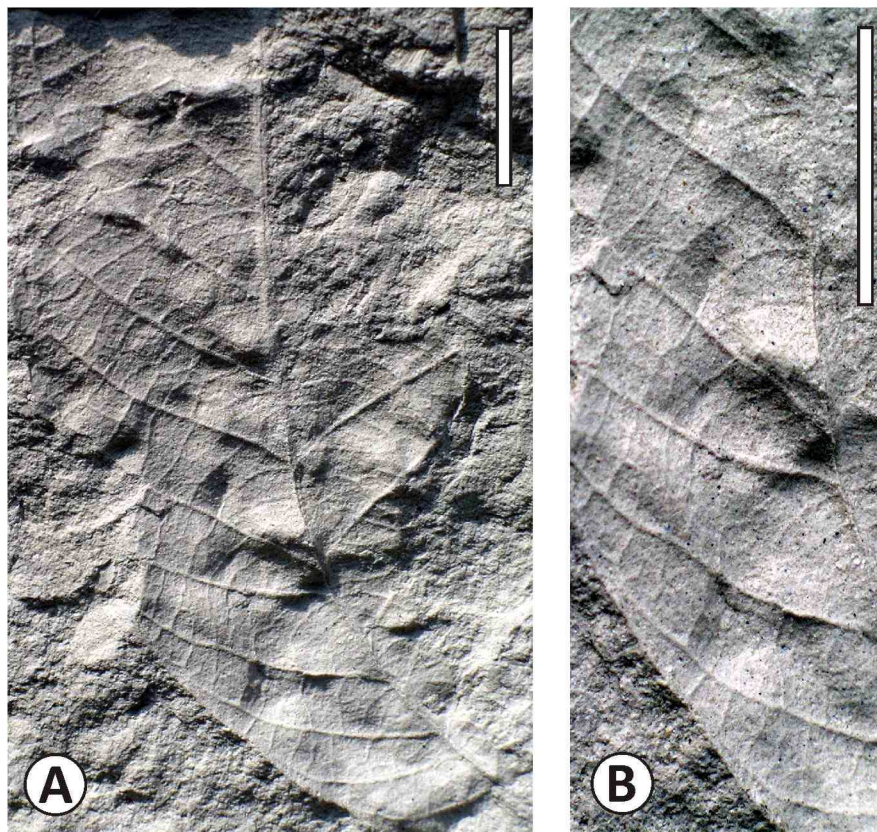


Figura 5.19. Morfotipo GR10 (A–B: UFRJ-Pb-0478): **A.** Folha obovada estreita micrófila com nervura 1^{ária} muito curvada; **B.** Detalhe da nervação 2^{ária} eucamptódroma e 3^{ária} percorrente oposta. Barras de escala = 10 mm.

MORFOTIPO GR11

Folha obovada estreita (ou elíptica) mesófila, com base decorrente e margem revoluta

(Figs. 5.20A–B)

Afinidade: Chrysobalanaceae (?).

Morfoespécie considerada equivalente: *Hirtella perfecta* Duarte e Mello-Filha, comparada com a espécie amazônica *Hirtella brachystachya* Spruce ex Hook.f. por Duarte e Mello-Filha (1980).

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0503).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Pecíolo proeminente, > 7 mm comprimento, 2,5 mm largura, folha simples (?), obovada estreita ou elíptica, assimétrica (mas proximalmente simétrica), > 106 mm comprimento, 63 mm largura máxima, proporção laminar > 1,6:1, área laminar > 4.452 mm², mesófila,

base aguda (75°), decorrente (com tecido laminar estendendo-se ao longo do pecíolo) e margem inteira. Nervura $1^{\text{ária}}$ pinada, moderada (0,2–0,4 mm largura) e reta. $2^{\text{árias}}$ eucamptódromas (mas com aspecto de craspedódromas na porção proximal, possivelmente por causa da margem revoluta), > 11 pares, alternas, regularmente espaçadas (mas diminuindo no sentido da base), emergindo em ângulos agudos (65° – 70°). Nervuras inter $2^{\text{árias}}$ ao menos uma por área intercostal, paralelas às $2^{\text{árias}}$. $3^{\text{árias}}$ percorrente opostas, de curso reto a sinuoso, ângulos das $3^{\text{árias}}$ obtusos (130° – 135°). $4^{\text{árias}}$ percorrente alternas. Nervuras de quinta ordem formando reticulado poligonal regular com aréolas bem desenvolvidas (usualmente tetragonais).

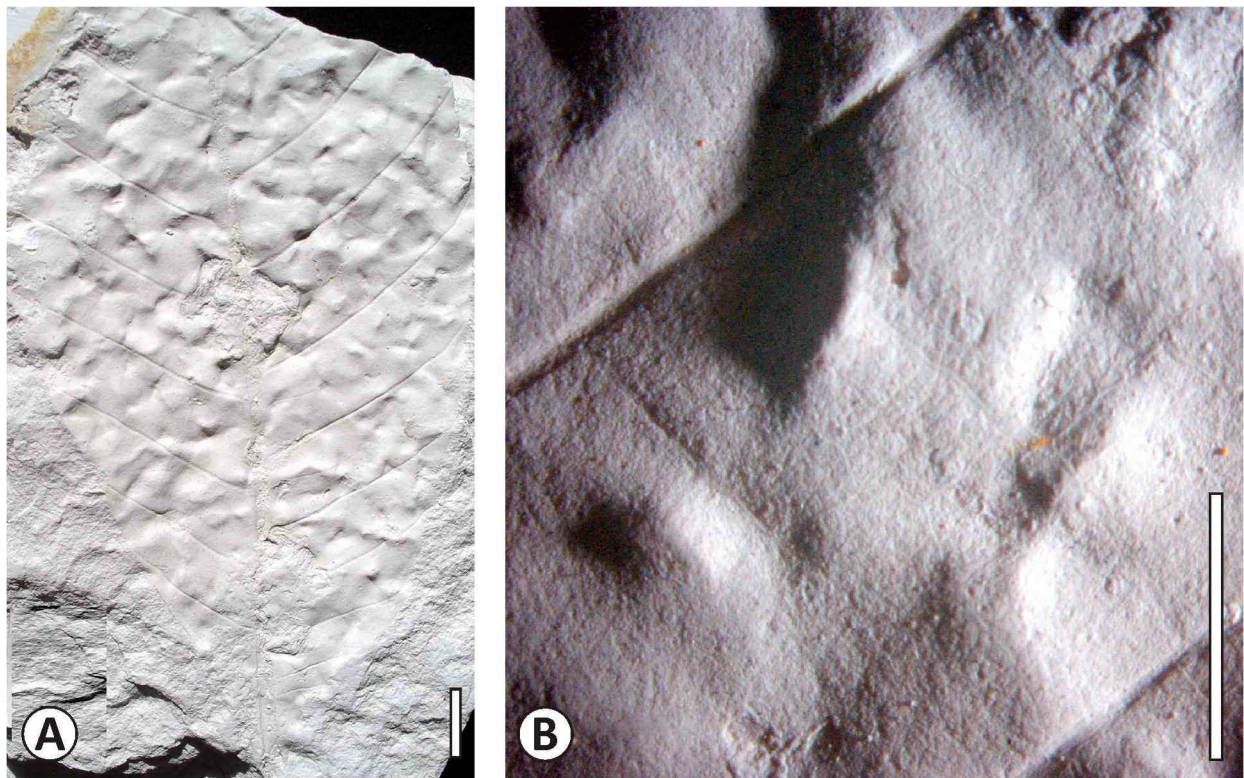


Figura 5.20, Morfotipo GR11 (A–B: UFRJ-Pb-0503): **A.** Folha obovada estreita mesófila com margem revoluta; **B.** Detalhe da nervação $3^{\text{ária}}$ percorrente oposta e areolação. Barras de escala = 10 mm (exceto em B = 5 mm).

MORFOTIPO GR12

Folha elíptica micrófila simétrica

(Figs. 5.21A–B)

Afinidade: Indeterminada.

Amostras analisadas: 01 (UFRJ-Pb-0499).

Preservação do espécime: Impressão de lâmina incompleta.

Descrição: Morfologia. Folha simples (?), elíptica, simétrica, > 28 mm comprimento, 17 mm largura máxima, proporção laminar > 1,8:1, área laminar > 317,3 mm², micrófila, base obtusa (140°) e margem inteira. Nervura 1^{ária} pinada, massiva (0,6–1,0 mm largura) e reta. Nervuras 2^{árias} eucamptódromas, > 07 pares, até 0,5 mm largura, alternas, irregularmente espaçadas, emergindo em ângulos agudos (50°–60° na porção média, e ângulos mais agudos, 40° na porção apical). Nervuras inter2^{árias} ausentes. Nervuras 3^{árias} percorrente opostas, de curso predominantemente reto a pouco sinuoso, ângulos das 3^{árias} em relação à primária obtusos (125°–130°). Demais ordens não preservadas. Nervação última marginal arqueada.

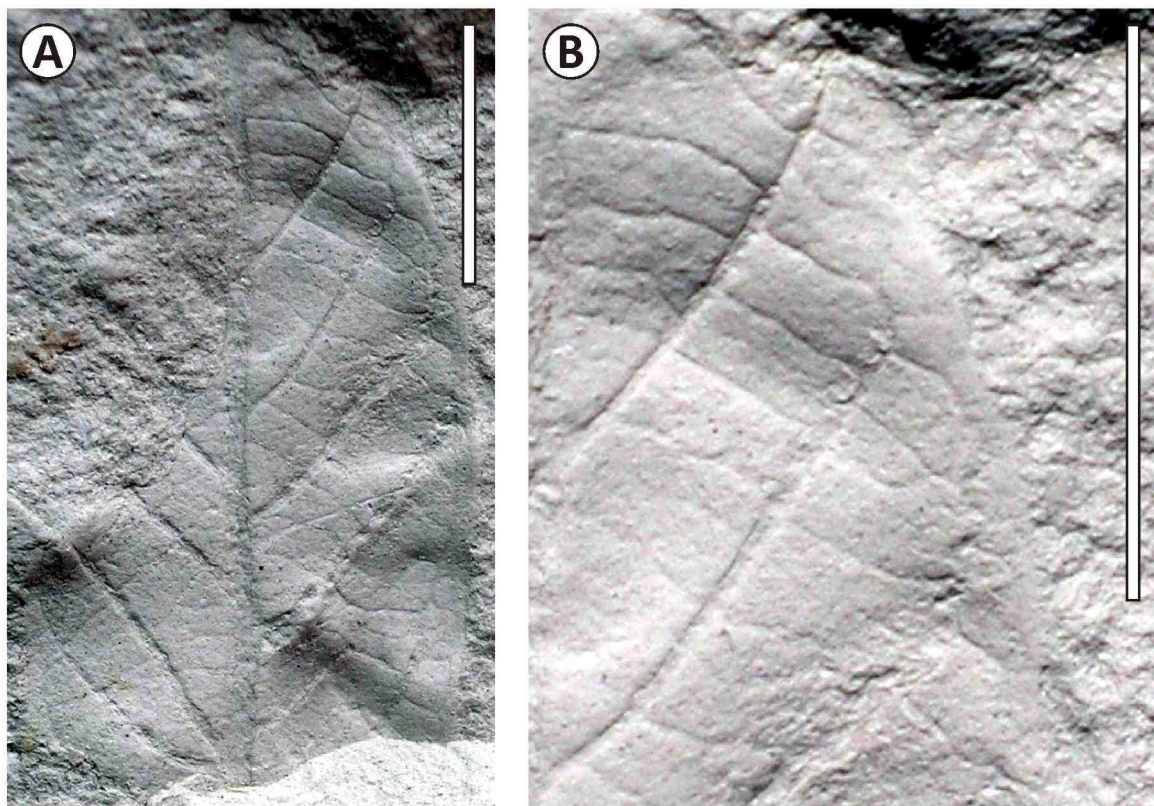


Figura 5.21. Morfotipo GR12 (A–B: UFRJ-Pb-0499): **A.** Folha elíptica micrófila assimétrica; **B.** Detalhe da nervação 3^{ária} percorrente oposta. Barras de escala = 10 mm.

DISCUSSÕES: IMPLICAÇÕES PALEOAMBIENTAIS, PALEOECOLÓGICAS E DA HISTÓRIA EVOLUTIVA

Dada a ausência de caracteres diagnósticos nas folhas fósseis, grande parte dos 25 morfotipos (total: FS = 13 + GR = 12) aqui analisados permanece com afinidades desconhecidas. Quando propostas, as identificações corresponderam apenas a sugestões sistemáticas no nível máximo de ordem ou de família. Frequentemente, tais propostas oferecem mais do que uma possibilidade, já que várias características foliares podem ocorrer convergentemente em diferentes famílias de angiospermas.

Mas representando exceções, por neles terem sido reconhecidas particularidades morfológicas informativas (no pecíolo, lâmina, nervação, indumento e glândulas), os morfotipos FS01, 02, 08, 11, 12 e 13 puderam ser identificados contundentemente no nível de família, e em certos casos até em gênero. A seguir, são discutidas as implicações paleoambientais, paleoecológicas e da história evolutiva das linhagens reconhecidas através daqueles morfotipos.

Morfotipos em Fabaceae. Ambos os morfotipos FS01 e FS02 certamente são folhas de leguminosas (Fabaceae). Este parece também ser o caso do morfotipo FS03 (bipinado) e dos morfotipos FS05 e FS09. Os últimos, embora antes identificados em Siparunaceae e Combretaceae respectivamente (Berry, 1935; Oliveira-e-Silva, 1982), são portadores de pecíolos transversalmente estriados. FS01 foi tentativamente posicionado em uma linhagem caesalpinioídea específica (ver implicações no manuscrito do Apêndice 1, no Volume II).

Morfotipos em Myrtales. Os morfotipos FS08 e FS11–13 correspondem a folhas com características tipicamente mirtaleanas. FS08 foi posicionado especificamente em Combretaceae (*Terminalia*), ver implicações no artigo do Apêndice 2 (Volume II). FS11–13, por sua vez, foram identificados em Myrtaceae, cujas implicações são discutidas a seguir:

MORFOTIPO FS11

Além da possível comparação com Primulaceae (*Myrsine braziliانا*, Berry, 1935), FS11 foi considerado muito próximo de morfoespécies de Myrtaceae previamente descritas, como *Myrcia rostrataformis* (Hollick e Berry, 1924) e *Syzygioides americana* (Manchester *et al.*, 1998).

Implicações paleoambientais. Interessante notar que *Syzygioides americana*, uma mirtácea eocena de afinidades desconhecidas, foi considerada como um componente típico de vegetação ripária (mata ciliar) por ser frequentemente encontrada em associações de depósitos lacustres e fluviais na América do Norte (Manchester *et al.*, 1998). Coincidentemente, *Myrcia rostrataformis* e o morfotipo FS11, morfologicamente similares à *S. americana*, também ocorrem em depósitos flúvio-lacustres, da Formação Itaquaquacetuba (Fittipaldi *et al.*, 1989) e Formação Fonseca, respectivamente.

MORFOTIPO FS12

Embora não tenha sido acomodado em nenhum dos gêneros existentes, FS12 foi reconhecido como um representante do tronco ancestral de Myrteae muito próximo dos grupos que posteriormente derivariam em *Myrcia* s.l., *Myrceugenia* e *Eugenia*.

Implicações evolutivas da tribo Myrteae. Com base em dados moleculares, Biffin *et al.* (2010) sugeriram uma origem tardia (oligocena) de Myrteae na América do Sul. Entretanto, uma folha do Eoceno médio da Patagônia argentina, com morfologia amplamente compartilhada por representantes modernos da tribo, foi apresentada como uma Myrtaceae de afinidades incertas (Wilf *et al.*, 2003a).

Pressupondo-se que o morfotipo argentino seja de fato um representante de Myrteae e talvez próximo de *Myrcia* s.l., isto indica que o grupo já estaria presente no sul da América do Sul antes mesmo do Oligoceno. Em adição, a inexpressiva presença de Myrtaceae na flora neopaleocena de Cerrejón (Colômbia) parece confirmar a hipótese de colonização da família na América do Sul de sul para o norte (McVaugh, 1968). Em Cerrejón, foram reconhecidos apenas 2 tipos de pólen de Myrtaceae, mas nenhum morfotipo dentre os 46 tipos de folhas de angiospermas não monocotiledôneas descritos por Wing *et al.* (2009).

Dados filogenéticos moleculares e biogeográficos sugerem para Myrtaceae uma origem neocretácea no Gondwana ocidental, sendo que a tribo Myrteae teria se originado primariamente na Australásia, entre o Neocretáceo e o Eopaleoceno (Sytsma *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2005). A chegada da tribo Myrteae na América do Sul remontaria ao Paleoceno, com ancestrais australasianos estabelecendo-se nas porções meridionais do continente (Lucas *et al.*, 2007, 2011), via Antártica e/ou dispersão pelo oceano Pacífico (Sytsma *et al.*, 2004). A partir de então, estes ancestrais teriam migrado para o norte e para o leste através das florestas tropicais que cobriram o continente até 45° S, durante o Neopaleoceno e Eoceno (McVaugh, 1968; Landrum, 1981; Lucas *et al.*, 2011). Estas migrações para o norte fizeram com que linhagens de Myrteae alcançassem a América Central, o Caribe e até a América do Norte, ainda no intervalo Neopaleoceno–Eoceno médio, como evidenciado pelos gêneros fósseis *Paleomyrtinaea* e *Syzygioides* (Pigg *et al.*, 1993; Manchester *et al.*, 1998). A mesma tendência de dispersão para o norte teria sido seguida por ancestrais de *Myrcia* s.l. e *Myrceugenia* até atingirem sua distribuição atual (Lucas *et al.*, 2011; Murillo *et al.*, 2012).

Conforme Lucas *et al.*, (2011) e Murillo *et al.* (2012), a distribuição de Myrteae de sul para norte (exemplificada por *Myrcia* s.l. e *Myrceugenia*) só teria sofrido disjunções como resultado das mudanças climáticas e de habitats decorrentes do avanço/retração de transgressões marinhas sobre a Patagônia, Bolívia e Peru (55–24 Ma, entre o Eoceno e o Oligoceno), sobre a Argentina (“Mar Paranaense”, Mioceno médio) e também na Amazônia (26–11 Ma, Oligoceno–Mioceno), o que justificaria, em partes, a idade estimada para a tribo Myrteae (32 Ma, Oligoceno) através de estudos moleculares de Biffin *et al.*, (2010).

Posteriormente, o soerguimento mio-plioceno dos Andes (11–3 Ma) teria afetado a circulação atmosférica a ponto de favorecer o desenvolvimento de vegetações mais secas no centro (Cerrado) e a leste (Caatinga) do continente sul-americano. Isto coincidiria com os eventos de rápida e intensa diversificação a partir do Mioceno médio experimentados por várias linhagens de Myrteae (como *Myrcia* s.l.) nas florestas isoladas a leste (Atlântica) e a noroeste (Amazônica), assim como no Cerrado e Caatinga (Biffin *et al.*, 2010; Lucas *et al.*, 2011).

O grupo *Myrcia* s.l. hoje contem cerca de 770 espécies, alcançando seu pico de diversidade justamente na Mata Atlântica brasileira, mas também no Cerrado (Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Lucas *et al.*, 2011). Com base nesta distribuição e no alto nível de diversidade e endemismos nas áreas sobrepostas da Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga, Lucas *et al.* (2011) assumiram que *Myrcia* s.l. teria se originado no leste tropical da América do Sul, região que teria abrigado, entre o Oligoceno e o Mioceno (Biffin *et al.*, 2010), os tipos arcaicos daqueles biomas quando o grupo ali se estabeleceu.

Assumindo-se que a nervação e o tricoma bibraquiado (Figs. 5.8A–D, H) são caracteres suficientes para identificá-lo como um representante do tronco que teria originado p. ex. *Myrcia*

s.l., o morfotipo FS12 da Formação Fonseca parece estar no lugar e no tempo “certo”, conforme o cenário de origem hipotético dos estudos moleculares e biogeográficos citados.

MORFOTIPO FS13

Como claramente demonstram suas características foliares típicas, FS13 foi assinalado a *Curitiba*. Este gênero, hoje monotípico, é considerado uma linhagem evolutiva única de Myrtaceae da Mata Atlântica, endêmico dos planaltos do sul (Salywon e Landrum, 2007).

Implicações na distribuição de Curitiba. Com base na antiguidade da família na América do Sul (fósseis paleocenos) e na atual distribuição restrita de *Curitiba*, Salywon e Landrum (2007) deduziram que este gênero hoje representaria uma linhagem relictual, mas que no passado teria apresentado uma distribuição mais ampla.

A presente descoberta de folhas fósseis de *Curitiba* confirma a hipótese dos autores já que, um representante do final do Paleógeno teve como âmbito os planaltos do centro-sul de Minas Gerais, região mais ao norte e não justamente contígua aos planaltos do Paraná e Santa Catarina. Ainda mais intrigante parece ser a antiguidade de *Curitiba*, que se manteve quase que com a mesma arquitetura foliar (exceto dimensões) desde os tempos de Fonseca.

Implicações evolutivas de Curitiba na Mata Atlântica. Hoje, *Curitiba* ocorre restritamente nos pinhais sulinos, região fisionomicamente distinta (Floresta Ombrófila Mista = FOM) dominada pelo pinheiro-do-paraná (*Araucaria angustifolia*), além de contar com a presença do pinheiro-bravo (*Podocarpus lambertii*), Salywon e Landrum (2007); Stehmann *et al.* (2009). Integrando o compartimento sul da Floresta Atlântica, a FOM abriga muitos gêneros característicos de climas subtropicais ou tropicais de altitude, com distribuição comumente

centrada nos Andes (p. ex. *Acca* e *Myrceugenia*, exemplos de Myrtaceae) ou remanescentes austral-antárticos (como é o caso de Araucariaceae e Podocarpaceae), Fiaschi e Pirani (2009); Stehmann *et al.* (2009).

Para Salywon e Landrum (2007), *Curitiba* seria outro exemplo da lista de gêneros de Myrtaceae com diversidade restrita e praticamente endêmica da porção temperada ou subtropical sul-americana (p. ex. *Acca*, *Amomyrtus*, *Legrandia*, *Myrceugenia*, *Ugni*, etc...). Salywon e Landrum (2007) assumiram que as espécies andinas daqueles gêneros teriam sido “invasores” relativamente recentes (especialmente a partir do Mioceno) vindos do sul (McVaugh, 1968), e, portanto esperavam encontrar linhagens filogeneticamente isoladas em áreas próximas da América do Sul temperada, como no caso de *Curitiba*, nos planaltos sulinos brasileiros. Assumindo aqui que a idade da Formação Fonseca é neoeocena–eoligocena, então, as dispersões de Myrteae para o norte já vinham ocorrendo antes mesmo do Mioceno.

Implicações paleoambientais, paleoecológicas e da história evolutiva. Habitando o sub-bosque de florestas ombrófilas mistas dominadas pela araucária, *Curitiba prismatica* é uma árvoreta restrita aos planaltos (altitudes entre 750–950 m) do Paraná e Santa Catarina (Salywon e Landrum, 2007). Esta região apresenta um clima que, apesar de subtropical a quase temperado, é caracterizado por verões quentes a muito quentes, mas sem uma estação seca definida (tipos Cfa e Cfb, segundo classificação de Köppen-Geiger, Peel *et al.*, 2007). Então, além da temperatura (invernos relativamente brandos, com geadas leves e neve escassa), parece que a pluviosidade bem distribuída representa um fator limitante para o âmbito de *Curitiba*, assim como para as florestas ombrófilas mistas de araucárias (Backes, 2009). Salywon e Landrum (2007) interpretaram o atual âmbito restrito de *Curitiba* e seu caráter relictual como indícios de

que florestas dominadas por coníferas teriam sido outrora mais amplamente distribuídas na América do Sul.

Salywon e Landrum (2007) não apresentaram explicitamente uma sequência temporal sobre a história evolutiva de *Curitiba* e não revelaram exatamente quais tipos de coníferas que teriam dominado as possíveis florestas de outrora. Com base na presente descoberta e em outras evidências da Formação Fonseca, é possível lançar um cenário hipotético concordante com as deduções daqueles autores.

As particularidades ambientais e ecológicas da vegetação que hoje abriga *C. prismatica* (localidades baixo-montanas com florestas ombrófilas mistas dominadas por *Araucaria* e com *Podocarpus*) e a diversidade restrita da linhagem (um gênero monotípico e relictual), Salywon e Landrum (2007), podem indicar que a espécie sobreviveu apenas nesta fisionomia porque justamente ali teriam sido preservadas, até hoje, condições análogas às que já existiram.

Três importantes condições ambientais/ ecológicas também foram identificadas no paleoambiente da Formação Fonseca. Primeiro, uma elevação relativamente considerável pelo menos nos arredores (*horsts*) do paleoambiente deposicional propriamente dito (*graben*), como consequência do desenvolvimento episódico de terras altas ao longo do Eoceno–Mioceno na região de Fonseca, em Minas Gerais (Sant’Anna *et al.*, 1997; Japsen *et al.*, 2011, 2012).

Segundo, a pluviosidade. Diferentes evidências paleontológicas (por exemplo, medições da área foliar média do conjunto de Fonseca, $> 3.700 \text{ mm}^2$ por Burnham e Johnson, 2004 e $> 4.100 \text{ mm}^2$ por Oliveira-e-Silva, 1982; além da micoflora epifoliar associada, Fanton *et al.*, 2012) e sedimentológicas (instalação de um sistema fluvial meandrante com planícies de inundação gerando depósitos de linhito e folhelho, Sant’Anna *et al.*, 1997) indicam que as chuvas foram

abundantes e distribuídas o suficiente para sustentar uma vegetação úmida que seria análoga à de uma floresta pluvial moderna. Associado a alta precipitação, um grande número de famílias angiospérmicas consideradas indicadoras de condições termófilas (como Arecaceae, Annonaceae, Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae, entre outras) foi amplamente registrado na Formação Fonseca (Burnham e Johnson, 2004; Fanton *et al.*, 2012 e citações bibliográficas), atestando paleotemperaturas tropicais meso a megatérmicas.

Terceiro, a presença de coníferas do hemisfério sul. Uma grande variedade de grãos de pólen bissacados relacionados à Podocarpaceae (p. ex., *Dacrydiumites florinii* e *Podocarpidites marwickii*, Maizatto, 2001; Maizatto *et al.*, 2008) indica que ecologicamente, nas florestas de Fonseca também existiram nichos ocupados por coníferas austrais. Teoricamente, a morfologia aerodinâmica destes grãos (com sacos da exina) sugeriria que eles foram elementos alóctenes na assembleia de Fonseca, trazidos pelo vento a partir de locais muito distantes. Mas, analisando chuvas polínicas atuais em uma floresta atlântica do sul, Behling *et al.* (1997) concluíram que o influxo de pólen de *Podocarpus lambertii* foi baixo e próximo dos indivíduos produtores, indicando que mesmo espécies arbóreas anemófilas podem ter seu transporte de pólen entre florestas limitado a distâncias relativamente curtas (Enright e Jaffré, 2011).

Junto com a possibilidade de serem (para) autóctones, estes grãos-de-pólen podem ter sido produzidos por podocarpáceas que talvez tivessem alto requerimento fisiológico de umidade. As Podocarpaceae modernas são um grupo essencialmente intolerante à seca e ao frio rigoroso, sendo que seus representantes, predominantemente tropicais, distribuem-se frequentemente em regiões de altitude elevada (Brodrrib, 2011; Biffin *et al.*, 2011a). De maneira concordante, a história evolutiva fóssil de Podocarpaceae indica preferências por áreas

úmidas e com temperaturas mais amenas desde o final do Cretáceo e Paleógeno (Morley, 2011), inclusive seguindo de perto a radiação ecológica das angiospermas (Biffin *et al.*, 2011b).

Os grãos-de-pólen detectados na Formação Fonseca, *D. florinii* e *P. marvickii*, relacionados respectivamente aos gêneros *Dacrydium* e *Prumnopitys* (ou *Podocarpus*), Raine *et al.* (2011), indicam respectivamente a presença dos clados Dacrydioide e Prumnopityoide, Biffin *et al.* (2011a, b) no sudeste brasileiro durante o final do Paleógeno. O clado Dacrydioide, hoje extinto nos Neotrópicos, sobrevive na região tropical da Malesia e Australásia (por sua vez, o provável local de origem deste grupo ainda no Neocretáceo, Morley, 2011) com a maioria de suas espécies vivendo em florestas tropicais pluviais de montanhas (Enright e Jaffré, 2011).

Confirmando condições paleoambientais específicas, macrofósseis de *Dacrycarpus* (gênero muito afim de *Dacrydium*, também pertencente ao clado Dacrydioide) atestam a presença destas coníferas austrais nas florestas úmidas ao redor de lagoas de caldeiras vulcânicas na Patagônia argentina, sob climas mais quentes e com abundantes precipitações, durante o Eoceno (Wilf, 2012). Em adição, a presença de podocarpáceas dacrydioides na Patagônia e na costa atlântica brasileira é mais uma evidência da enorme influência florística das regiões australasiana e malesiana sobre a América do Sul, durante o Paleógeno, via dispersão trans-pacífica ou rota austral antártica.

Dentro do contexto climático inferido por outras linhas de evidências é possível então reconstruir a seguinte paleocomunidade para a Formação Fonseca: ao invés do predomínio de *Araucaria* (Araucariaceae) e da presença de representantes apenas podocarpoides (*Podocarpus*, Biffin *et al.*, 2011b), como hoje verificado nas florestas ombrófilas mistas atlânticas, o nicho das coníferas austrais nas florestas de Fonseca deve ter sido ocupado por podocarpáceas

dacrydioides. Analogamente, tais coníferas (afins de *Dacrydium*) deviam tolerar apenas temperaturas amenas a quentes (ausência de invernos muito rigorosos) e chuvas abundantes/bem distribuídas (ausência de uma estação seca pronunciada).

Durante o final do Eoceno, apesar de estar dentro dos limites do cinturão tropical sul (Ziegler *et al.*, 2003), na região sudeste possivelmente foram mantidas temperaturas não tão quentes quanto as equatoriais da época, associadas à umidade abundante, pela combinação de uma latitude 5° mais ao sul do que a atual, e pela presença regional de altitudes moderadamente elevadas (Japsen *et al.*, 2011, 2012). Além disso, neste tempo ainda estavam em curso inicial os eventos que do Oligoceno em diante, culminariam em condições progressivamente mais frias e secas na América do Sul, instalando a sazonalidade climática e invernos mais rigorosos (p. ex. estabelecimento da corrente circumpolar e glaciação antártica; soerguimento andino e estabelecimento da corrente fria de Humboldt), Graham (2011).

Então, junto com podocarpáceas dacrydioides, a espécie fóssil de *Curitiba* deve ter habitado o sub-bosque ou o dossel das florestas úmidas que por sua vez cresciam próximas a ou no próprio vale fluvial circundado por terras de elevação moderada da região de Fonseca. As características foliares do morfotipo FS13, com quase o dobro do comprimento (tanto em ápice acuminado quanto em lâmina) de sua representante moderna (*C. prismatica*) dá base a presente hipótese de que as florestas de Fonseca devem ter sido mais úmidas e mais quentes do que as atuais florestas ombrófilas mistas da Mata Atlântica do sul do Brasil.

Para se ter uma ideia da importância daquelas características fisionômicas na Formação Fonseca, nada menos do que 65% dos morfotipos que puderam ser avaliados quanto ao ápice (28 do total de 40 tipos conhecidos) apresentaram o estado acuminado. Ainda supondo-se que

o restante dos morfotipos incompletos de fato não portava ápice acuminado, esta porcentagem diminuiria para 45%, o que ainda é uma quantidade alta para uma paleoflora pouco estudada. Trabalhos clássicos têm demonstrado uma maior riqueza e abundância de folhas maiores e com pontas mais acuminadas justamente em florestas tropicais úmidas (Bailey e Sinnott, 1916; Wiemann *et al.*, 1998; Burnham e Johnson, 2004). Por exemplo, com base em inventários do conjunto de folhas de localidades modernas e fósseis, Burnham e Johnson (2004) indicaram valores mínimos que qualificam vegetativamente uma assembleia como típica de uma floresta tropical úmida: mais do que 25% das espécies portando ápices acuminados, mais do que 50% com tamanho mesófilo (área média de 4.500 mm²) e mais do que 60% com margens inteiras.

Indumento, herbivoria e implicações paleoecológicas e paleoclimáticas. Ao todo nove dos treze morfotipos da Formação Fonseca aqui analisados (FS01, 04, 06, 08–13) apresentaram detalhes epidérmicos como tricomas preservados (além de glândulas), um número considerável dado o estado preliminar do conhecimento da diversidade da flora fóssil de Fonseca. Devido à preservação estritamente na forma de impressões, detalhes do indumento não foram observados em nenhum dos morfotipos de Gandarela (GR).

Dentre os nove morfotipos com indumento, nada menos do que sete (FS01, 06, 08–10, 12–13) apresentaram uma densidade de tricomas foliares (tipo pelos simples) relativamente alta (em média de 30–80 [até 200] tricomas/mm²), recobrando a lâmina e/ou a nervação, especialmente as nervuras 1^{ária} e 2^{árias} (ver, por exemplo, Figs. 5.3H–I, 5.5G, 5.6B, 5.8J e 5.9F–G).

Sobre a ocorrência destes tricomas, em nenhum dos morfotipos foi possível determinar em qual das faces (adaxial ou abaxial) eles estavam preservados devido à limitação da análise sob estereomicroscópio. Apenas com a obtenção de cutículas de ambas as faces seria possível

confirmar se há diferenças na posição das estruturas epidérmicas. A única exceção foi o morfotipo FS01, que pôde ser analisado em nível cuticular: tanto raques e peciólulos quanto suas lâminas foliolares estavam densamente recobertas por tricomas ou por suas bases (ver Figs. 2.3–4 e 3.3–6, Apêndice 1, Volume II). A face foliolar analisada sob MEV foi considerada adaxial pela ausência de estômatos. Consequentemente, o folíolo foi caracterizado como hipoestomático, embora a micromorfologia abaxial ainda seja desconhecida (Apêndice 1).

Superfícies foliares e de outros órgãos das plantas são comumente cobertas por uma variedade de tricomas glandulares e não-glandulares, geralmente de grande importância taxonômica, mas também funcional, já que certas características (como a densidade) podem ser predominantemente controladas pelas condições ambientais e/ou ecológicas (Barclay *et al.*, 2007). Os tricomas glandulares secretam substâncias lipofílicas que oferecem proteção química ou físico-química contra herbívoros e patógenos (Wagner, 1991). Os tricomas não glandulares (pelos), por sua vez, quando formam um denso indumento, funcionam como uma barreira mecânica de resistência para fatores externos estressantes, tanto abióticos (como temperaturas extremas, excessiva perda de água e radiação ultravioleta) quanto bióticos, como herbívoros e patógenos (Werker, 2000; Walkama *et al.*, 2003).

Com base nestas observações, a análise da abundância de tricomas foliares fósseis pode então contribuir na reconstrução das condições paleoambientais. Entretanto, as implicações devem ser analisadas com cautela porque as relações entre a epiderme foliar e as condições ambientais são no geral complexas (justificadas por múltiplos fatores potenciais, ambientais e ecológicos) quando não espécie-específicas (dependentes de uma identificação taxonômica rigorosa, não se aplicando a generalizações em nível de família), Barclay *et al.* (2007).

Como observado, mais de 50% dos morfotipos de Fonseca aqui descritos apresentaram uma alta densidade de tricomas, o que nos leva a investigar os possíveis fatores abióticos e/ou bióticos que poderiam explicar o indumento daquelas folhas.

Temperaturas extremas e perda de água excessiva (elevado stress hídrico) são condições estressantes que podem estar associadas a ambientes muito gelados ou muito quentes (por exemplo, tundras e desertos). Embora haja a premissa clássica de que a densidade de tricomas é alta em táxons adaptados a condições áridas (características xeromórficas), esta condição fenotípica não é necessariamente uma exclusividade de plantas xéricas, como exemplificado por plantas tropicais de florestas úmidas com alta densidade de tricomas restritos à face abaxial (Barclay *et al.*, 2007). De qualquer maneira, nenhuma das evidências conhecidas (paleontológicas ou geológicas) aponta para a existência de condições muito extremas durante a deposição da Formação Fonseca, o que permite descartá-las como fatores potenciais.

Então, a exposição à radiação ultravioleta e ao risco de ser danificado por insetos herbívoros ou patógenos parecem ser os fatores que melhor explicam a alta densidade de tricomas observada nas folhas de Fonseca. Particularmente, folhas que se desenvolvem em ambientes de alta radiação tendem a mostrar cutículas mais cerosas e/ou alta densidade de tricomas (Crawley, 1997) porque ajudam na reflexão da radiação solar excessiva (Levizou *et al.*, 2004). Embora menos expostas por formarem um dossel moderadamente denso e fechado, as árvores das florestas de Fonseca talvez crescessem em uma região de terras moderadamente altas (planaltos) em Minas Gerais, onde talvez a radiação solar tenha sido mais alta.

Mais preponderante deve ter sido a pressão exercida pelos herbívoros e patógenos nas folhas de Fonseca e Gandarela. Quase metade dos morfotipos de Fonseca aqui descritos, mais

um morfotipo de Gandarela, tiveram pelo menos um espécime com indícios de ataque de herbívoros ou outros agentes (FS01, 05, 08, 10–12 e GR08), classificados como alimentação por excisão marginal (Figs. 1 e 5, Apêndice 2; Figs. 5.7A–B, 5.8A, C), alimentação por perfuração (Fig. 1, Apêndice 2; Figs. 5.3C, 5.6D) e minas de larvas ou danos por fungos (Figs. 5.17A–B).

Embora o presente resultado não aponte para uma frequência necessariamente alta de ataque (8 espécimes em 64 analisados [FS: 51 + GR: 13], o que corresponde a uma porcentagem de apenas 12,5% de folhas danificadas), o mesmo é preliminar devido à pequena amostragem. Estudos anteriores contaram pelo menos 500 espécimes de folhas (até 2.500), excluídos os fragmentados (ver tab. S8 em Wing *et al.*, 2009), o que dificulta a comparação. Mesmo assim, a frequência de dano foliar de Fonseca e Gandarela (12,5%) já é considerável se comparada, por exemplo, com localidades exaustivamente coletadas, como Castle Rocky (6,5%) e Lur'd Leaves (14,5%), de idade paleocena em latitudes médias da América do Norte, bacias de Denver e Wyoming, respectivamente (Wing *et al.*, 2009). Mas quando comparada com a frequência de folhas atacadas em Cerrejón na Colômbia (de 50%, Wing *et al.*, 2009, o que se espera para uma localidade paleocena equatorial, muito quente e úmida) a porcentagem de Fonseca + Gandarela é quatro vezes menor, reforçando a necessidade de uma amostragem maior. Em Gandarela, por exemplo, danos foram detectados em apenas um morfotipo (GR08), o que também reflete a pequena quantidade analisada aliada à má preservação e fragmentação dos espécimes.

Tricomas são um importante componente de resistência contra os insetos herbívoros (Dalin *et al.*, 2008) e geralmente sua densidade está positivamente relacionada com a diminuição do dano na folha pelos insetos (Mauricio, 1998; Handley *et al.*, 2005). Em florestas tropicais, padrões de distribuição espacial e abundância local de insetos herbívoros estão

também relacionados à temperatura, luminosidade e umidade (Janzen, 1981), além da associação específica com as plantas hospedeiras (Molina-Montenegro *et al.*, 2006). Várias evidências, já discutidas anteriormente, indicam que nas florestas de Fonseca eram mantidas temperaturas e umidade suficientemente altas para sustentar uma rica e abundante comunidade de insetos que podia associar-se a uma variedade de plantas hospedeiras. A assembleia conhecida de insetos de Fonseca inclui baratas, besouros, cupins, formigas e cigarras (Martins Neto, 2005), uma rica diversidade que indicaria, em partes, a presença potencial de diferentes insetos exercendo grande pressão de herbivoria. Apesar de ainda desconhecidas em Fonseca, várias espécies de borboletas foram descritas na Formação Tremembé (Bacia de Taubaté, Martins Neto, 2005), depósitos que são geologicamente correlatos com os da Formação Fonseca.

Assim, a presente observação da grande incidência de folhas com alta densidade de tricomas e da frequência preliminarmente moderada de ataques de herbívoros também coadunam com o cenário ecológico e ambiental reconstruído para Fonseca por evidências complementares: florestas quentes e úmidas, numa região planáltica irrigada, sustentando uma rica comunidade de angiospermas e de insetos em intensa interação.

Em adição aos tricomas não glandulares, a presença de tipos especiais de tricomas, de glândulas de óleo, e de outras estruturas preservadas na epiderme parece também confirmar a grande pressão por insetos herbívoros. Por exemplo, os morfotipos FS10, 12 e 13, coincidentemente todos com possíveis afinidades mirtaleanas, apresentaram tricomas especiais (do tipo estrelado, Fig. 5.6C, ramificado apicalmente ou organizados como em tufos em uma protuberância, Figs. 5.8G, E, 5.9H) que podem ter tido a função de tornar a lâmina impalatável

ou mesmo difícil de ser predada mecanicamente, como já aventado para tipos especiais de tricomas que irradiam de glândulas emergentes em certas espécies de eucaliptos modernos, constituindo talvez um mecanismo anti-herbivoria (Ladiges, 1984).

Os morfotipos FS09–13, por sua vez, apresentaram pontos circulares na lâmina que possivelmente são glândulas de óleo. A presença destas estruturas poderia estar relacionada com a secreção de substâncias lipofílicas, tais como terpenoides, flavonoides, fenois e ceras que poderiam deter, aprisionar ou mesmo intoxicar insetos herbívoros e patógenos (Baser e Buchbauer, 2010), evitando a predação da folha.

Comparações florísticas com localidades fósseis sul-americanas. Devido ao compartilhamento taxonômico (em nível de família e às vezes, de gênero, que frequentemente indicam condições tropicais), relativa proximidade cronológica e características deposicionais análogas, as seguintes floras fósseis foram comparadas com Fonseca e Gandarela: Cerrejón (Neopaleoceno da Colômbia), Laguna del Hunco e Río Pichileufú (Eoeoceno da Patagônia argentina), e Itaquaquacetuba, Tremembé e Entre-Córregos (rifte continental do sudeste, Neoeoceno–Eomioceno do Brasil).

Paleoflora Cerrejón. Embora típica representante da província paleocena *Palm* (que cobriu a metade norte da América do Sul, ver Capítulo 3 para o provincialismo microflorístico), Cerrejón é especialmente comparável porque a província sucessora eocena, denominada Neotropical (da qual Fonseca e Gandarela fazem parte) herdou dela o predomínio de famílias tropicais como Fabaceae, Malpighiaceae, Annonaceae, Malvaceae (Bombacoideae) e Bignoniaceae. Arecaceae foi mantida, mas não mais como elemento dominante, assim como Anacardiaceae, Lauraceae, Meliaceae, Melastomataceae e Moraceae (Romero, 1986, 1993).

Com exceção de Bignoniaceae e Malvaceae, com provável origem no Novo Mundo (Olmstead *et al.*, 2009; Carvalho *et al.*, 2011), todas as outras famílias citadas parecem ser imigrantes da rota boreal-laurasiana (Fiaschi e Pirani, 2009) que antes de terem se dispersado para outras partes da América do Sul, experimentaram intensa radiação e diversificação justamente ao norte do continente, onde primeiro aportaram. Cerrejón exemplifica este cenário evolutivo indicando que certas linhagens que hoje dominam as florestas neotropicais (como por exemplo, Arecaceae, Lauraceae e Malvaceae-Bombacoideae) já o faziam nas florestas pluviais desde o Paleoceno (Wing *et al.*, 2009; Carvalho *et al.*, 2011).

A Formação Cerrejón (Bacia de Ranchería) caracteriza-se por camadas de arenitos, argilitos e carvão depositados em um mosaico de paleoambientes fluviais, lacustres e estuarinos, na planície costeira que existiu no norte da Colômbia no Neopaleoceno (Wing *et al.*, 2009). Dentre os 64 morfotipos foliares reconhecidos, 46 representam angiospermas “dicotiledôneas” (Euphorbiaceae, Malvaceae, Salicaceae, Anacardiaceae, Menispermaceae, Lauraceae, Fabaceae e Meliaceae, famílias que puderam ser identificadas), 13 monocotiledôneas (Araceae, incluindo *Montrichardia* e Arecaceae com *Nypa* e *Cocos*), 01 conífera indeterminada e 04 pteridófitas, aquáticas e terrestres (*Salvinia*, *Stenochlaena*, *Lygodium* e *Acrostichum*). Em adição, foram reportados 33 tipos de frutos e sementes, sobretudo de Fabaceae (Wing *et al.*, 2009).

Em abundância relativa e diversidade, destacaram-se na paleoflora Cerrejón Arecaceae, Fabaceae, Malvaceae, Lauraceae, Menispermaceae, Araceae e Zingiberales. Este predomínio é muito similar ao hoje observado nas florestas neotropicais, especialmente da bacia amazônica (Wing *et al.*, 2009). Isto significaria que aquelas linhagens têm conseguido controlar a maior

porção dos recursos ecológicos naqueles ambientes por um longo período geológico, mesmo através das mudanças cenozoicas (tectônicas e climáticas) que alteraram as paisagens do norte da América do Sul (Wing *et al.*, 2009), sobretudo do Mioceno em diante (Hoorn *et al.*, 2010).

Nenhum dos morfotipos de Fonseca e Gandarela analisados equivale exatamente aos táxons conhecidos de Cerrejón (o que já era de se esperar pelo intervalo de tempo que os separa, ≈ 25 Ma). Entretanto, certas características compartilhadas foram úteis para reconhecer afinidades em certas famílias ou ordens (p. ex. em Laurales [Lauraceae ou Monimiaceae], para o morfotipo FS06, com glândulas resiníferas aderidas à cutícula como em CJ22, Wing *et al.*, 2009).

Este é também o caso de *Chondrodendron brasiliense* Dolianiti (Fig 4.1 no Capítulo 4), morfoespécie foliar da Formação Fonseca que compartilha várias características da base e nervação com *Menispermites cerrejonensis* Doria, Jaramillo e Herrera, permitindo reconhecê-las como espécies fósseis distintas de Menispermaceae (Doria *et al.*, 2008). Como salientado por Doria *et al.* (2008), o hábito trepador (liana) é comum e predominante nas Menispermaceae de florestas neotropicais modernas (Gentry, 1991), sugerindo que as florestas úmidas paleocenas de Cerrejón já eram multiestratificadas. Extrapolando esta sugestão, é possível também que as florestas tropicais úmidas da Formação Fonseca abrigassem espécies de lianas (*C. brasiliense*, Menispermaceae, Dolianiti, 1949) que faziam parte de um dossel multiestratificado.

Paleofloras Laguna del Hunco e Río Pichileufú. Ao sul do continente, situou-se a província paleocena–eocena Mista, com uma peculiar mistura de elementos tanto tropicais (como Arecaceae, Anacardiaceae, Lauraceae, Rubiaceae e Sapindaceae, justificados pelo maior âmbito da zona tropical durante os ótimos climáticos do Eoceno) quanto subtropicais (como por

exemplo, Araucariaceae, Cupressaceae, Nothofagaceae, Proteaceae, Podocarpaceae e Winteraceae), por sua vez de origem austral-antártica (Romero, 1986, 1993).

As florestas paleógenas meridionais da América do Sul devem ter sido o ponto de partida evolutivo de várias linhagens de angiospermas imigrantes que ali aportavam vindas de outros continentes austrais. Após se dispersarem para as outras partes da América do Sul e arredores, tornariam-se posteriormente ícones neotropicais, como por exemplo, a diversa tribo Myrteae (Myrtaceae, McVaugh, 1968; Landrum, 1981; Murillo *et al.*, 2012) e grupos menores em Cunoniaceae, Escalloniaceae, Monimiaceae, Salicaceae e Winteraceae (Fiaschi e Pirani, 2009).

Dentro deste contexto da província Mista são destacadas duas paleofloras eocenas da Argentina: as camadas que encerram as assembleias de Laguna del Hunco (complexo vulcânico-piroclástico do Río Chubut médio) e Río Pichileufú (Formação Ventana, Río Negro) correspondem a argilitos e arenitos tufáceos depositados em lagos de caldeiras vulcânicas que existiram ao norte da Patagônia durante o Eoceno (Wilf *et al.*, 2003a, 2005a; Wilf, 2012).

Naquele tempo, esta região apresentava altitudes relativamente baixas (sem uma elevação significativa dos Andes meridionais), forte influência marinha moderando seu clima, além de uma conexão direta por terra (através da Antártica) com as florestas australasianas. A presença nestas paleofloras patagônicas, de coníferas podocarpáceas e de angiospermas como *Akania* (Akaniaceae), *Gymnostoma* (Casuarinaceae) e *Eucalyptus* (Myrtaceae) confirmam esta continuidade florística (Wilf *et al.*, 2005a; Hermsen *et al.*, 2012). Em adição, os vários gêneros reconhecidos que demandam umidade (*Papuacedrus*, *Acmopyle*, *Gymnostoma* e *Dacrycarpus*) dão forte suporte para a presença de florestas pluviais eocenas na Patagônia (Wilf *et al.*, 2009;

Wilf, 2012). Precipitações abundantes e invernos amenos são fatores que explicariam a extraordinária biodiversidade destas paleocomunidades argentinas (Wilf *et al.*, 2003a, 2005b).

Dentre os 165 morfotipos foliares reconhecidos em Laguna del Hunco e Río Pichileufú, 137 são de angiospermas “dicotiledôneas”, 05 de monocotiledôneas (como Arecaceae), 13 de coníferas (como Araucariaceae, Cupressaceae e Podocarpaceae), 02 de cycas + ginkgos, e 08 de briófitas + pteridófitas (como *Azolla*, Salviniaceae). Além deles, foram reportados 37 tipos de estruturas reprodutivas (Wilf *et al.*, 2005a, table A2, appendix). Em termos de abundância relativa e diversidade, dentre as linhagens “dicotiledôneas” que puderam ser identificadas, destacaram-se na paleoflora Laguna del Hunco: Cunoniaceae, Myrtaceae, Fabaceae, Sapindaceae, Lauraceae e Malvaceae. Adicionalmente, Melastomataceae, Menispermaceae, Proteaceae (*Lomatia* e *Roupala*) e Rubiaceae foram também reportadas (Wilf *et al.*, 2005a).

Linhagens como *Akania*, *Araucaria* seção *Eutacta*, *Dacrycarpus* e *Gymnostoma*, que no eoceno ocorriam na América do Sul meridional, hoje possuem espécies aparentadas vivendo exclusivamente na região australasiana tropical e/ou subtropical. Outras linhagens mantêm ainda disjunções entre o sul da América do Sul e a Australásia, como *Lomatia* e *Papuacedrus*, e Cunoniaceae, amplamente distribuída no hemisfério sul (Wilf *et al.*, 2005a, 2009; Wilf, 2012).

Mesmo evidenciando forte ligação com as florestas australasianas, via rota austral-antártica, um grande número de linhagens de caráter claramente tropical indica também conexões com a província Neotropical ao norte, como Cycadaceae, Arecaceae, Fabaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Menispermaceae, Rubiaceae e Sapindaceae (Wilf *et al.*, 2005a).

Com base na composição taxonômica conhecida das macrofloras, Wilf *et al.* (2005a) e Wilf (2012) sugeriram que as florestas úmidas de Laguna del Hunco e Río Pichileufú eram

multiestratificadas com um dossel arbóreo composto por coníferas (*Araucaria*, *Dacrycarpus* e *Papuacedrus*) e angiospermas (como *Eucalyptus*, *Arecaceae* e *Malvaceae*); lianas (*Menispermaceae* e *Sapindaceae*); sub-bosque formado por arbustos e arvoretas como *Akania*, *Gymnostoma*, *Roupala*, *Fabaceae*, *Lauraceae* e *Myrtaceae*; musgos, cycas, monocotiledôneas e pteridófitas compondo o chão da floresta; além de plantas aquáticas (*Azolla* e ninfeias).

Nenhum dos táxons conhecidos de Laguna del Hunco e Río Pichileufú é equivalente exato aos de Fonseca e Gandarela, o que não surpreende já que as paleofloras patagônicas são quase 18–14 Ma mais antigas do que as mineiras. Entretanto, algumas características similares entre certos morfotipos são úteis para indicar relacionamentos em nível de família (ou níveis mais específicos, como tribos) e consequentemente confirmarem tropicalidade compartilhada ou influência florística austral-antártica entre tais paleofloras.

Por exemplo, os folíolos isolados e folhas compostas imparipinadas de “*Cassia*” *argentinensis* Berry (Berry, 1938; Wilf *et al.*, 2005a), além de morfotipos de folhas e/ou frutos de *Cercis*, *Caesalpinia*, *Hymenaea* e *Sclerobium* (Calvillo-Canadell *et al.*, 2007) confirmam a presença de *Fabaceae* e especificamente de várias tribos de “*Caesalpinioideae*” (*Caesalpinieae*, *Cercidae* e *Detarieae*) na Patagônia, revelando que uma considerável diversificação de caesalpinioídeas no sul da América do Sul já estava em curso desde o Eoceno, o que torna razoável a identificação destas linhagens nas paleofloras de Fonseca e Gandarela, como é o caso do morfotipo FS01 da Formação Fonseca, tentativamente atribuído à *Detarieae* ou ao grupo *Peltophorum* (Apêndice 1). Em *Myrtaceae*, “*Myrcia*” *chubutensis* Berry (Berry, 1938; Wilf *et al.*, 2005a) e o espécime MEF-0976 (fig. 1F em Wilf *et al.*, 2003a) parecem confirmar a presença da tribo *Myrteae* no sul da América do Sul pelo menos desde o Eoceno, dando suporte às

afinidades em Myrteae dos morfotipos FS12–13 da Formação Fonseca. Todos os exemplos anteriores são de grupos cujas espécies viventes são essencialmente tropicais.

Devido ao grande número de grupos tropicais e subtropicais em comum, cujos representantes deviam ter hábitos que os faziam ocupar nichos diversificados (como Arecaceae e coníferas austrais no dossel arbóreo; Fabaceae, Lauraceae, Malvaceae e Myrtaceae no sub-bosque; Menispermaceae e Sapindaceae como lianas; Malpighiaceae como arbustos trepadores; monocotiledôneas epífitas, além de cycas e pteridófitas no chão da floresta) é bem possível que, assim como na Patagônia, as florestas relativamente densas de Fonseca e Gandarela também eram multiestratificadas, sustentadas por condições quentes e úmidas.

Paleofloras do rifte continental do sudeste brasileiro. As bacias tafrogênicas intermontanas que compõem o rifte continental do sudeste (Riccomini *et al.*, 2004) foram preenchidas em consequência dos processos de soerguimento e distensão durante a reativação tectônica da plataforma sul-americana, manifestados em pulsos do final do Paleoceno ao Mioceno (Zalán e Oliveira, 2005). Este é o caso das bacias de São Paulo e Taubaté (SP) e Aiuruoca (sul de MG) aqui comparadas, cujas camadas fitofossilíferas foram datadas palinologicamente, assim como Fonseca e Gandarela, nos intervalos Neoeoceno–Eoligoceno ou Neoligoceno–Eomioceno (Lima *et al.*, 1985, 1991; Yamamoto, 1995; Garcia *et al.*, 2000).

Formação Itaquaquecetuba (Neoeoceno–Eoligoceno da Bacia de São Paulo). Caracteriza-se por siltitos e arenitos argilosos depositados em sistemas fluviais, lacustres e aluviais (Riccomini *et al.*, 2004). Lenhos fósseis (Suguio e Mussa, 1978) indicaram a presença de angiospermas que ainda hoje vivem nas florestas tropicais úmidas do Brasil, como Anacardiaceae (*Astronioxylon*), Elaeocarpaceae (*Sloanea*), Fabaceae (*Centrolobium*,

Myrocarpoxylon e *Piptadenioxylon*), Melastomataceae (*Miconia*), Sapindaceae (*Matayboxylon*) e Vochysiaceae (*Qualeoxylon*). Folhas fósseis foram identificadas em Araceae (*Monstera*), Alismataceae, Aquifoliaceae (*Aquifoliphyllum* gen. nov., similar a *Ilex*), Fabaceae (*Schizolobium*), Malpighiaceae (*Byrsonima*), Malvaceae (*Luehea*), Myrtaceae (*Myrcia* e *Psidium*), Rutaceae (*Zanthoxylum*), Salicaceae (*Casearia*), Sapindaceae (*Serjania*), além de várias “dicotiledôneas” indeterminadas (Fittipaldi *et al.*, 1989). Há também uma hepática atribuída a *Isotachis* (Fittipaldi, 2002). Todas as evidências paleobotânicas de Itaquaquecetuba apontam para um paleoambiente tropical úmido, semelhante ao de uma floresta ombrófila atual (Fittipaldi *et al.*, 1989; Fittipaldi, 2002).

Além das similaridades deposicionais e palinológicas (p. ex. *Bombacacidites clarus* e *Margocolporites vanwijhei*, Lima *et al.*, 1991), a macroflora da Formação Itaquaquecetuba parece também compartilhar táxons específicos com a Formação Fonseca, sugerindo uma idade muito próxima entre estas unidades. Este é caso do folíolo isolado da leguminosa *Schizolobium inaequilaterum* (Fittipaldi *et al.*, 1989), que é muito compatível com morfotipo FS01 (para maiores detalhes, ver Apêndice 1), além do lenho de *Piptadenioxylon* (Suguio e Mussa, 1978), muito próximo de *Leguminoxylon piptadenoides* de Fonseca (Curvello, 1955).

Outros táxons têm em comum particularidades que indicam relacionamentos em nível de família, embora não sejam equivalentes exatos. *Myrcia cf. rostrataformis* de Itaquaquecetuba (Fittipaldi *et al.*, 1989), por exemplo, é próxima do morfotipo FS11, ambos prováveis tipos relacionados à tribo Myrteae (Myrtaceae), muito embora a lâmina ligeiramente falcada do primeiro talvez indique afinidades à Eucalypteae, o que não seria uma surpresa dada a distribuição paleógena de eucaliptos na porção sul da América do Sul (Hermsen *et al.*, 2012).

Zanthoxylum glanduliferum, possível Rutaceae de Itaquaquecetuba (Fittipaldi *et al.*, 1989) apresenta muitas glândulas resiníferas aderidas à lâmina, assim como o morfotipo FS06 de Fonseca. Diferentemente, optou-se aqui por identificar FS06 em Lauraceae ou Monimiaceae.

Com exceção de Balantiopsidaceae (hepática), Aquifoliaceae, Elaeocarpaceae e Salicaceae, todas as outras famílias representativas da paleoflora Itaquaquecetuba são também compartilhadas com Fonseca e/ou Gandarela, especialmente aquelas indicadoras de tropicalidade, tais como Fabaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Rutaceae e Sapindaceae.

Interessante notar contribuições mistas para a flora fóssil de Itaquaquecetuba, que parece contar com elementos de origem tanto austral quanto boreal. Por exemplo, a hepática fóssil *Isotachis* (Fittipaldi, 2002) pertence à família Balantiopsidaceae que hoje no Brasil conta com 10 espécies (em 3 gêneros) predominantemente distribuídas nas florestas do compartimento sul da Mata Atlântica (Costa, 2010). A variedade de morfotipos de Myrtaceae em Itaquaquecetuba (Fittipaldi *et al.*, 1989) também parece expor tal influência austral. Já a monocotiledônea *Monstera* (Araceae, Fittipaldi *et al.*, 1989, assim como *Montrichardia*, por sua vez detectada na paleoflora neopaleocena Cerrejón, Wing *et al.*, 2009) está hoje comumente associada às florestas tropicais úmidas do norte da América do Sul, especialmente na Amazônia e compartimento norte da Mata Atlântica (Coelho *et al.*, 2010).

Formação Tremembé (Neoligoceno–Eomioceno da Bacia de Taubaté). Compreende argilitos e folhelhos papiráceos/pirobetuminosos depositados num sistema lacustre que preservou a maior associação de fósseis (plantas, artrópodes, peixes, lagartos, cobras, aves e mamíferos) do “Terciário” do Brasil (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2002a).

A assembleia de palinomorfos de Tremembé (Lima *et al.*, 1985; Yamamoto, 1995) é muito semelhante à de Fonseca e Gandarela, com o compartilhamento, por exemplo, de fungos (*Callimothallus*, *Phragmothyrites*), algas (*Zygnema*, apenas em Gandarela), pteridófitas (*Deltoidospora*, *Leiotriletes*, *Cicatricosisporites dorogensis*), gimnospermas (*Dacrydiumites florinii*, *Ephedripites*, *Podocarpidites marwickii*) e angiospermas (*Bombacacidites*, *Striatricolpites catatumbus*), Maizatto (2001). A ausência do pólen *Margocolporites vanwijhei* parece confirmar uma idade máxima oligocena para a Formação Tremembé (Lima *et al.*, 1985).

Quanto à macroflora de Tremembé (Duarte e Mandarim-de-Lacerda, 1992; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2002a, b), foram identificadas folhas e/ou estruturas reprodutivas de famílias ainda não reconhecidas em Fonseca e Gandarela, tais como Characeae (aff. *Chara*), Taxodiaceae (aff. *Cryptomeria*), Nymphaeaceae, Celastraceae (*Plenckia*), Loganiaceae (*Strychnos*), Phytolaccaceae (*Segueria*) e Typhaceae (*Typha*), muitas delas indicadoras de uma vegetação autóctone marginal ou aquática que habitava o próprio paleolago Tremembé (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2002b). Entretanto, a presença de formas em Fabaceae (*Aeschynomene*, *Cassia*, *Copaifera*, *Leguminosites*, *Machaerium* e Mimosoideae), Lauraceae (*Laurophyllum*), Malvaceae (*Luehea*), Myrtaceae, Podocarpaceae (*Podocarpus*) e Sapindaceae, inclusive com vários daqueles gêneros em comum, sugere, junto com a assembleia polínica, similaridades deposicionais, paleoclimáticas e idades relativamente próximas entre estas unidades geológicas.

Formação Entre-Córregos (Neoeoceno–Eoligoceno da Bacia de Aiuruoca). Caracterizada por folhelhos com intercalações de argilitos também depositados em um sistema lacustre que preservou a paleocomunidade de plantas, anfíbios, peixes e aves que ali viviam (Franco-Delgado e Bernardes-de-Oliveira, 2004; Malabarba, 2004).

Na macroflora da Formação Entre-Córregos, angiospermas, sobretudo folhas, foram identificadas em Annonaceae (*Annona*), Fabaceae (*Caesalpinia* cf. *echinata* e *Machaerium*), Lauraceae (*Nectandra*), Malvaceae (*Apeiba* e *Luehea*), Myrtaceae (*Campomanesia*, *Eugenia*, *Myrciaria* e *Psidium*), Passifloraceae (*Passiflora*), Sapindaceae (*Sapindus*), permitindo inferir que uma floresta pluvial estratificada tipo atlântica já estava presente no sudeste do Brasil desde o final do Paleógeno (Franco-Delgado e Bernardes-de-Oliveira, 2004).

Além da proximidade paleogeográfica e cronológica entre Aiuruoca e Fonseca/Gandarela, fica especialmente evidente a alta diversidade compartilhada de tipos foliares de Myrtaceae (morfotipos FS11–13 do presente estudo, e 04 tipos distintos em Aiuruoca, incluindo-se *Myrciaria*, Franco-Delgado, 2002) e a presença, em comum, de Annonaceae (*Annona*), Fabaceae (*Caesalpinia*), Malvaceae (*Luehea*), Sapindaceae (*Sapindus*) e Lauraceae, todas elas linhagens que indicam tropicalidade (Berry, 1935; Dolianiti, 1950; Duarte, 1958).

Em resumo, as unidades geológicas comparadas do rifte continental do sudeste, encerram assembleias depositadas em condições análogas e durante tempos relativamente próximos aos da Formação Fonseca e Bacia de Gandarela. A composição taxonômica em comum de suas floras fósseis indica condições tropicais (quentes e úmidas) que mantinham florestas pluviais multiestratificadas próximas aos ambientes flúvio-lacustres. A distribuição das evidências geológicas e paleontológicas indica um caráter regional para aquele tipo de vegetação neopaleógena, cujo âmbito coincidiria com o das bacias do rifte do sudeste.

Comparações florísticas com vegetações modernas. Embora a atual configuração dos domínios fitogeográficos brasileiros resulte mais diretamente de eventos tectônicos e climáticos ocorridos do final do Mioceno ao Quaternário, tais como o soerguimento dos Andes, a gênese

dos sistemas modernos da Amazônia, Caatinga, Cerrado e Pantanal, o fechamento do istmo do Panamá e as glaciações pleistocenas (Fiaschi e Pirani, 2009; Simon *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Graham, 2011; Irion *et al.*, 2011), a comparação com certos tipos de vegetação existentes pode dar pistas sobre como deve ter sido a vegetação paleógena de Fonseca e Gandarela.

Estudos têm demonstrado que as versões modernas do Cerrado, Caatinga e Amazônia parecem ter evoluído apenas recentemente, do meio do Neógeno em diante (Simon *et al.*, 2009; Hoorn *et al.*, 2010; Graham, 2011). Também recente parece ser a história evolutiva do Pantanal, cuja origem pleistocena resultou da deposição de sedimentos flúvio-lacustres naquela planície hoje dominada pelas bacias dos rios Paraná e Paraguai (Irion *et al.*, 2011). Embora também deva ter sido palco de intensa diversificação de linhagens específicas durante o Neógeno e Quaternário, a atual Floresta Atlântica parece ser o domínio fitogeográfico brasileiro que mais herdou e conservou contribuições antigas, conforme sugere a grande quantidade de linhagens de divergência paleógena (ou anterior) nela asiladas (Fiaschi e Pirani, 2009; Stehmann *et al.*, 2009 e citações). Assim, pela idade neoeocena–eomiocena e localização das assembleias de Fonseca e Gandarela, parece razoável compará-las floristicamente com a Floresta Atlântica.

Segundo a classificação de Stehmann *et al.* (2009), o atual domínio da Floresta Atlântica inclui um mosaico de formações florestais (florestas estacionais e ombrófilas) e não florestais (campos de altitude, manguezais e restingas) que ocorrem ao longo da costa brasileira.

Campos de altitude, manguezais e restingas provavelmente não são os tipos de vegetação atlântica mais compatíveis com Fonseca e Gandarela: a fisionomia geralmente aberta (campestre ou herbáceo-arbustiva), a especificidade dos sítios de ocorrência (rochas granítico-gnáissicas em topos de montanhas; estuários e sedimentos arenosos de origem marinha), as

particularidades taxonômicas e endemismos (como Asteraceae, Cyperaceae, Orchidaceae e Poaceae nos campos de altitude; Rhizophoraceae e Acanthaceae nos manguezais) e a idade quaternária das planícies litorâneas do Brasil (onde têm evoluído os manguezais e restingas), (Rizzini, 1997; Sampaio *et al.*, 2005; Stehmann *et al.*, 2009; Vasconcelos, 2011), sugerem que estas não devem ter sido as condições paleoambientais presentes em Fonseca e Gandarela.

As formações florestais atlânticas parecem representar as analogias que melhor se ajustam. Sua diferenciação se dá pelo regime de chuvas, no qual a nítida sazonalidade (com um período seco e outro chuvoso) caracteriza as florestas estacionais, que geralmente ocorrem nos interflúvios. A flora arbórea das florestas estacionais é, em boa medida, um subconjunto das florestas ombrófilas, provavelmente extraindo espécies tolerantes a uma estação seca mais prolongada (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Nas florestas estacionais semidecíduais (FES), 10–50% das plantas arbóreas perdem as folhas durante a seca, e as famílias Fabaceae, Euphorbiaceae, Nyctaginaceae, Rutaceae e Apocynaceae são as mais frequentes, enquanto que nas decíduais (FED), pelo menos 90% perdem as folhas, predominando Fabaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Apocynaceae e Sapindaceae (Stehmann *et al.*, 2009; Forzza *et al.*, 2010).

As florestas ombrófilas (= pluviais), por sua vez, comumente ocorrem em áreas voltadas para a face leste das serras atlânticas, onde há forte efeito orográfico, com elevadas temperaturas e fartas precipitações bem distribuídas ao longo do ano (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). De porte alto, as florestas ombrófilas são compostas essencialmente por árvores “dicotiledôneas” e palmeiras, podendo ocorrer em diferentes posições topográficas, desde terras-baixas até áreas alto-montanas (Stehmann *et al.*, 2009; Forzza *et al.*, 2010).

Nas florestas ombrófilas densas (FOD), que concentram 60% da riqueza e 80% dos endemismos do domínio atlântico, as famílias mais frequentes são Fabaceae, Arecaceae, Moraceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Bromeliaceae, Araceae e Orchidaceae. Já nas mistas (FOM), as mais tipicamente encontradas são Araucariaceae (*Araucaria angustifolia*), Podocarpaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Euphorbiaceae. Então, além da presença de palmeiras e árvores “dicotiledôneas”, destacam-se na FOM as gimnospermas (coníferas austrais) e também as briófitas, onde ocorre quase metade das 1.300 espécies registradas na Mata Atlântica, por sua vez o domínio brasileiro que concentra o maior número de espécies de antóceros, hepáticas e musgos (Stehmann *et al.*, 2009; Forzza *et al.*, 2010).

A comparação das assembleias (macro e microfóssil) de Fonseca e Gandarela revela maior proximidade florística com as florestas atlânticas ombrófilas, especialmente com a FOM.

Com as florestas estacionais, compartilham muitas das famílias mais frequentes (p. ex. Fabaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Rutaceae e Sapindaceae), porém, ao invés da presença de Apocynaceae e Nyctaginaceae (típicas na FED e FES, e ainda desconhecidas em Fonseca e Gandarela), nas paleofloras mineiras são mais marcantes as Myrtaceae e Lauraceae, assim como hoje observado nas florestas ombrófilas (Stehmann *et al.*, 2009; Forzza *et al.*, 2010).

Para se ter uma ideia das semelhanças florísticas com as florestas ombrófilas, com exceção de apenas Erythroxylaceae, todas as outras dezenove famílias contendo o maior número de espécies arbóreas no sudeste (Oliveira-Filho e Fontes, 2000: pg. 806) têm pelo menos um registro em Fonseca e Gandarela (ver Capítulo 4 e Tab. 4.1). Além da diversidade de Myrtaceae e também de Arecaceae, a relevante contribuição de gimnospermas (em especial coníferas em Araucariaceae e Podocarpaceae) nas paleofloras mineiras, e a potencial presença

de briófitas (pelo menos registradas em camadas consideradas correlatas, como da Formação Itaquaquetuba, no rifte continental do sudeste, Fittipaldi *et al.*, 2002) são fortes indicativos de uma composição florística análoga às de florestas ombrófilas mistas (FOM).

Levantamentos do compartimento arbóreo-arborescente na porção nuclear de FOM da região sul do Brasil (Saueressig, 2012) revelaram a presença de 328 espécies (em 165 gêneros e 65 famílias), com as seguintes famílias de maior riqueza: Myrtaceae (59 ssp., especialmente *Eugenia*, *Myrcia* e *Myrceugenia*), Fabaceae (37), Lauraceae (22, *Ocotea*), Asteraceae (19), Solanaceae (15, *Solanum*), Euphorbiaceae (11), Salicaceae (11), Rubiaceae (9) e Rutaceae (9). Outros gêneros também ricos foram *Miconia* (Melastomataceae), *Ilex* (Aquifoliaceae) e *Symplocos* (Symplocaceae). Dentre as 12 mencionadas, Symplocaceae é a única família ainda não registrada nas bacias de Fonseca e Gandarela e do rifte continental do sudeste (Capítulo 4).

Apesar das famílias angiospérmicas serem as que mais contribuem para a diversidade da FOM, são as poucas espécies de gimnospermas que nela imprimem um aspecto singular (*Araucaria angustifolia* e *Podocarpus lambertii*). A FOM não é uma formação madura e integrada, abrigando coníferas antiguíssimas como antes se acreditava. Pelo contrário, sabe-se que sua fisionomia moderna é produto da evolução recente (quaternária) daquelas espécies. Hoje, a FOM consiste em diversas camadas de comunidades arbóreas em diferentes estágios de sucessão que no período interglacial atual, tendendo para condições quentes e úmidas, vêm sofrendo pressão das outras florestas tropicais: ombrófilas densas e estacionais (Backes, 2009; Saueressig, 2012). Mesmo que suas espécies icônicas representem ramos terminais de evolução apenas recente, parece claro que a atual composição da FOM é produto da contribuição de linhagens austral-antárticas “veteranas” na América do Sul, que por sua vez apresentam uma

longa história evolutiva pelo menos desde o Paleógeno, tais como Myrtaceae, Araucariaceae, Podocarpaceae e Asteraceae, especialmente na porção sul do continente (Wilf *et al.*, 2005a; Barreda *et al.*, 2010; Murillo *et al.*, 2012; Wilf, 2012).

Interessante notar que o tipo moderno de vegetação atlântica (FOM) mais comparável floristicamente com Fonseca e Gandarela está incluído justamente no compartimento sul da Floresta Atlântica. Estudos biogeográficos de flora e fauna têm confirmado que de fato há uma separação histórica entre os blocos norte e sul do domínio, cujos limites são mais ou menos coincidentes com o vale do Rio Doce (ao norte do estado do Espírito Santo e a leste de Minas Gerais, $\approx 19^\circ$ S), resultando em uma forte diferenciação florística entre eles (Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Oliveira-Filho *et al.*, 2005; Morrone, 2006; Fiaschi e Pirani, 2009).

O compartimento sul das florestas atlânticas estende-se até o Rio Grande do Sul e inclui, além das florestas ombrófilas densas (FOD), florestas sazonalmente secas (FED e FES) no sudeste do Brasil (além do Paraguai e Argentina), bem como as florestas de *Araucaria angustifolia* (FOM), compreendendo um extenso centro de endemismos que parece se ajustar relativamente bem ao âmbito das serras do Mar e da Mantiqueira (Oliveira-Filho e Fontes, 2000; Fiaschi e Pirani, 2009). Ao invés de uma forte influência neotropical amazônica, as florestas atlânticas do bloco sul apresentam muitos táxons com distribuição centrada nos Andes, tais como *Clethra* (Clethraceae), *Gaultheria* (Ericaceae), *Escallonia* (Escalloniaceae), *Gordonia* (Theaceae), *Macrocarpaea* (Gentianaceae), *Hypericum* (Clusiaceae), *Meriania* (Melastomataceae), *Myrceugenia* (Myrtaceae), *Fuchsia* (Onagraceae), *Aulonemia* (Poaceae), *Euplassa* e *Roupala* (Proteaceae) e *Meliosma* (Sabiaceae). Outros elementos indicam uma

influência austral-antártica, como Araucariaceae, Canellaceae, Cunoniaceae, Elaeocarpaceae, Griselinaceae, Podocarpaceae, Proteaceae e Winteraceae (Fiaschi e Pirani, 2009 e citações).

Os quase 30 milhões de anos decorridos produziram uma versão moderna de FOM que certamente não é igual à versão neopaleógena de Fonseca e Gandarela. Ao longo do Neógeno e do Quaternário, muitas linhagens devem ter sido ali conservadas (pelo menos em nível de família, como evidenciam as comparações florísticas), ao passo que muitas outras (em nível infrafamiliar) se extinguíram (p. ex. o subclado Dacrydioide de Podocarpaceae, hoje extinto nos Neotrópicos, Enright e Jaffré, 2011). Além disso, novos subclados se diversificariam intensamente a partir do Neógeno, substituindo os anteriores em seus nichos (p. ex. em certas Bromeliaceae e Orchidaceae, Gustafsson *et al.*, 2010; Givnish *et al.*, 2011; e no subclado Podocarpoide, Biffin *et al.*, 2011a).

Então, a moderna FOM do sul do Brasil é uma analogia parcialmente compatível com as florestas neopaleógenas de Fonseca e Gandarela. Elas devem ter sido florestas ombrófilas (as folhas da maioria das espécies arbóreas não caía devido ao regime regular de chuvas abundantes) cuja composição também era mista: rica em angiospermas (Myrtaceae, Lauraceae, Fabaceae, Arecaceae e Euphorbiaceae, por exemplo), mas com particular parcela de gimnospermas (como Podocarpaceae e Araucariaceae). Porém, a diferença mais gritante deve ter sido nas temperaturas, possivelmente mais quentes durante o Neopaleógeno devido ao: (1) maior âmbito da zona tropical naquele tempo, (2) nível superior de CO₂ atmosférico, (3) invernos relativamente brandos (Ziegler *et al.*, 2003; Beerling e Royer, 2011) e (4) nível altitudinal que talvez não fosse tão elevado (Japsen *et al.*, 2012) quanto hoje o é (em média 800–1.500 m) nos planaltos sulinos cobertos pelas araucárias (Ab’Sáber, 2003).

Capítulo 6. Análises paleoclimáticas em Fonseca e Gandarela com folhas de angiospermas

Neste capítulo, além do estágio atual do conhecimento sobre a variação climática cenozoica (especialmente da América do Sul), é introduzida a teoria que fundamenta a relação entre o clima e as folhas de angiospermas. Ela dá base a presente análise que utiliza a margem de folhas fósseis como ferramenta de reconstrução paleoclimática (temperaturas médias). Em seguida, são definidos os materiais e métodos utilizados, e então, apresentados os resultados da análise da margem foliar com os conjuntos de Fonseca e Gandarela, além de suas implicações.

POR QUE ESTUDAR OS CLIMAS DO PASSADO?

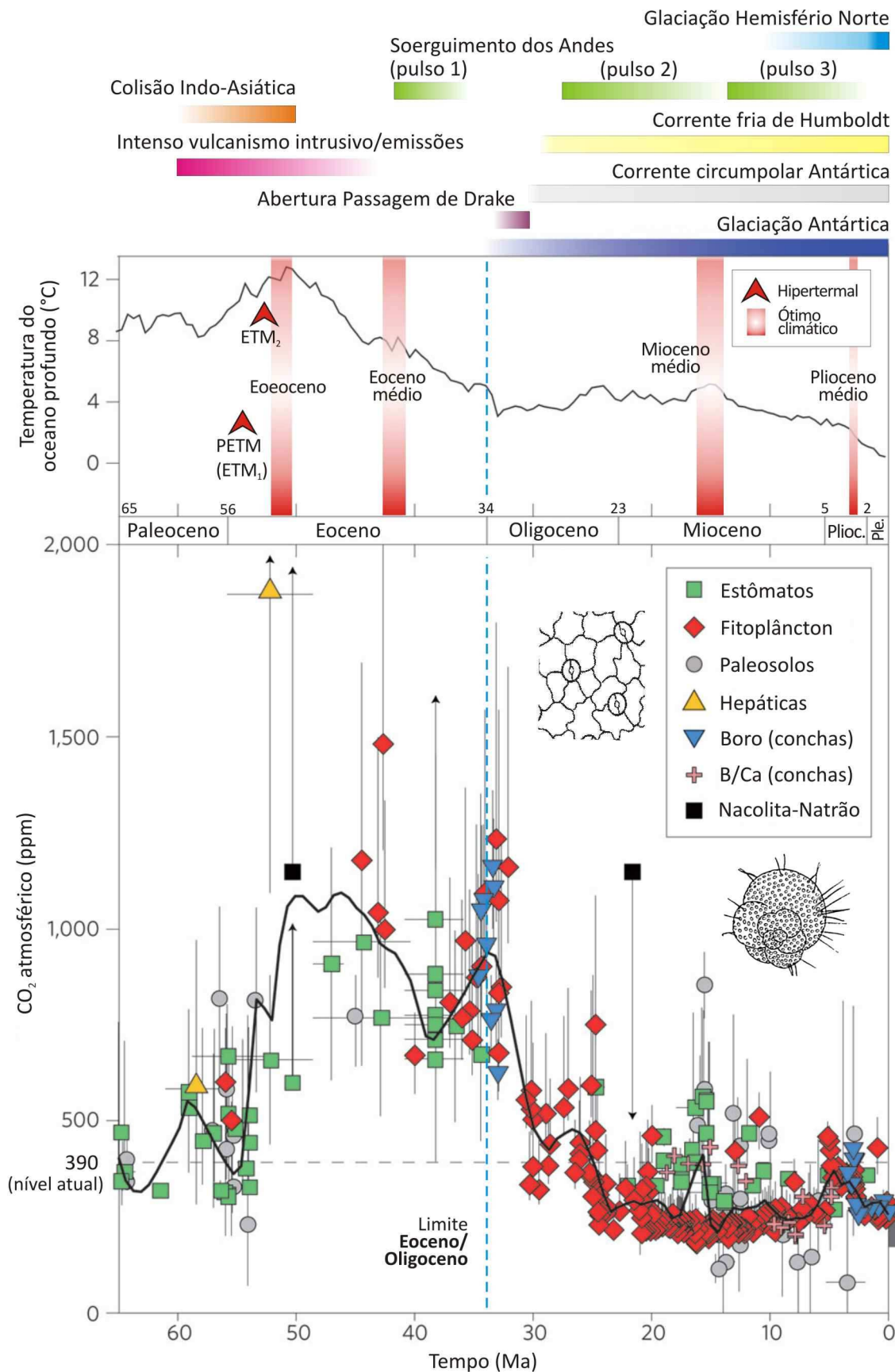
Como uma das razões primárias que justificam o estudo de paleoclimas tem-se a importância econômica associada aos depósitos sedimentares, tais como o carvão, o linhito e a turfa, entre outros, cuja distribuição no espaço e no tempo geológico é estritamente controlada pelo clima. Porém, mais do que isto, o interesse dos paleontólogos por climas pretéritos reside no fato de que a distribuição geográfica das plantas é fortemente moldada pelo clima (Greenwood, 2007). Mudanças climáticas através do tempo geológico podem facilitar e mediar a evolução, assim como a introdução ou extinção dos táxons nos ambientes (Wing *et al.*, 2005; Jaramillo *et al.*, 2006). Portanto, compreender a história climática durante o Cenozoico significa também compreender melhor a história evolutiva de certos grupos de plantas, especialmente das angiospermas, que mesmo tendo sua origem no final do Mesozoico (por volta do início do Cretáceo, Friis *et al.*, 2005), experimentaram importantes eventos de radiação, diversificação,

modernização e predomínio florístico durante as flutuações do clima nos últimos 65 milhões de anos (Dilcher, 2001; Crepet, 2008).

Além disso, o clima ocupa posição de destaque nos debates atuais sobre as mudanças globais decorrentes da massiva emissão de dióxido de carbono na atmosfera pela queima de combustíveis fósseis desde a revolução industrial (Jansen *et al.*, 2007 em Painel Intergovernamental de Mudanças Climáticas, *IPCC*; Hansen *et al.*, 2008; Kunzig, 2011). O acréscimo acelerado na concentração do CO₂ e de outros gases de efeito estufa levaria ao aumento das temperaturas que por sua vez, afetariam a circulação atmosférica e oceânica, os padrões de precipitação, e também a estabilidade de mantos de gelo e o nível dos oceanos. Recentes avanços nas reconstruções paleoclimáticas, por exemplo, do Paleoceno e do Eoceno, têm permitido uma melhor compreensão de períodos anteriores de aquecimento global para utilizá-los como modelos na previsão de suas consequências nos dias de hoje (Zachos *et al.*, 2008; Hansen *et al.*, 2008; Kunzig, 2011).

VARIAÇÃO CLIMÁTICA DO CENOZOICO

O atual modelo paleoclimático aceita que a era Cenozoica experimentou uma tendência geral de declínio das temperaturas globais (Fig. 6.1). Exemplificando, de 50 Ma atrás para cá, houve uma grande variação negativa na temperatura das águas oceânicas profundas de aproximadamente 12°C (Hansen *et al.*, 2008). Entretanto, esta tendência para um resfriamento oceânico e consequentemente continental, não ocorreu gradativamente e de maneira regular, como antes se imaginava (Wolfe, 1971; Greenwood, 2007).



(←) **Figura 6.1.** Flutuação da temperatura oceânica e CO₂ atmosférico global no Cenozoico. Notar a coincidência entre as trajetórias das curvas estimadas. Curva de CO₂ reconstruída através de dados marinhos e terrestres (ver legenda). Linhas perpendiculares (curva CO₂) = erro padrão. Símbolos com setas = limites da estimativa. Linha horizontal tracejada = concentração CO₂ atual (390 ppm). Linha vertical tracejada (azul) = limite Eoceno/Oligoceno. Acima, barras horizontais coloridas = duração de eventos tectônicos/ climáticos. Na curva de temperatura, barras verticais (vermelho) = eventos de aquecimento global. Reproduzido e modificado de Beerling e Royer (2011: fig. 1).

Ao transitar entre os dois extremos, da condição quente e livre de gelo durante o Paleógeno (65–35 Ma) para uma condição fria que culminaria nos ciclos glaciais do Quaternário, o clima do planeta oscilou enormemente através de surtos de aquecimento, breves a duradouros, interrompidos por eventos de resfriamento (Zachos *et al.*, 2001; Hansen *et al.*, 2008; Beerling e Royer, 2011), (Fig. 6.1).

A notável correspondência observada entre as curvas estimadas para o CO₂ atmosférico e para as temperaturas de mar profundo ao longo do Cenozoico (Fig. 6.1) indica que a mudança na composição da atmosfera associada ao ciclo geoquímico do carbono é claramente uma força primária que vem moldando o clima através do tempo geológico (Hansen *et al.*, 2008).

Surpreendente é o fato de que o CO₂ variou de 1.500 ($\pm$ 500) ppm no início do Cenozoico para 180 ppm nos tempos glaciais do Pleistoceno, atingindo o patamar de 390 ppm nos dias de hoje (Fig. 6.1) graças às emissões por atividades humanas (Beerling e Royer, 2011).

A sinuosa curva de temperatura do mar foi inicialmente calculada através da composição isotópica do oxigênio medida em conchas de foraminíferos bentônicos, em uma compilação global de amostras de mar profundo (*Deep Sea Drilling Project*). As moléculas de água do mar que contém o isótopo mais leve ($\delta^{16}\text{O}$) evaporam em uma taxa maior do que aquelas com $\delta^{18}\text{O}$, e esta disparidade parece aumentar ainda mais sob baixas temperaturas. Durante períodos glaciais, a água do mar mais fria tende a estar enriquecida com $\delta^{18}\text{O}$, assim como as conchas dos foraminíferos que o incorporam. Assim, as mudanças de composição de $\delta^{18}\text{O}$ fornecem uma

medida direta da temperatura do mar profundo e outra medida indireta das concentrações de CO₂ atmosférico (Zachos *et al.*, 2001; 2005, 2008).

Segundo Hansen *et al.* (2008), outras técnicas vêm sendo consideradas promissoras por medirem diretamente o nível atmosférico de CO₂: algumas delas também derivam de dados marinhos, baseando-se, por exemplo, na composição isotópica do carbono em fitoplâncton, e do boro ($\delta^{11}\text{B}$ dependente de pH) na formação de carbonatos marinhos (inclusive na concha de foraminíferos), enquanto que outros estimadores resultam de dados terrestres, tais como cutículas fósseis (a partir do índice estomático em epidermes foliares de táxons com um longo registro fóssil e não extintos atualmente), paleosolos (baseado no índice de $\delta^{13}\text{C}$ presente em nódulos de carbonato) e hepáticas fósseis (composição isotópica de carbono nestas plantas não vasculares sem complexos estomáticos). Beerling e Royer (2011) compilaram um extenso conjunto de estimativas de CO₂ obtidas com tais técnicas revelando uma melhor concordância entre os dados e documentando um padrão coerente de mudanças de CO₂ influenciando as temperaturas globais. Notavelmente, o maior pico de aquecimento aos 52 Ma atrás (Eoceno) corresponde ao nível máximo de CO₂ reconstruído, e o rápido início da glaciação Antártica a partir do limite Eoceno/Oligoceno (33–34 Ma) é marcado por uma queda repentina do CO₂ atmosférico (Fig. 6.1).

Eoceno. Todas as reconstruções indicam que o Eoceno foi a época mais quente do Cenozoico, com claras evidências de que ambos os pólos não somente estavam livres de gelo permanente durante boa parte do Eoceno, como também estavam cobertos por florestas. Por exemplo, na América do Norte, durante o limite Paleoceno/Eoceno ($\approx 56\text{--}55$ Ma), fósseis de palmeiras (Arecaceae) e de crocodilianos (ocorrendo de 40–50°N, nas bacias de Bighorn e

Williston, EUA, até 70°N, no Ártico canadense, Greenwood e Wing, 1995; Kunzig, 2011) além de depósitos de carvão indicam que os Trópicos “invadiram” as zonas temperadas (Ziegler *et al.*, 2003). Este episódio de aquecimento brusco e de curta duração (em escala de milhares de anos), conhecido como hipertermal ou máximo termal do Paleoceno–Eoceno (PETM ou ETM1, Fig. 6.1), foi caracterizado por aumentos de 5–9°C nas temperaturas médias em menos de 10,000 anos (Wing *et al.*, 2005; Zachos *et al.*, 2005; Bowen *et al.*, 2006).

Diferentemente da atmosfera de hoje em dia, durante boa parte do Paleógeno o CO₂ e outros gases estufas alcançaram concentrações muito altas, em parte devido às emissões vulcânicas decorrentes do tectonismo, que foi especialmente intenso durante o Paleoceno e o Eoceno (60–40 Ma), Zachos *et al.* (2008). Esta expressiva quantidade de carbono liberada nos oceanos e atmosfera, associada à ausência de uma corrente oceânica circumpolar Antártica teriam engatilhado o aumento das temperaturas médias globais e mantido os pólos sem gelo permanente (Zachos *et al.*, 2001). Durante o ótimo climático do início do Eoceno (Fig. 6.1), intervalo assim denominado pela magnitude e duração em escala de milhões de anos (53–51 Ma), parece que aquelas condições de aquecimento foram levadas ao extremo (Zachos *et al.*, 2008). Por exemplo, na América do Sul, florestas sob condições relativamente quentes e super úmidas cobriram paleolatitudes de até 50°S na Patagônia argentina, apresentando uma associação florística muito diversificada em resposta àquele aquecimento global do Eoceno (Wilf *et al.*, 2003a; 2005a). O último intervalo paleógeno de ótimo climático ocorreu no Eoceno médio, por volta de 42–38 Ma (Fig. 6.1), embora menos intenso do que os eventos de aquecimento anteriores.

Limite Eoceno/Oligoceno. A partir dos 35 Ma atrás, especialmente na fronteira do Priaboniano com o Rupeliano (34–33 Ma, Fig. 6.1), houve uma queda repentina das concentrações de CO₂ atmosférico acompanhada por um declínio das temperaturas médias (Beerling e Royer, 2011), o que permitiu a formação de mantos de gelo na Antártica, inicialmente em caráter parcial ou efêmero (Zachos *et al.*, 2001, 2008). Mesmo com essa queda, tanto o nível de CO₂ quanto as temperaturas globais permaneceram superiores aos índices atuais. Conforme as estimativas, o CO₂ atmosférico entre 37–32 Ma foi de 900 ($\pm$ 300) ppm em média, correspondendo a mais do que o dobro do nível atual, e as águas oceânicas profundas eram quase 6°C (Fig. 6.1) mais quentes do que são hoje em dia (Beerling e Royer, 2011).

Esta tendência de resfriamento global, acompanhada pela queda expressiva das temperaturas e aumento da sazonalidade, se intensificou com a abertura total das passagens Sul-Tasmaniana e de Drake no início do Oligoceno (por volta de 32–29 Ma, no Rupeliano), Torsvik *et al.* (2008). O isolamento da Antártica e o estabelecimento da corrente circumpolar fria desencadeariam mudanças radicais no padrão da circulação oceânica que, associados à queda do CO₂ atmosférico, culminariam na glaciação antártica permanente e em larga escala dos últimos 32 milhões de anos (Brown *et al.*, 2006; Scher e Martin, 2006).

Neógeno. Dando continuidade ao “desfecho” do Paleógeno e iniciando o Neógeno, o soerguimento dos Andes e as episódicas incursões marinhas (Hoorn, 1993) foram os eventos que mais impactaram as paisagens da América do Sul em termos hidrológicos e climáticos, consequentemente influenciando toda a história evolutiva da flora neotropical (ver p. ex. Antonelli *et al.*, 2009).

O soerguimento andino deu-se ao longo de três pulsos (Eoceno médio, Neoligoceno–Mioceno médio, e Mioceno médio–Plioceno) elevando-se progressivamente diferentes compartimentos de cordilheiras, de sul para norte e de oeste para leste (Gregory-Wodzicki, 2000a; Garzione *et al.*, 2008). Desta sequência de eventos orogênicos e da oscilação do nível global dos oceanos, datados especialmente no Mioceno e Plioceno, resultaram mudanças radicais no padrão de drenagem da bacia amazônica (do noroeste para o Atlântico, como hoje permanece, Hoorn *et al.*, 1995) e no clima continental, através da formação da única grande barreira de circulação atmosférica em todo o hemisfério sul (Gregory-Wodzicki, 2000a). Junto ao segundo pulso de soerguimento andino (Oligoceno), houve também a formação da corrente fria de Humboldt ($\approx 30\text{--}24$ Ma) que instalou condições de baixa umidade na América do Sul (Graham, 2011), levadas ao extremo durante o ótimo climático do Mioceno médio (Fig. 6.1).

Paralelamente à intensificação do penúltimo pulso de soerguimento Andino, uma vasta planície inundável, com lagos rasos e pântanos, denominada de Sistema Pebas (ou Mar Pebas) se desenvolveu na Amazônia ocidental do meio ao final do Mioceno, possivelmente com conexões marinhas com o Caribe. Somente a partir do Mio–Plioceno (≈ 7 Ma), em decorrência do último pulso de soerguimento da Cordilheira Oriental, a conexão com o Mar do Caribe foi interrompida, a drenagem da bacia Amazônica mudou para leste, e consequentemente o Sistema Pebas se extinguiu, dando lugar ao moderno sistema da Amazônia, com a expansão das florestas de terra firme (Hoorn *et al.*, 2010).

Na porção sul do continente sul-americano, mais ou menos concomitantemente à evolução do Mar Pebas, devido a uma transgressão marinha atlântica através da Argentina, formou-se o Mar Paranaense durante o Mioceno médio, entre $15\text{--}13$ Ma (Hernández *et al.*,

2005). Posteriormente, com o término deste mar, um corredor árido se estabeleceu durante o intervalo Mioceno–Plioceno. Este corredor teria mantido isoladas as florestas sul-americanas ao norte e ao sul desta barreira, o que consequentemente explicaria o atual padrão de disjunção de vários gêneros como *Araucaria*, *Azara*, *Drymis*, *Escallonia*, *Myrceugenia* e *Weinmannia* (Landrum, 1981; Murillo *et al.*, 2012).

Comunidades mais secas se desenvolveriam a partir de 15–13 Ma em diante, devido à progressiva diminuição da umidade em várias partes da América do Sul, como por exemplo, caatingas no Brasil, savanas, pradarias e estepes em outras partes do continente (Graham, 2011). Posteriormente, a diversificação de linhagens típicas do cerrado ocorreria entre 8–3 Ma, coincidindo com a diversificação e predomínio de gramíneas de metabolismo fotossintético C₄, tolerantes ao fogo, em paralelo à expansão mundial do bioma savana durante o Mio–Plioceno (Simon *et al.*, 2009; Edwards *et al.*, 2010). O último dos eventos de ótimo climático ocorreria somente no Plioceno médio (3,6–2,6 Ma), precedendo os ciclos glaciais/interglaciais pleistocenos (2,5–0,01 Ma), Beerling e Royer (2011), (Fig. 6.1).

RECONSTRUINDO CLIMAS COM A FISIONOMIA FOLIAR

Há quase um século atrás, analisando a distribuição climática atual dos tipos de folhas de angiospermas, Bailey e Sinnot (1915, 1916) notaram que conforme a latitude diminuía, aumentava-se a proporção de folhas com margens inteiras e também a de folhas grandes em florestas méxicas. Em um dos extremos, estariam as florestas tropicais úmidas, ricas em folhas maiores e de margens inteiras, e no outro, as florestas frias (p. ex. temperadas) com folhas comumente com lâminas menores, mais dissecadas e portadoras de dentes maiores e mais

frequentes nas margens. Baseados nessas constatações, os autores propuseram então que a proporção de espécies com margens não denteadas (*proportion of entire margin*, pE) era positivamente relacionada à média anual de temperatura (MAT) e que a quantificação deste índice botânico moderno poderia ser informativo sobre as temperaturas do passado (Greenwood, 2007; Little *et al.*, 2010).

Como esta relação era no geral um atributo de escala global, observado em continentes e domínios fitogeográficos variados (com exceção da vegetação de habitats extremos, frios ou secos), Bailey e Sinnot (1915, 1916) assumiram que a convergência ambiental adaptativa por si só explicava fundamentalmente o padrão detectado. Assim, admitiu-se que lâminas maiores, com grau reduzido de dissecação, e possuindo dentes menores e menos numerosos em suas margens constituiria uma resposta evolutiva coordenada e convergente para ambientes mais quentes e úmidos, por diferentes linhagens de plantas (Royer *et al.*, 2005), em contraposição às folhas de climas frios, tipicamente mais dissecadas e com dentes maiores e mais numerosos (Peppe *et al.*, 2011).

Até meados de 1970, padrões gerais de abundância relativa de folhas contendo margem não denteada foram então aplicados pelos paleobotânicos ao comparar as floras cretáceas e “terciárias” com a vegetação moderna, permitindo inferências apenas qualitativas sobre os paleoclimas e paleohabitats (Greenwood, 2007).

Análise da Margem Foliar (LMA): regressão linear univariada. Foi quando Wolfe (1971, 1978, 1979), visando obter estimativas quantitativas, utilizou coleções florísticas e parâmetros climáticos de localidades modernas da Ásia oriental e desenvolveu o método denominado Análise da Margem Foliar (*Leaf Margin Analysis*, LMA). Basicamente a técnica utiliza a

proporção local de táxons não denteados como uma variável contínua em uma regressão linear por mínimos quadrados com a variável climática da temperatura. Com base na forte relação positiva atualmente verificada entre MAT e a proporção de espécies lenhosas “dicotiledôneas” com margens lisas (pE), uma equação preditiva era gerada (Wing e Greenwood, 1993) podendo ser aplicada em uma dada flora fóssil (conhecendo-se sua pE) para se estimar o valor da paleo-MAT, independentemente da determinação taxonômica de cada folha fóssil.

As conclusões de Bailey e Sinnott (1915, 1916) influenciaram fortemente estes trabalhos de Wolfe e também os seguintes, uma vez que as paleotemperaturas poderiam ser estimadas através de assembléias fósseis mesmo na ausência de informação sistemática precisa (Little *et al.*, 2010). Isto representou um benefício particularmente útil já que folhas fósseis isoladas, que são o tipo mais comumente preservado no registro de angiospermas, são extremamente difíceis de se identificar por não estarem conectadas aos ramos (inserção/filotaxia desconhecida) e por raramente preservarem detalhes como glândulas ou pelos (Wilf, 2008; Ellis *et al.*, 2009). O modelo de evolução paleoclimática proposto por Wolfe, obtido através das estimativas da LMA foi amplamente adotado, demonstrando a marcada flutuação das paleotemperaturas terrestres no Paleógeno do hemisfério norte (Greenwood, 2007).

Desde então, a relação entre pE e MAT derivada da LMA tornou-se a ferramenta mais amplamente utilizada pelos paleobotânicos devido a sua abordagem muito simplificada e livre da identificação taxonômica, sendo considerada um estimador confiável na inferência de paleotemperaturas continentais do Cenozoico (Wolfe, 1995; Wing, 1996; Wilf, 1997; Kowalski e Dilcher, 2003; Greenwood *et al.*, 2004; Wilf *et al.*, 2003b, 2005a; Hinojosa *et al.*, 2010; Su *et al.*, 2010). Devido a inconsistências na aplicação de modelos prévios de LMA, uma série de

equações univariadas, resultantes de diferentes calibrações regionais (continentais ou hemisféricas) foram publicadas na literatura (ver resumo em Greenwood, 2007, e Su *et al.*, 2010).

CLAMP: regressão linear multivariada; e Fisionomia Foliar Digital. A possibilidade de que a fisionomia foliar talvez respondesse a múltiplos fatores ambientais e que outras características da folha (e não somente a margem) co-variavam com alguns parâmetros climáticos (Dolph e Dilcher, 1979) suscitou o desenvolvimento de uma abordagem quantitativa multivariada, denominada CLAMP (*Climate-Leaf Analysis Multivariate Program*, Wolfe, 1993). Em linhas gerais, análises de correspondência canônica são aplicadas para se obter estimativas mais refinadas de paleotemperaturas e de outros parâmetros. Por exemplo, em equações de regressão linear múltipla do CLAMP, podem estar incluídas, além de pE, a proporção de bases arredondadas ou agudas, de ápices emarginados, de tamanhos leptófilos ou micrófilos, além de taxas de comprimento e largura foliar (ver p. ex., equações testadas em Kowalski, 2002) para inferir MAT.

Comparando as abordagens uni *versus* multivariada, Wilf (1997) e Wiemann *et al.* (2001) tornaram evidente que embora fosse um método mais complexo, o poder preditivo do CLAMP ainda derivava crucialmente da simples relação entre pE e MAT, e que o real valor climático das outras características foliares medidas não superava aquele do tipo de margem foliar. Assim sendo, a proporção de margens não denteadas é a característica do CLAMP que melhor explica a maior parte da variância encontrada na MAT por ele estimada, ou seja, o sinal da temperatura obtido com as folhas é majoritariamente dominado pelo tipo de margem (Wilf, 1997; Royer *et al.*, 2005; Spicer *et al.*, 2009; Peppe *et al.*, 2011). Como notado por Wilf (1997), a LMA

continuava sendo uma alternativa simples e tão efetiva quanto o CLAMP para se estimar paleotemperaturas terrestres.

Estudos demonstraram também que um grande número daqueles caracteres adicionados à base de dados do CLAMP acabava tendo seus estados categorizados de maneira subjetiva por diferentes pesquisadores, resultando em erros que potencialmente diminuía a acurácia da técnica e a tornava desvantajosa em relação à LMA univariada (Wiemann *et al.*, 2001; Greenwood, 2007).

Uma nova abordagem, derivada em sua essência do CLAMP, foi então empregada justamente para resolver o problema da subjetividade na classificação dos caracteres, denominada de Fisionomia foliar digital (*Digital Leaf Physiognomy*, DLP, Huff *et al.*, 2003; Royer *et al.*, 2005). Através da captura digital das lâminas foliares, os atributos da margem foliar, tais como tamanho, frequência e tipo de dentes puderam ser quantificados objetivamente e tratados como variáveis contínuas, mais do que apenas sua presença ou ausência. Isto permitiu selecionar apenas os atributos que mais se correlacionavam com MAT, assumindo-se que os mesmos conferiam vantagens ecológicas (Peppe *et al.*, 2011). Uma limitação fundamental é que a técnica requer lâminas com o contorno intacto, uma condição raramente encontrada nas folhas fragmentadas do registro fóssil (Greenwood, 2007).

Apesar dos esforços em selecionar apenas os caracteres informativos e no sentido de padronizar as medições, Burnham e Tonkovich (2011) ponderaram que a abordagem digital, apesar de mais refinada, não oferece, em termos práticos, uma acurácia muito diferente daquela proporcionada pelos métodos tradicionais. Mesmo com o uso da DLP, não foram suficientemente reduzidas as diferenças em relação às paleo-MAT geradas por métodos não

foliares (como por exemplo, através do registro isotópico do oxigênio, carbono e boro, Zachos *et al.*, 2001; Fricke e Wing, 2004; Hansen *et al.*, 2008).

Pontos críticos e restrições. Reconhecendo que os métodos de análise da fisionomia foliar (LMA, CLAMP, DLP, e derivados) revolucionaram a maneira de se reconstruir quantitativamente os paleoclimas (em destaque as temperaturas), tornando-se amplamente aceitos e muito empregados nas últimas três décadas, Greenwood (2007) sintetizou três pontos críticos (ou restrições principais) que devem ser considerados durante a aplicação destas ferramentas, discutidos a seguir:

1. *O estrato arbóreo compondo o dossel de localidades modernas reflete o que é encontrado no registro fóssil mesmo com o “filtro” de processos tafonômicos?*

Estudos atualísticos e tafonômicos questionam se o sinal climático medido através do conjunto de folhas proveniente do dossel seria suficientemente informativo mesmo que este padrão da fisionomia foliar resultasse de vieses de preservação.

O que tem sido denominado de “efeito de margem de corpos de água doce” (*freshwater-margin effect*) exemplifica bem a questão. Vários estudos têm verificado que inventários florísticos provenientes de locais com solos encharcados (ambientes ripários como florestas de galeria, bancos de rios e margens de lagos; e ambientes inundáveis como banhados, pântanos, planícies de inundação, igapós e várzeas) tendem a gerar estimativas de MAT mais frias do que aqueles de florestas de terra firme ou de terras altas da mesma região, devido à maior proporção de espécies denteadas vivendo hoje naqueles ambientes específicos (Burnham *et al.*, 2001; Kowalski e Dilcher, 2003; Greenwood, 2005a, b; Royer *et al.*, 2009).

Se as condições hídricas do solo podem influenciar a proporção de folhas denteadas, Kowalski e Dilcher (2003) julgaram adequado usar modelos preditivos que derivassem

primariamente de ambientes atuais análogos ao paleoambiente deposicional objeto de estudo, pois estes constituiriam os melhores estimadores de paleotemperaturas. Estes autores apontaram que, em vários modelos de regressão propostos até aquela data, as localidades de vales com solo encharcado corresponderiam a uma pequena porção do conjunto de dados (p. ex. Wolfe, 1993; Wilf, 1997; Gregory-Wodzicki, 2000b). Contudo, justamente os paleoambientes topograficamente baixos e com corpos de água doce associados representam, em todo o registro continental, os sítios deposicionais onde mais comumente são encontradas as assembléias fitofossilíferas, devido ao seu considerável potencial de sedimentação e fossilização (Burnham *et al.*, 2001; Kowalski e Dilcher, 2003). Consequentemente, o conjunto preservado de folhas fósseis deve ser mais representativo do dossel da vegetação próxima ao local da deposição (seja ela ripária, de margens de lago ou de planícies inundáveis) do que da vegetação mais distante, de terra firme ou ainda de relevos elevados, tais como vertentes ou interflúvios (Kowalski e Dilcher, 2003).

Outros exemplos se referem ao transporte seletivo de folhas de táxons específicos ou à preservação de certas características foliares. Estudos tafonômicos revelaram que amostras de acumulações de folhas coletadas em diferentes subambientes deposicionais (p.ex. canais, diques marginais, entre outros) ou na serrapilheira de florestas refletem significativamente o conjunto fisionômico foliar do dossel daquela localidade (Burnham *et al.*, 2001; Greenwood, 2005a; Ricardi-Branco *et al.*, 2009), embora com um viés a favor de folhas menores, por exemplo, em depósitos de canal (Stear *et al.*, 2002). Isto indica que o transporte lateral das folhas é relativamente breve, o que caracteriza depósitos de folhas autóctones a parautóctones, muito representativos do dossel local (Stear *et al.*, 2006, Greenwood, 2007).

Spicer *et al.* (2005) simularam o impacto de processos tafonômicos em características foliares individuais aplicadas no CLAMP, tais como a perda seletiva de folhas maiores (devido a maior possibilidade de ficarem presas em obstáculos em cursos de água) e a vulnerabilidade à degradação mecânica por parte das extremidades e lobos das folhas. Os autores notaram que a perda daquelas informações pouco afetava a habilidade do CLAMP em inferir parâmetros climáticos, com exceção da perda de características da margem foliar, que diminuía consideravelmente a qualidade das estimativas de MAT (Greenwood, 2007). Isto corroborou observações anteriores de que a proporção da margem foliar responde por mais de 80% da variância de MAT na abordagem multivariada do CLAMP (Wilf, 1997).

2. *Quantas espécies devem ser classificadas quanto à margem em uma localidade florística para que o conjunto fisionômico esteja bem representado? Em outras palavras, o tamanho da amostra, bem como a riqueza e abundância de espécies afetam as interpretações paleoclimáticas?*

Burnham *et al.* (2005) investigaram a fisionomia de floras neotropicais modernas ricas em espécies (entre 55–427 spp.) para acessar possíveis respostas. Concluíram que a alta diversidade florística (e a dominância) por si só não afetavam de modo adverso a estimativa climática, mas somente se um número suficiente de espécies fosse incluído na análise e se a acurácia do modelo não ultrapassasse $\pm 3^{\circ}\text{C}$ em erro padrão. Há evidências de que a riqueza de espécies é proporcional à acurácia da reconstrução de MAT quando pelo menos 20–25 espécies são incluídas (concordando com recomendações prévias, como Wolfe, 1993). Por exemplo, quando classificadas somente as 10–15 espécies dominantes no dossel daquelas localidades, um viés nas estimativas de MAT era detectado porque suas folhas eram principalmente serreadas (p. ex. Malvaceae e Sapindaceae), enquanto que o efeito desaparecia quando incluídas mais do que 25 espécies na análise de pE.

Burnham *et al.* (2005) apontaram também que o grau de precisão disponibilizado pelas correlações pE-MAT não permitiriam uma fina resolução de tendências climáticas, não detectando mudanças de temperatura $< 2^{\circ}\text{C}$. O número mínimo recomendado representa uma limitação na aplicação da LMA uma vez que muitas floras fósseis possuem menos do que 30 espécies conhecidas de folhas “dicotiledôneas” (Burnham *et al.*, 2005; Greenwood, 2007).

3. Modelos preditivos calibrados com amostras de uma determinada região podem ser aplicados para estimar MAT (atual ou passada) em uma região fitogeográfica diferente, ou mesmo em outro hemisfério?

Estudos claramente demonstraram que a relação entre a fisionomia foliar e a temperatura não é necessariamente uniforme entre regiões muito diferentes, ainda que situadas no mesmo hemisfério (como é caso da África, Jacobs, 1999, 2002, América do Sul, Kowalski, 2002, e Austrália, Greenwood *et al.*, 2004, em relação às regiões boreais, ou se comparadas entre si). Constatou-se que modelos de regressão derivados primariamente do hemisfério norte não estimavam de modo acurado as temperaturas para a América do Sul, sobretudo onde a MAT era $\leq 21^{\circ}\text{C}$, isso porque parte das localidades modernas sul-americanas, tipicamente tropicais e com valores de pE frequentemente altos ($\geq 60\%$) estariam pobremente amostradas no conjunto de dados utilizados até aquele momento, segundo Kowalski (2002).

Detectando-se inconsistências na aplicação dos modelos prévios, recentes estudos propuseram novas equações diretamente modeladas com dados regionais, p. ex., calibrações na América do Norte (Adams *et al.*, 2008), China (Su *et al.*, 2010) e América do Sul (Aizen e Ezcurra, 2008; Hinojosa *et al.*, 2010). Isto levaria também à redução dos valores de erro padrão já que as calibrações regionais geralmente permitiriam equações mais precisas do que as calibrações de áreas geográficas mais amplas e menos relacionadas (Hinojosa *et al.*, 2010).

Ainda para Hinojosa *et al.* (2010), as diferenças observadas entre os modelos regionais poderiam ser explicadas pelo legado histórico que caracteriza as diferentes províncias fitogeográficas, e por este motivo, análises de margem foliar deveriam ser conduzidas dentro de um contexto de história florística compartilhada. A inclusão de localidades extrarregionais no modelo diluiria sinais particulares que são potencialmente importantes na aplicação em uma flora fóssil da mesma região.

Por outro lado, Peppe *et al.* (2011) advertiram que, apesar de mais precisos, os modelos regionais podem ser menos acurados por capturarem apenas uma estreita faixa de informação biológica e ecológica, o que pode não ser apropriado para floras fósseis cuja composição taxonômica ou configuração ambiental é muito diferente da moderna. Dessa forma, a aplicação de um modelo com calibração global seria mais vantajosa nos casos em que não houvesse informações filogenéticas e ecológicas suficientes sobre uma flora fóssil específica. A abordagem global proporcionaria uma maior amplitude de informações especialmente para as floras com histórias filogenéticas mescladas, tais como espécies extintas que são relacionadas a táxons viventes com distribuição moderna em ambos os hemisférios. Conforme argumentaram Peppe *et al.* (2011), isto aumentaria a probabilidade de que uma informação biológica ou ecológica mais apropriada àquele conjunto fóssil fosse capturada pela calibração moderna, o que se converteria em uma estimativa mais acurada.

Bases biológicas: fisiologia e ecologia. Como se pode notar através das restrições discutidas anteriormente, boa parte dos estudos sobre fisionomia foliar-climatologia publicada até meados de 2007, foi focada na aplicação e na compreensão de fatores como a calibração, tamanho amostral ou vieses tafonômicos/preservacionais que podem interferir na acurácia e

precisão dos métodos estimadores (LMA, CLAMP e DLP, Greenwood, 2007). Nas palavras de Burnham e Tonkovich (2011), toda aquela literatura fez parte dos ciclos de aperfeiçoamento das técnicas, através da reinvestigação—recalibração—refinamento, que estão em curso desde que Wolfe (1978) primeiro quantificou as paleotemperaturas.

Durante tais ciclos, a grosso modo, pouco se discutiu a respeito das bases sobre as quais se apóiam as técnicas vigentes de reconstrução paleoclimática. Isto surpreende, pois já em 1997, em seu importante artigo confrontando os paleotermômetros mais utilizados, Wilf expressou preocupação quanto à abordagem uniformitarista destas metodologias, e sinalizou que os estudos que determinassem experimentalmente os fundamentos biológicos das associações observadas poderiam aprimorar a compreensão do assunto (Wilf, 1997).

Estimulados pelos questionamentos levantados, alguns trabalhos passaram a investigar a influência de fatores ecológicos nas relações folha-clima, desvendando os mecanismos fisiológicos envolvidos. Hipóteses foram testadas na tentativa de se responder parcialmente a uma das perguntas mais essenciais: Por que os dentes são mais comumente encontrados em folhas de climas frios ou de locais com maior disponibilidade de água? Que função ecológica/fisiológica é desempenhada por estas estruturas?

Dentes e climas frios (temperatura): hipótese das trocas gasosas. Royer e Wilf (2006), medindo os padrões sazonais de trocas gasosas (através da transpiração e fotossíntese) nas margens das folhas de espécies lenhosas decíduas em florestas temperadas sob clima frio a quente no leste dos Estados Unidos, verificaram que: (1) a atividade fisiológica nas margens foliares é máxima durante o primeiro mês da estação de crescimento; (2) margens denteadas

são mais ativas em termos de transpiração e fotossíntese do que margens lisas; e (3) margens foliares são mais ativas justamente nas espécies nativas de regiões mais frias.

Royer e Wilf (2006) concluíram então que os dentes funcionam como sítios de maximização das trocas gasosas no início da estação de crescimento, aumentando a fotossíntese/transpiração e elevando o potencial de crescimento de espécies decíduas de floresta temperada dos EUA, quando apenas a temperatura representa um fator limitante, e não a disponibilidade de água e nutrientes. Em ambientes frios, o impulso inicial no fluxo de seiva permitiria às plantas com folhas denteadas maximizar a duração de suas estações de crescimento, enquanto que em climas mais quentes este benefício é superado pelos custos hídricos relacionados (Royer e Wilf, 2006).

Dentes são projeções que aumentam consideravelmente a relação área superficial/volume nas bordas da lâmina, facilitando as trocas (gasosas ou relacionadas aos movimentos da água) entre a folha e o ambiente (p. ex. incrementando a evaporação), Canny (1990). A maioria das folhas denteadas tem suas nervuras principais estendendo-se até os ápices dos dentes, que por sua vez exibem frequentemente vascularização de grande calibre. Dentes apresentam também muitos estômatos e hidatódios que presumivelmente aumentam as taxas de fluxo de seiva e perda de água por transpiração e gutação (Roth *et al.*, 1995; Feild *et al.*, 2005).

Assim, o predomínio de dentes nas folhas de climas frios é potencialmente uma adaptação para aumentar a absorção de carbono através do aumento do fluxo de seiva durante o início da estação de crescimento. Este mecanismo deve conferir uma vantagem seletiva proporcionalmente maior para as espécies denteadas nas baixas temperaturas, o que, para

Royer e Wilf (2006), possivelmente se reflete nas correlações empíricas usadas pelos paleobotânicos para estimar paleotemperaturas.

Em adição, a relação entre dentes foliares e o incremento no fluxo de seiva pode ajudar a explicar por que, em uma dada MAT, espécies denteadas são às vezes mais abundantes nos ambientes com alta disponibilidade hídrica (Peppe *et al.*, 2011). Nestes locais úmidos, os custos hídricos associados com os dentes devem ser menos importantes (“efeito da margem de corpos de água doce” como pântanos, lagos e cursos de água, Burnham *et al.*, 2001; Kowalski e Dilcher, 2003; Greenwood, 2005a, b).

Dentes e disponibilidade hídrica: hipótese da margem de água doce. Apesar da presença de dentes ser fortemente influenciada pela temperatura, outras variáveis ecológicas devem também exercer controle sobre estes atributos da margem, segundo Royer *et al.* (2009). Tais autores testaram se a disponibilidade de água no solo, a estratégia de crescimento e o nível de distúrbio teriam influência na distribuição das espécies denteadas em diferentes locais de floresta úmida subtropical no leste da Austrália.

Os autores verificaram que tanto a porcentagem (que variou de 5 a 50%) quanto a abundância de espécies denteadas diminuiu continuamente a partir de habitats ripários até altitudes elevadas, além de observarem que as lianas ripárias geralmente tinham margens lisas e contribuíam pouco para este gradiente na Austrália. Como a MAT da área de estudo não variava mais do que 3°C através dos locais, necessariamente outros fatores que não só a temperatura, explicariam a distribuição destas espécies denteadas australianas. Royer *et al.* (2009) concluíram que a posição topográfica, profundidade do solo e a distância da costa deveriam influenciar a distribuição das espécies denteadas, mas que especificamente a sua

porcentagem em habitats ripários era fortemente controlada pelas condições hídricas do solo, e não pela filogenia ou estratégia/forma de crescimento. Similarmente, a baixa porcentagem delas em áreas costeiras relacionava-se aos custos hídricos resultantes do stress salino.

Apoiados pelo fato de que a posição topográfica média e os dentes foliares não se mostraram consistentemente relacionados um ao outro quando mapeados em uma filogenia composta das espécies australianas utilizadas, e pela observação prévia do efeito de margem de corpo de água doce em vários continentes (Austrália, Greenwood *et al.*, 2004; América do Sul, Burnham *et al.*, 2001; e América do Norte, Kowalski e Dilcher, 2003), Royer *et al.* (2009) argumentaram que a influência da história filogenética não poderia explicar por si só o padrão observado, pois o mesmo não parecia ser uma síndrome compartilhada.

Enfatizaram também que a disponibilidade hídrica é um fator que deve ser levado em consideração durante reconstruções paleoclimáticas. É muito provável que os locais de vida originais da maioria das assembleias fitofossilíferas foram edaficamente encharcados e topograficamente deprimidos, constituindo bacias deposicionais. Corroborando preocupações anteriores sobre os métodos estimadores de MAT que foram calibrados a partir de habitats situados em áreas elevadas (como vertentes e interflúvios), Royer *et al.* (2009) recomendaram o uso de localidades florísticas próximas do leito fluvial na recalibração dos modelos.

Uniformitarismo e Filogenia. Outro recente e grande impacto na paleotermometria botânica foi o questionamento da abordagem uniformitarista praticada, revelando-se o importante papel da história filogenética que até então era negligenciado (Little *et al.*, 2010; Burnham e Tonkovich, 2011).

O trabalho de Little *et al.*, (2010) atraiu muita atenção ao advertir que as estimativas quantitativas de paleotemperatura obtidas por abordagens não taxonômicas operam sobre o pressuposto central de que a variação dos traços foliares resulta principalmente da convergência ambiental adaptativa, e que por este motivo, independe amplamente da filogenia e deve ser constante através do tempo geológico.

Sendo válido o que se pressupõe, então as técnicas vigentes são apropriadas e devem estimar os climas passados de uma maneira quantitativamente precisa, já que pela doutrina uniformitarista os agentes naturais em curso na Terra têm agido uniformemente tanto hoje como no passado. Contudo, Little *et al.* (2010) apontaram certas questões que emergiram da literatura colocando em dúvida estes princípios:

1. As correlações às vezes variam consideravelmente através das regiões biogeográficas, o que sugere uma influência histórica (p. ex. Greenwood *et al.*, 2004; Hinojosa *et al.*, 2010);

2. Muitos clados têm traços morfológicos obrigatórios que são independentes do ambiente, incluindo ser tipicamente denteado (p. ex. muitas Nothofagaceae, e Rosaceae) ou não denteado (p.ex. Annonaceae, Clusiaceae, Lauraceae, Myrtaceae, e Rubiaceae) indicando sinal filogenético (Jordan, 1997; Manchester *et al.*, 1998);

3. A riqueza relativa de espécies com traços particulares é afetada por outros fatores que não somente a temperatura, tais como processos/taxas diferenciais de origem, extinção e radiação/diversificação entre os clados, sugerindo possível variação nas relações clima-fisionomia através do tempo geológico (Jordan, 1997);

4. Adaptações às mudanças climáticas podem envolver muitos aspectos da biologia da planta (anatomia, bioquímica ou fisiologia). Assim, características da margem foliar não são necessariamente as únicas respostas fenotípicas ao clima (Chave *et al.*, 2009; Feild *et al.*, 2011).

Motivados por aquelas questões, Little *et al.* (2010) testaram a influência da história filogenética na variação moderna entre clima e folha. Combinando um conjunto atual de dados de 21 traços foliares e temperatura com uma hipótese filogenética para 569 espécies provenientes de 17 localidades do leste dos EUA e do Panamá, os autores encontraram

quantidades variáveis de sinal filogenético não aleatório em todos os traços. Entende-se por sinal filogenético uma tendência para que táxons proximamente relacionados possuam traços similares por descenderem de um ancestral comum. A presença de sinal filogenético em todos os traços invalidou o pressuposto de que a convergência é dominante e que a história filogenética tem um papel insignificante nisto. Para Little *et al.* (2010), a presença moderada de sinal filogenético em MAT é também compatível com a tendência observada em vários clados de plantas de se manterem em habitats similares ao dos seus ancestrais ao longo do tempo geológico (hipótese da conservação de biomas, Crisp *et al.*, 2009).

Análises comparativas entre as regressões padrão (não-filogenéticas) e aquelas filogenéticas deram suporte, a grosso modo, para as ideias de que os traços foliares também respondem adaptativamente à temperatura, mas intervalos de confiança bem maiores e mudanças na inclinação e interceptação das retas indicaram uma habilidade reduzida para prever precisamente o clima, isto devido ao componente da história filogenética.

Notavelmente, a moderna relação pE-MAT, central na inferência uni e multivariada de paleotemperatura e que contém a variável mais amplamente aplicada na literatura (presença/ausência de dentes) foi grandemente alterada e enfraquecida ao ser levada em conta a filogenia. Isto indica que esta relação resulta primariamente da história biogeográfica/filogenética e apenas secundariamente da evolução adaptativa. Este resultado tem um impacto negativo sobre a credibilidade da maioria dos estimadores numéricos de paleotemperatura (LMA, CLAMP, DLF) ao revelar que o cenário adaptativo por eles praticado, no qual a temperatura é a força primária que explica o ganho ou a perda de dentes, não é acurado (Little *et al.*, 2010).

De maneira também importante, alguns traços dos dentes foliares (como a sua quantidade e área média) em relação à MAT tiveram retas de regressão com declives parecidos mesmo após ser considerada a filogenia, sugerindo que os atributos dos dentes exibem um padrão de evolução exaptativa em latitudes mais altas. Como temperatura e herança filogenética ambas influenciam os traços dos dentes, foi sugerido que um componente da distribuição moderna de espécies não denteadas pode ser explicado como um cenário exaptativo onde a seleção através de baixas temperaturas agiu em linhagens denteadas pré-existentes. Esta seleção em linhagens já denteadas deve ter afetado a diversificação e então aumentado a riqueza proporcional de táxons denteados antes relacionados a lugares e tempos mais quentes (Little *et al.*, 2010). Este panorama parece ser consistente com o registro fóssil onde clados denteados (p. ex. Betulaceae, linhagens temperadas de *Nothofagus*, Rosaceae, Ulmaceae e Vitaceae) comumente radiaram em latitudes médias e altas sob climas mais quentes do que hoje em dia (Manchester, 1999; McIver e Bassinger, 1999). Estes grupos se mantiveram e então especiaram naquelas latitudes mesmo durante o resfriamento global do Cenozoico iniciado a partir do Neoeoceno. As linhagens já denteadas teriam exaptado, exibindo mudanças adaptativas subsequentes nas características dos dentes (e não apenas a presença ou ausência deles) durante o resfriamento, hipoteticamente influenciando a taxa de especiação através do tempo (Little *et al.*, 2010).

Em resumo, através do uso de modelos explicitamente filogenéticos, Little *et al.* (2010) provaram que a herança filogenética das espécies de plantas influencia a presença e abundância de dentes. Como exemplificado por Burnham e Tonkovich (2011), se uma espécie de Sapindaceae porta hoje serrações na folha, isto pode não ser devido ao inverno prolongado,

mas sim devido à história herdada deste traço. A observação das limitações dos métodos mais utilizados de reconstrução paleoclimática sinaliza que os ciclos de re-calibrações e refinamentos deveriam ser interrompidos neste momento para que mais esforços fossem concentrados na avaliação de fatores até então negligenciados, como a história filogenética (Burnham e Tonkovich, 2011).

No mesmo comentário sobre a repercussão do trabalho de Little e colaboradores, Burnham e Tonkovich (2011) apresentaram uma pesquisa com clados de Malvaceae s.l. (exceto aqueles derivados, Bombacoideae e Malvoideae), verificando que 78% das 571 espécies amostradas tinham margens foliares não inteiras, ainda que 91,2% delas apresentassem distribuição tropical. Clados com muitas espécies, como Grewioideae, incluíram majoritariamente espécies com folhas denteadas com distribuições quase que inteiramente tropicais e subtropicais. Expectativas baseadas na convergência adaptativa teriam previsto exatamente o oposto deste padrão. Ao se mapear a distribuição climática e o tipo de margem foliar em uma filogenia de Malvaceae ficou evidente que nos clados basais da família, a presença ou ausência de dentes não se relaciona à MAT nas espécies pesquisadas (Burnham e Tonkovich, 2011).

Segundo os mesmos autores, o padrão mais interessante que emerge a partir deste exemplo particular de Malvaceae s.l. é a presença frequente de clados denteados associados a climas não temperados (tropical úmido e tropical seco), reiterando observações prévias como aquelas oferecidas por Little *et al.* (2010) de que uma grande proporção de linhagens basais de angiospermas, de ramos iniciais da filogenia, são denteadas (Doyle, 2007) e mesmo assim, de distribuição tropical (Feild e Arens, 2005). Antigas assembleias de angiospermas fósseis do

Cretáceo com distribuições latitudinais atípicas (em relação ao referencial moderno) para folhas denteadas (Upchurch e Wolfe, 1993) também exemplificam este contexto. Little *et al.* (2010) utilizaram justamente este argumento para demonstrar que a quantidade de variação hoje verificada nas relações pE-MAT não pode ser aplicada no passado porque presumivelmente seu padrão não foi constante ao longo do tempo geológico.

Por outro lado, Nicotra *et al.* (2011) argumentam que, dada a importância evolutiva do órgão foliar, é pouco provável que a sua variação não tenha nenhum significado adaptativo ou funcional, e que reflita, indiscriminadamente, apenas o contexto da história filogenética.

ANÁLISE DA MARGEM FOLIAR (LMA) DAS PALEOFLORES FONSECA E GANDARELA

Trabalhos prévios reconstruíram qualitativamente um contexto paleoclimático tropical para a Formação Fonseca e a Bacia de Gandarela, através de dados paleobotânicos provenientes da taxonomia, especialmente de folhas (Berry, 1935; Oliveira-e-Silva, 1982) e de palinomorfos (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Pinto e Regali, 1990; Regali, 1992; Maizatto, 2001; Maizatto *et al.*, 2008), ver Capítulo 4.

Outras linhas de evidência, como da paleoartropodologia, também confirmaram este caráter tropical para a Formação Fonseca: dentre os insetos fósseis descritos (baratas, besouros, cigarras e formigas, Martins Neto, 2005), o cupim *Spargotermes costalimai* foi o que permitiu assumir um paleoclima tropical (Emerson, 1965). A presença da ordem Isoptera por si só é considerada um bom indicativo climático, visto que seus representantes modernos abarcam majoritariamente os trópicos, ocupando desde savanas até florestas úmidas, com poucas espécies alcançando latitudes mais elevadas (Bignell *et al.*, 2011). Além disso, *Spargotermes* é

um gênero extinto próximo de *Mastotermes darwiniensis*, o único cupim atual sobrevivente da antiga família Mastotermitidae, hoje restrita às florestas secas e savanas do norte tropical da Austrália (Bignell *et al.*, 2011). Outrora mais diversa, durante o Eoceno–Mioceno, a família esteve presente em especial nos boreotrópicos da Europa e na Australásia (Wier *et al.*, 2002).

As reconstruções paleoclimáticas acima foram todas embasadas no método que Burnham e Tonkovich (2011) denominaram de “parente vivente mais próximo”, já que assumem que a atual linhagem do organismo mais proximamente relacionada ao fóssil conservou as mesmas tolerâncias climáticas. As principais limitações deste tipo de abordagem, no caso das plantas, residem no fato de que: (1) órgãos isolados como folhas podem não oferecer identificações acuradas, pois comumente carecem de características diagnósticas/apomórficas preservadas (p. ex. filotaxia, detalhes como glândulas ou tricomas, etc.), ou ainda apresentam atributos morfológicos que podem estar presentes em várias linhagens de plantas não relacionadas, como é o caso da nervação e indumento (Wilf, 2008); (2) muitas vezes as estruturas fósseis (folhas, grãos de pólen e esporos) são identificadas em um nível taxonômico amplo tal como família, cujos representantes atuais podem viver sobre grande amplitude climática, o que é especialmente verdadeiro para famílias ricamente diversas vivendo nos Neotrópicos. Mesmo que haja dentro das famílias uma tendência climática mais comum entre seus representantes modernos, não há certeza de que linhagens atuais sobreviventes resultam de mudanças climáticas expressivas e se os ancestrais evoluíram anteriormente sobre climas totalmente diferentes (Burnham e Tonkovich, 2011).

Apesar dos esforços prévios em se recuperar as condições climáticas através de análises palinológicas e paleobotânicas em coberturas sedimentares do Quadrilátero Ferrífero e do

sudeste, há uma lacuna considerável na aplicação de métodos de reconstrução paleoclimática que oferecem estimativas numéricas para as paleofloras cenozoicas do Brasil como um todo (p. ex., Burnham e Johnson, 2004). Para a América do Sul, muitas estimativas de temperaturas continentais por folhas fósseis têm sido geradas com base em paleotermômetros calibrados com folhas modernas provenientes de localidades sul-americanas (Gregory-Wodzicki, 2000b; Kowalski, 2002; Wilf *et al.*, 2005a; Aizen e Ezcurra, 2008), incluindo-se estudos de escala regional e de refinamento (Hinojosa *et al.*, 2010), mas a participação de localidades brasileiras tanto na calibração quanto na aplicação das técnicas é ainda restrita (p. ex. Kowalski, 2002).

Dentro deste contexto e se considerando as limitações e restrições da técnica da Análise da Margem Foliar (LMA) já ponderadas anteriormente, o presente estudo explora as relações pE-MAT em localidades modernas de florestas atlânticas do sudeste (estados de Minas Gerais e Espírito Santo) do Brasil e testa a aplicabilidade dos modelos de predição disponíveis para a América do Sul naquele conjunto de dados.

Especial atenção é dada à história filogenética dos representantes das principais linhagens de angiospermas das florestas atlânticas analisadas, na tentativa de se compreender a influência dos climas pretéritos sobre a evolução da presença de dentes na margem foliar. Investigam-se também as potencialidades e incertezas do método quantitativo mais utilizado na literatura, a LMA, para estimar as paleotemperaturas das paleofloras Fonseca e Gandarela.

De posse dos resultados gerados, os mesmos são então comparados com os dados de LMA para outras paleofloras do hemisfério sul e contextualizados na evolução cenozoica, climática e florística do continente sul-americano.

MODELOS DE LMA CALBRADOS COM LOCALIDADES DA AMÉRICA DO SUL

Wilf (1997) explorou as relações pE-MAT amostrando floras de todo o continente americano. Seu conjunto compilou dados de 16 amostras provenientes de nove localidades das Américas do Norte, Central e do Sul, desde a Bolívia até os EUA (amplitude latitudinal: 14°S a 40°N). Das localidades, só 02 eram sul-americanas (Bolívia e Peru), e no caso, representando florestas tropicais úmidas ripárias e savanas. Embora não fora concebido originalmente como um modelo preditivo de regressão linear simples, a partir destes dados foi gerada uma equação para estimar MAT (Modelo 1, Tab. 6.1) que desde então vem sendo utilizada como estimador climático para a América do Sul (Kowalski, 2002).

Tabela 6.1. Modelos de relação entre pE-MAT por regressão linear simples, e as equações preditivas de temperatura designadas, calibradas com localidades sul-americanas modernas.

Conjunto de dados (Modelo)	Equação (MAT, °C =)	SE	n	R ²	p-valor	Fonte principal
(1) Américas	28,60pE + 2,240	±2,0	16	0,94	<0,0005	Wilf (1997)
(2) Bolívia + Peru	31,60pE - 0,059	±1,6	14	0,89	<0,0001	Gregory-Wodzicki (2000b)
(3) TSA	23,42pE + 3,600	±3,5	44	0,48	<0,0001	Kowalski (2002)
(4) SA (TSA + Chile)	26,03pE + 1,310	±2,8	74	0,82	<0,0001	Hinojosa <i>et al.</i> (2010)

Equações designadas para estimar MAT, seguem a notação: $Y = \beta X + \alpha + \epsilon$, onde Y = variável explicada (dependente) ou valor a ser estimado (MAT°C), β = coeficiente da variável X representando o declive/inclinação da reta, X = variável explicativa (independente) ou fator que explica a variação de MAT (pE), α = constante que representa a interceptação da reta com o eixo vertical, ϵ = variável incluindo-se os fatores residuais mais possíveis erros da medição imprevisíveis, que se pressupõem serem de distribuição aleatória e independentes da variável explicativa, e que naquelas equações, se assume ter valor insignificante.

SE = erro padrão (*standard error*); **n** = número de localidades no conjunto amostrado; **R²** = coeficiente de determinação (interpretado como a proporção da variância em que Y pode ser atribuída à variância em X, indicando uma medida de qualidade ou habilidade do modelo de se estimar Y, com valor entre 0 e 1); **p-valor** = nível descritivo estatístico.

Américas = incluindo EUA, América Central, e dois pontos na América do Sul (Bolívia e Peru); TSA = América do Sul Tropical (porção norte do continente, entre as latitudes 9°N e 21°S, da Venezuela à Bolívia, incluindo-se 07 pontos no Brasil, nas regiões norte [3], centro-oeste [2], e sudeste [2]); SA = América do Sul (dados combinados de TSA + sul do continente [Chile], entre 9°N e 44 °S). Para a localização geográfica dos 74 pontos amostrados pelos modelos, ver mapa da Fig. 6.3, mais adiante.

Gregory-Wodzicki (2000b) apresentou um modelo exclusivamente sul-americano (Modelo 2, Tab. 6.1), mas restrito a 12 localidades na Bolívia (na região ocidental limitada entre os Andes e as terras baixas) que combinadas às duas localidades anteriormente amostradas por Wilf (1997) resultaram em um gradiente latitudinal (11–20°S) e altimétrico concentrado no centro-oeste do continente. Foram incluídas florestas tropicais decíduas, semidecíduas, florestas subandinas, vegetação tropical de arbustos secos (*scrublands*) e Páramo.

Já Kowalski (2002) amostrou amplamente toda a porção norte da América do Sul acima do paralelo 21°S, contando com 30 localidades de baixa e elevada altitude em vários países (Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela), a maioria delas concentrada na faixa tropical. Uma grande diversidade de tipos de vegetação foi adicionada, como florestas tropicais de terras baixas, florestas montanas úmidas, savanas, entre outras. Neste conjunto de dados foram incluídas 07 localidades brasileiras, sendo duas no sudeste: **1.** Bom Sucesso e **2.** Conquista (situadas ao longo do Rio Grande, ao sul de MG); três no Norte: **3.** Manaus, AM, e **4,** **5.** Belém, PA; além de duas no Centro-Oeste: **6.** Corumbá, MS, e **7.** Rio Claro, MT. Na análise de Kowalski (2002), Bom Sucesso (MG) representou a localidade brasileira de altitude elevada (≈ 825 m), com a amostra de uma floresta semidecídua baixo-montana, e o restante em altitudes menores. Combinados os dados de Kowalski (2002) com os anteriores (Wilf, 1997 e Gregory-Wodzicki, 2000b), foi gerado um modelo de amplo conjunto amostral ($n = 44$) que ficou conhecido como América do Sul Tropical (TSA), ver Modelo 3 (Tab. 6.1).

Hinojosa *et al.* (2010), por sua vez, analisaram dados de florestas úmidas, esclerófilas a mediterrânicas provenientes de 30 localidades na porção sul do continente, entre 32°S e 44°S no Chile, sob influência de clima subtropical mediterrânico a temperado fresco oceânico, além

do gradiente altimétrico. Notavelmente, a relação pE-MAT encontrada no conjunto de florestas chilenas não diferiu significativamente daquela do modelo TSA. Segundo os autores, os modelos de LMA para o Chile e para a América do Sul Tropical foram coincidentes porque refletiriam a antiga conexão florística herdada pelas porções norte e sul da América do Sul que teria sido mantida até o Plioceno, quando emergiram os climas áridos a semi-áridos que “isolaram” as florestas mais austrais. Argumentou-se também que a atual distribuição relictual de certos gêneros (como por exemplo, *Myrceugenia*, Myrtaceae e *Drimys*, Winteraceae), tanto nas florestas austrais do Chile quanto nas florestas tropicais ao longo da costa atlântica do Brasil, corroboraria esta antiga conexão florística (Hinojosa *et al.*, 2010).

Nessa linha de argumentação, Hinojosa *et al.* (2010) combinaram os dados do Chile com os da América do Sul Tropical propondo um novo modelo único para toda a América do Sul (Modelo 4, Tab. 6.1), contendo dados de 74 localidades, da Colômbia ao Chile, que abarcaram a maior amplitude de fitofisionomias, altitudes e climas até então compilados.

Guiado pelas questões suscitadas por Kowalski (2002) e Hinojosa *et al.* (2010) sobre a aplicabilidade de modelos calibrados com floras oriundas de províncias fitogeográficas diferentes ou de outro hemisfério, o presente estudo tem aplicado as relações de LMA detalhadas acima (Tab. 6.1) por se apresentarem como as mais apropriadas na predição paleoclimática da América do Sul. Estes quatro modelos foram calibrados, em menor a maior grau, com amostras de localidades sul-americanas e inclusive brasileiras (p. ex. aquelas situadas em Minas Gerais). Considerando que as formações vegetais do Brasil, e em maior escala, da América do Sul, têm forte afiliação histórica e fitogeográfica e que hoje são resultantes da complexa evolução biogeográfica das antigas floras do continente, os erros esperados em

estimativas de temperatura devem ser menores quando são utilizadas equações derivadas de floras modernas desta região e, portanto, mais relacionadas.

Sobre o atual mosaico de elementos fitogeográficos que compreendem as atuais florestas sul-americanas, Hinojosa *et al.* (2010) argumentaram que o mesmo seria melhor representado pelo novo modelo proposto (Modelo 4, Tab. 6.1), já que combinaria o conjunto amostral mais extenso (74 localidades), a maior variação de ecossistemas do continente, e consequentemente o gradiente climático/ topográfico (altitudinal) mais amplo em relação aos modelos prévios (para a localização geográfica de todos os pontos de calibração incluídos no modelo, ver Fig. 6.3 mais adiante, sobre a distribuição climática da América do Sul). Estas vantagens propiciariam predições de temperatura atuais ou passadas, para a América do Sul, mais acuradas do que aquelas calibradas com floras do hemisfério norte, ou de províncias fitogeográficas distintas no hemisfério sul.

TESTANDO A APLICABILIDADE DOS MODELOS DE LMA PUBLICADOS

Além da questão da calibração, Kowalski (2002) salientou a importância de se testar os modelos de regressão usando dados provenientes de vegetações modernas análogas à paleoflora objeto de estudo, antes de se usar o modelo de predição paleoclimática com as folhas fósseis. Em adição, a própria estratégia de amostragem de vegetações atuais de Wolfe (1993) idealmente pretendia “mimetizar” as condições de uma flora fóssil.

Seguindo-se estas recomendações, e com a finalidade de testar a acurácia dos modelos apresentados, foram utilizadas localidades modernas situadas no sudeste do Brasil, nos estados de Minas Gerais e do Espírito Santo. Os resultados deste teste de aplicabilidade são

apresentados mais adiante, após o item “Material e métodos da LMA”. Os locais foram escolhidos devido à proximidade geográfica com as localidades fossilíferas, acesso aos dados florísticos inventariados e meteorológicos da região, e por serem representativos de um conjunto florístico moderno sul-americano (Floresta Atlântica) que apesar de muito particular, resulta das antigas floras cenozoicas que ali evoluíram.

Estas localidades do sudeste são especialmente comparáveis com as paleofloras Fonseca e Gandarela por compartilharem: (1) rica diversidade de angiospermas, (2) grande proporção de folhas com margens lisas, (3) altos valores de MAT dada a sua localização tropical, além de (4) habitats de vida ao longo de vales intermontanos próximos de corpos e cursos de água. Estas são condições análogas inclusive quanto ao ambiente deposicional (fluvial e lacustre) das paleofloras consideradas.

APLICANDO A LMA NAS PALEOFLORES FONSECA E GANDARELA

Após o teste da acurácia dos modelos sul-americanos em localidades atuais de Mata Atlântica no sudeste, seguiu-se com a aplicação das equações selecionadas visando-se reconstruir as paleotemperaturas através dos fitofósseis de Fonseca e Gandarela. Os dados obtidos (proporção de margens inteiras e estimativas de MAT) foram então comparados com outras localidades paleoflorísticas do hemisfério sul, sobretudo aquelas de idade paleógena e da América do Sul, e discutidos dentro do contexto climático cenozoico daquele continente.

MATERIAL E MÉTODOS DA LMA

Localidades modernas testadas (área de estudo). O conjunto de dados analisado inclui ao todo 18 localidades florísticas nos estados de Minas Gerais e Espírito Santo, com latitudes entre 16–22°S e altitude variando de 83–890 m (Fig. 6.2; Tab. 6.2).

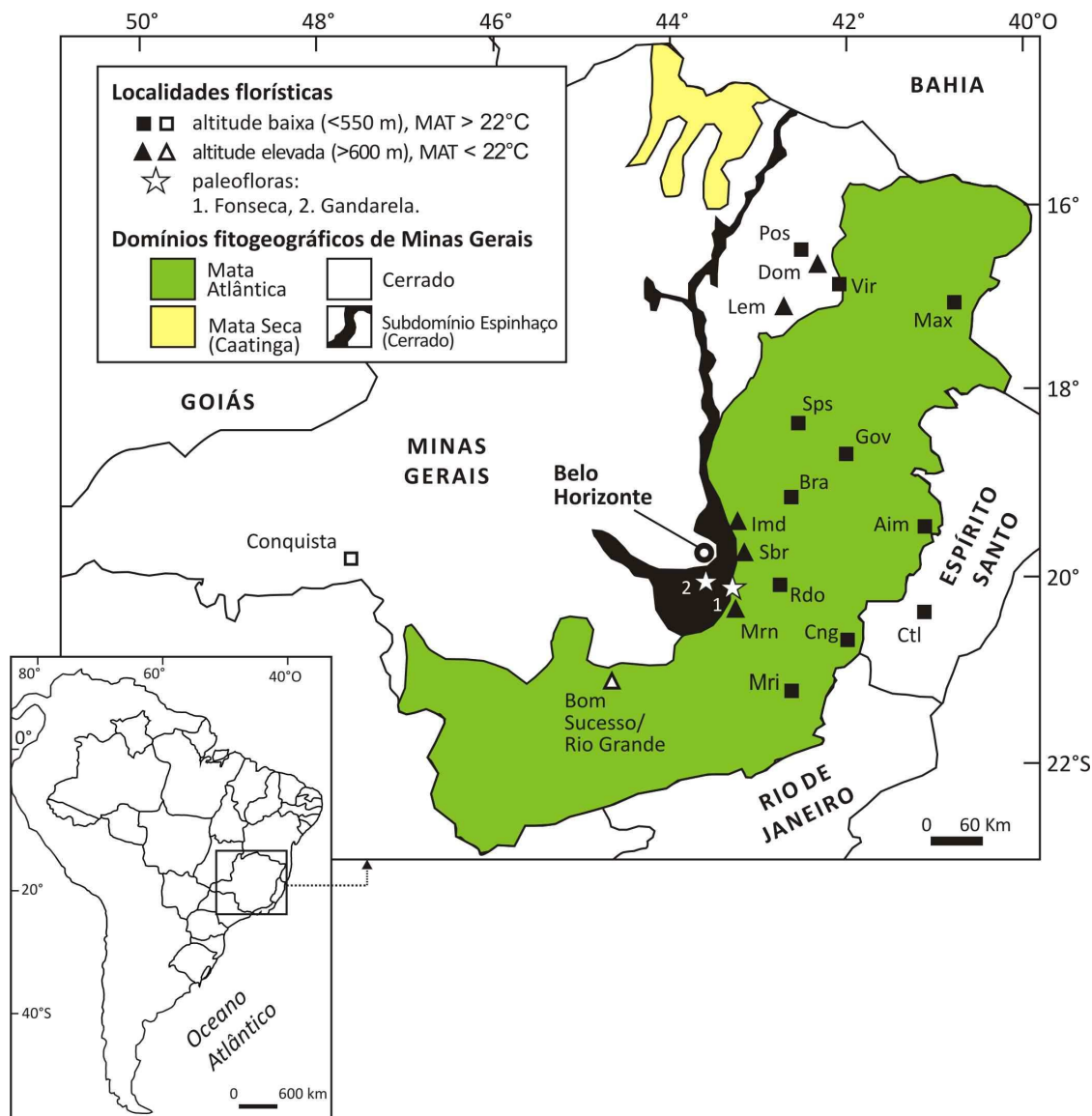


Figura 6.2. Localidades florísticas utilizadas na LMA, situadas no atual contexto fitogeográfico de Minas Gerais. Localidades modernas: nomeadas pelo código de três letras (nomes completos, ver Tab. 6.3) e simbolizadas: ■ □ = baixa altitude-MAT elevada; e ▲ △ = elevada altitude-MAT baixa (símbolos preenchidos = dados aqui analisados; não preenchidos = Kowalski, 2002). (☆) Localidades fitofossilíferas aqui analisadas. Mapas de localização e vegetação modificados de Oliveira-Filho *et al.* (2005) e Oliveira-Filho (2006).

Tabela 6.2. Dados geográficos, meteorológicos e climáticos das localidades modernas testadas na LMA (17 em Minas Gerais + 01 no Espírito Santo, ver Fig. 6.2 para localização e Fig. 6.3 para mapa climático).

Local	Lat	Lon	DO	ALT	Seca	PJA	PDF	MAP	TJul	TJan	MAT	CLI
Aim	19°29′	41°04′	111	83	4,3	21	166	1163	21,3	26,6	24,6	Aw
Gov	18°51′	42°01′	225	279	4,6	16	170	1114	21,5	26,6	24,5	Aw
Vir	16°43′	42°13′	315	312	5,6	04	134	812	21,6	25,9	24,4	Aw
Max	17°11′	40°35′	55	278	2,6	47	081	1132	21,4	26,1	24,3	Aw
Con	19°59′	47°36′	627	520	6,0	15	220	1550	20,0	25,0	23,7	Aw*
Ctl	20°37′	41°10′	54	100	1,0	42	137	1150	20,3	26,3	23,5	Aw*
Bra	19°09′	42°43′	284	375	4,6	12	202	1220	19,5	25,1	22,9	Aw*
Mri	21°32′	42°36′	168	280	4,3	16	210	1240	19,6	25,5	22,7	Aw*
Sps	18°22′	42°36′	304	498	4,6	12	199	1180	19,4	24,4	22,5	Aw
Rdo	20°15′	42°54′	231	380	4,6	15	220	1300	19,0	25,0	22,5	Aw*
Pos	16°54′	42°46′	378	419	5,6	04	151	910	19,3	23,7	22,2	Aw
Dom	17°29′	43°08′	388	890	5,3	07	173	999	19,2	23,7	22,1	Aw
Imd	19°26′	43°14′	290	610	4,3	11	251	1460	18,5	24,0	21,8	Aw*
Lem	17°04′	42°43′	378	834	5,6	04	151	915	18,3	22,7	21,2	Aw
Mrn	20°23′	43°10′	267	710	4,3	13	282	1533	17,3	23,3	20,9	Cwa
Cng	20°44′	42°02′	126	408	4,6	13	220	1260	17,3	23,3	20,8	Cwa*
Sbr	19°54′	43°22′	296	680	4,3	13	244	1360	17,0	22,7	20,5	Cwa*
Bom	21°10′	44°54′	407	825	5,0	15	280	1520	14,0	22,0	19,6	Cwb

Localidades (códigos) listadas em ordem decrescente de MAT (°C) registrada (nomes completos, ver Tab. 6.3). Em destaque, colunas de altitude e de média anual de temperatura. Em **negrito**, localidades com altitude elevada (610–890 m) associadas a MAT ≤ 22,1°C.

Lat = latitude sul. **Lon** = longitude oeste. **DO** = distância mínima do Oceano Atlântico (km). **ALT** = altitude mediana (m). **Seca** = duração da estação de seca (em meses). **PJA** = Precipitação média entre os meses mais secos no inverno— de junho a agosto (mm). **PDF** = Precipitação média entre os meses mais úmidos no verão— de dezembro a fevereiro (mm). **MAP** = média anual de precipitação (mm). **TJul** = Temperatura média do mês mais frio, julho (°C). **TJan** = Temperatura média do mês mais quente, janeiro (°C). **MAT** = média anual de temperatura (°C). Fontes: Oliveira-Filho *et al.* (1994, 1997, 2005); DNMET (1992); Rede Nacional de Agrometeorologia (2004).

CLI = classificação climática de Köppen-Geiger (Peel *et al.*, 2007) satisfazendo os critérios:

1. Clima tropical seco, tipo savana (Aw): **TJul** ≥ 18°C, **PJA** < 60 mm, e **PJA** < 100 – **MAP**/25.
2. Clima temperado com inverno seco (Cw): 0° < **TJul** < 18°C, **PJA** < **PDF**/10, subtipos:
 - 2.1. Verão muito quente (Cwa): **TJan** ≥ 22°C.
 - 2.2. Verão quente (Cwb): **TJan** < 22°C.

(*) Localidades que tiveram sua classificação climática “ajustada” ao serem aplicados os dados meteorológicos registrados nos critérios de Köppen-Geiger (descritos acima), mesmo que no mapa apresentado por Peel *et al.* (2007) elas estejam dentro de um tipo climático diferente (Fig. 6.3).

Em termos climáticos (classificação de Peel *et al.*, 2007), as localidades variam do tropical seco (Aw) ao temperado quente (que aqui corresponde mais apropriadamente ao termo subtropical ou ainda, tropical de altitude) com inverno seco e verão muito quente a quente (Cwa e Cwb), (Fig. 6.3), incluindo os seguintes gradientes meteorológicos: térmico entre

19,6–24,6°C (média anual de temperatura), pluviométrico entre 812–1.550 mm (média anual de precipitação), além da duração da estação seca (sazonalidade) de 1 a 6 meses (Tab. 6.2). Os dados climáticos foram registrados nas estações meteorológicas mais próximas dos locais e compilados por Oliveira-Filho *et al.* (2005) através do DNMET (1992) e Rede Nacional de Agrometeorologia (2004).

De acordo com os critérios de Oliveira-Filho e Fontes (2000), estas 18 áreas estão situadas predominantemente no domínio de Floresta Atlântica *sensu lato* ou como manchas de florestas em transições (ou encraves) no Cerrado (Fig. 6.2).

O domínio fitogeográfico da Floresta Atlântica é um complexo de vegetações predominantemente distribuído ao longo da costa brasileira, desde o Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Sua grande amplitude latitudinal (3–30°S) e de altitude (do nível do mar até 2.890 m na Serra da Mantiqueira), e diferenças de pluviosidade (de locais sub-úmidos até hiper-úmidos na Serra do Mar) propiciam uma heterogeneidade ambiental singular que permite sustentar uma extraordinária riqueza (quase 14.000 espécies) e endemidade (51% delas) de angiospermas (Stehmann *et al.*, 2009; Forzza *et al.*, 2010).

O estado de Minas Gerais individualmente detém a maior parcela da diversidade de angiospermas no Brasil (com cerca de 10.000 espécies), possivelmente devido ao rico mosaico de ambientes e fitofisionomias disponibilizados pelo relevo fortemente acidentado (com as serras da Mantiqueira e do Espinhaço), pela presença de cinco grandes bacias hidrográficas, além de outras particularidades geomorfológicas (Forzza *et al.*, 2010).

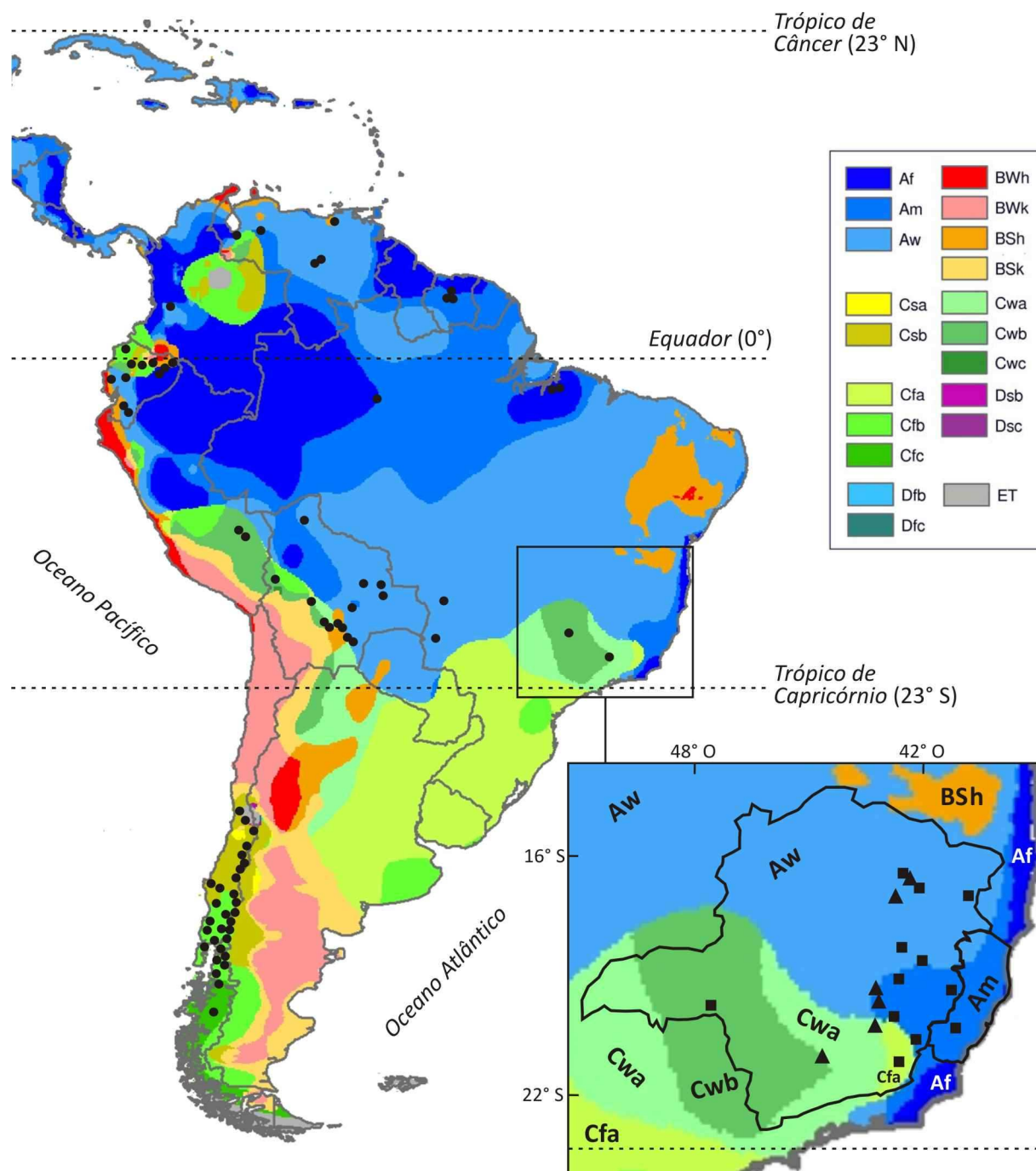


Figura 6.3. Mapa climático da América do Sul (reproduzido e modificado de Peel *et al.*, 2007) com localização dos 74 pontos (•) usados na calibração dos modelos de LMA (Wilf, 1997; Gregory-Wodzicki 2000b; Kowalski, 2002; e Hinojosa *et al.*, 2010). Em destaque, área de estudo (estados de MG e ES delimitados) com localidades aqui testadas (■ = baixa altitude, ▲ = elevada altitude) e climas predominantes (Aw, Cwa e Cwb). *Legenda da classificação climática de Köppen-Geiger* (Peel *et al.*, 2007): Clima tropical (A): de floresta pluvial (f), monção (m) e seco de savana (w)/ Clima árido (B): de deserto quente (Wh), de deserto frio (Wk), estepe quente (Sh) e estepe frio (Sk)/ Clima temperado (C): com verão seco (s), inverno seco (w), sem estação seca (f), verão muito quente (a), verão quente (b) e verão frio (c)/ Clima frio (D): com verão seco (s), inverno seco (w), sem estação seca (f), verão muito quente (a), verão quente (b), verão frio (c) e inverno muito frio (d)/ Clima polar (E): (T) tundra e (F) glacial.

Esta riqueza em Minas Gerais deve-se também à sua posição estratégica em relação à confluência de três domínios: a Caatinga (também denominada de Mata Seca), o Cerrado e a Mata Atlântica (Fig. 6.2), Forzza *et al.* (2010). Além disso, a região formada pelo leste de Minas Gerais e o norte do Espírito Santo (na altura do vale do Rio Doce, 19°S) delimita a compartimentação Norte–Sul que se acredita existir entre as florestas atlânticas, representando o limite meridional de certas espécies e o setentrional de muitas outras (Fiaschi e Pirani, 2009).

Ainda segundo Oliveira-Filho e Fontes (2000), as 18 localidades são classificadas como florestas ombrófilas ou semidecíduas e divididas em três classes de altitude, resultando em seis categorias de formações florestais (Tab. 6.3).

Embora a diferenciação florística entre florestas ombrófilas e semidecíduas no sudeste brasileiro seja consistente, suas transições tanto abruptas quanto graduais revelam que se trata de um contínuo de distribuição de espécies (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). A diferenciação entre elas é fortemente correlacionada com o regime de chuvas, distância do oceano e duração da estação seca (Tabs. 6.2–3), enquanto que a altitude e suas correspondentes variações de temperatura parecem ser fortemente correlacionadas com a variação intraflorística em cada tipo de floresta. A flora arbórea das florestas semidecíduas é, em boa medida, um subconjunto da flora das florestas ombrófilas, provavelmente extraíndo espécies capazes de enfrentar uma estação seca mais prolongada. Talvez por compartilharem parcialmente das mesmas tolerâncias climáticas, as florestas semidecíduas mostram fortes laços florísticos com o Cerrado, em particular no nível de gênero e de família (Oliveira-Filho e Fontes, 2000).

Tabela 6.3. Dados fitogeográficos/ florísticos das localidades modernas testadas, e a proporção de espécies não denteadas (coluna em destaque) obtida para a LMA.

Localidade florística	Dom. Fitog.	Form. Florest.	Nº spp.	Nº aval.	pE	Top 5 famílias (p5 %)
Aimorés	Atl.	S–TB	207	196	0,8622	F, E, L, M, R (46)
Governador Valadares	Atl.	S–TB	168	156	0,8205	F, M, L, E, Mo (38)
Virgem da Lapa	Atl./Cer.	S–SM	147	126	0,8333	F, M, R, Mo, B (49)
Machacalis	Atl.	S–TB	207	173	0,7861	F, E, M, B, R (42)
Conquista*	Cer.	S–SM	136	124	0,7700	(?)
Castelo	Atl.	O–TB	264	227	0,8370	F, L, M, E, R (41)
Braúnas/Joanésia	Atl.	S–SM	187	174	0,8678	F, M, R, L, E (46)
Mirai	Atl.	S–TB	269	244	0,8278	F, M, L, Me, R (45)
São Pedro do Suaçuí	Atl.	S–SM	169	157	0,8598	F, M, L, E, R (47)
Rio Doce	Atl.	S–SM	327	300	0,8400	F, M, L, Mo, R (43)
Posses	Cer./Atl.	S–SM	231	205	0,8439	F, M, R, B, E (47)
Chapada de São Domingos	Cer./Atl.	S–BM	211	190	0,8526	F, M, R, L, Me (42)
Itambé do Mato Dentro	Atl.	S–SM	210	193	0,8497	F, M, L, E, R (46)
Leme do Prado	Cer./Atl.	S–BM	238	222	0,8333	F, M, R, Me, L (41)
Mariana	Atl./Cer.	S–BM	298	274	0,8211	F, M, Me, L, R (41)
Carangola	Atl.	S–SM	287	263	0,8175	F, M, L, Mo, E (39)
Santa Bárbara	Atl./Cer.	S–SM	178	166	0,8674	F, M, L, R, E (43)
Bom Sucesso/Rio Grande*	Atl.	S–BM	46	41	0,9500	(?)
Média:			210	190	0,8411	F, M, ... (43)

Dom. Fitog. = Domínio fitogeográfico (Atl. = Mata Atlântica, Cer. = Cerrado, / = transições entre eles).

Form. Florest. = Formação florestal ou fitofisionomia: O = ombrófila (estação seca ≤ 1 mês), S = semidecídua (estação seca entre 1–6 meses), TB = terras baixas (até 300 m), SM = submontana (300–700 m), BM = baixo-montana (700–1.100 m), conforme classificação de Oliveira-Filho e Fontes (2000).

Nº spp. = número total de espécies arbóreas listadas por localidade no inventário original (excluindo-se pteridófitas, monocotiledôneas, além de lianas e suculentas), através do método de amostragem de parcelas ou quadrantes (área ≈ 1 ha) incluindo-se troncos com DAP ≥ 5 cm (Oliveira-Filho *et al.*, 2005).

Nº aval. = número de espécies avaliadas quanto à presença/ausência de dentes foliares.

pE = proporção de folhas com margens lisas (não denteadas). *Obs.* Número de espécies lisas = $pE \times (N^\circ \text{ aval.})$; Já Proporção de folhas denteadas (pD) = $1 - pE$; Número de espécies denteadas = $pD \times (N^\circ \text{ aval.})$.

Top 5 famílias = As cinco primeiras famílias de angiospermas com o maior número de espécies arbóreas na localidade; **(p5 %)** = proporção (%) destas espécies no conjunto avaliado quanto à margem (B = Bignoniaceae, E = Euphorbiaceae, F = Fabaceae, L = Lauraceae, M = Myrtaceae, Me = Melastomataceae, Mo = Moraceae, R = Rubiaceae).

Em **negrito**, localidades com altitude elevada (610–890 m) associadas a $MAT \leq 22.1^\circ\text{C}$. Fontes: (*) dados avaliados por Kowalski (2002); dados aqui avaliados através de inventários de Oliveira-Filho *et al.* (2005), ver Apêndice 3 (Volume II), para a lista geral de espécies avaliadas; (?) dados não avaliados.

Parte das florestas semidecíduas do leste de Minas Gerais aqui analisadas, que compõe o conjunto de florestas sazonais do sudeste, integram, junto com a Caatinga nordestina, um dos núcleos brasileiros de florestas tropicais sazonalmente secas (*SDTF* na sigla em inglês), Pennington *et al.*, (2009). Tais localidades (Tab. 6.2) satisfazem os critérios de MAP < 1.800 mm

e com pelo menos 5–6 meses recebendo menos do que 100 mm de precipitação (Gentry, 1995). Caracterizam-se fisionomicamente por um dossel fechado e relativamente contínuo, mas predominantemente decíduo durante a estação seca. Seu componente arbóreo é dominado por Fabaceae, Myrtaceae e Bignoniaceae, além de Rubiaceae e Euphorbiaceae (Tab. 6.3), enquanto que Cactaceae é um importante elemento de seu sub-bosque (Pennington *et al.*, 2000).

Inventários florísticos. Listas de espécies das localidades atuais foram reunidas a partir dos levantamentos originalmente publicados por Oliveira-Filho *et al.* (1994, 1997, 2005), do estrato arbóreo de florestas localizadas em vales fluviais de bacias hidrográficas do sudeste. Naqueles levantamentos foram utilizados os métodos de parcelas (25 parcelas de 20 × 20 m) e de quadrantes, em uma área mínima total de 1 ha, em ambientes ao longo e/ou próximos de rios, sendo registrados apenas indivíduos arbóreos (lianas lenhosas excluídas) com diâmetro mínimo à altura do peito (DAP a 1,3 m do solo) de 5 cm (Oliveira-Filho *et al.*, 2005).

Estratégia de amostragem. Conforme a metodologia padrão da LMA recomendada por Wolfe (1993) e corroborada por estudos em localidades neotropicais ricamente diversas (Burnham *et al.*, 2005), uma amostra deve conter pelo menos 20–25 espécies diferentes de “dicotiledôneas” lenhosas (preferencialmente arbóreas) coletadas em uma mesma área de 1 hectare ou mais. Além disso, devem ser amostrados os táxons de ambientes topograficamente baixos e edaficamente encharcados (Royer *et al.*, 2009), tais como os vales ou planícies adjacentes a corpos e cursos de água (rios, lagos, banhados e pântanos), pois as condições atualmente encontradas nestes locais são as que mais se aproximam do ambiente original de deposição de assembleias fitofossilíferas fluviais e/ou lacustres (Burnham *et al.*, 2001; Kowalski e Dilcher, 2003). As árvores são o grupo ecológico que mais contribuem para a biomassa da

floresta e o dossel parece ser o componente que melhor reflete, pelo menos em partes (excluído o viés tafonômico, ver discussões no item anterior “Pontos críticos e restrições”) o que é preservado numa assembleia fóssil autóctone a parautóctone, especialmente em depósitos fluviais e/ou lacustres (Greenwood, 2005a, b; 2007). Apesar do fato de que lianas, arbustos e arvoretas do sub-bosque tendem a possuir maiores proporções de margens denteadas, Burnham *et al.* (2001) demonstraram que não houve diferenças significativas entre estimativas de MAT geradas por amostras restritas ao componente arbóreo e aquelas compostas por árvores mais lianas/arbustos. Royer *et al.* (2012) também confirmaram que as árvores do dossel são aquelas que exibem a maior sensibilidade na relação margem foliar e temperatura.

Para fins de consistência durante a comparação e se adotando a metodologia de Wolfe (1993) e recomendações, além das lianas, espécies de samambaias arbóreas (Cyatheaceae), de gimnospermas (p. ex. Podocarpaceae), de Monocotiledôneas (p. ex. Arecaceae), e de Cactaceae (suculentas) foram excluídas das listas analisadas. Da mesma forma, espécies que foram apresentadas no inventário de árvores nativas de Minas Gerais por Oliveira-Filho (2006) com frequências relativas inferiores a 7,5% (*status* de distribuição rara a raríssima) não foram consideradas na presente análise, o que melhor se ajusta aos dados de mapeamento e distribuição divulgados no catálogo de espécies da Flora do Brasil de Forzza *et al.* (2010).

Proporção de margens não denteadas. Para o cálculo da proporção de espécies de margens lisas (pE) do conjunto de amostras modernas foi avaliado um total de 817 espécies arbóreas (em 329 gêneros), compreendidas em 82 famílias de angiospermas “dicotiledôneas”, quanto à presença ou ausência de dentes na margem foliar (para listagem geral, ver Apêndice 3,

Volume II). Um dente é definido como uma projeção vascularizada da margem separada pelo *sinus* e cuja incisão é menor do que 25% da distância até a nervura média (Ellis *et al.*, 2009).

Margens foliares de 126 a 300 espécies (em média 190 ssp.) foram avaliadas para cada localidade, de um total inventariado de 147–327 ssp. (em média 210 ssp.), o que corresponde a uma avaliação média de 90% das espécies originalmente listadas por localidade (Tab. 6.3).

A proporção de folhas de angiospermas não monocotiledôneas com margens não denteadas (pE), seja de uma localidade florística moderna ou fóssil, corresponde a um valor entre 0 e 1, obtido através da divisão do número de folhas de margens não denteadas (lisas) pelo número total de tipos foliares (ou de espécies) avaliado.

Dados provenientes dos conjuntos de folhas fósseis de Fonseca e Gandarela foram compilados a partir da literatura prévia (Tab. 1, Capítulo 4) mais os tipos foliares descritos pelo presente estudo (Capítulo 5). Por se basear em uma compilação da literatura e de coleções já depositadas, cujas informações estratigráficas precisas não se encontram disponíveis, é possível que espécimes de diferentes horizontes estratigráficos estejam sendo aqui considerados como pertencentes a um mesmo conjunto de dados, já que a amplitude bioestratigráfica da Formação Fonseca e da Bacia de Gandarela compreende ao menos parte de dois estágios (Priaboniano e Rupeliano) no intervalo Neoeoceno–Eoligoceno (Maizatto *et al.*, 2008). Além disso, assume-se que as folhas fósseis isoladas pertenceram a indivíduos lenhosos (arbóreos/arborescentes), já que a limitação da preservação inviabiliza a determinação conclusiva do hábito.

Avaliação de espécimes herborizados. Para a classificação da margem foliar do material moderno, espécimes depositados no herbário UEC (Universidade Estadual de Campinas) foram consultados, cuja coleção de referência foi utilizada na identificação do material testemunho

original coletado por Oliveira-Filho *et al.* (2005) e depositado no herbário da Universidade Federal de Lavras (ESAL).

Em adição, espécimes eletronicamente disponibilizados (Tropicos® Missouri Botanical Garden: <http://tropicos.org/>; JSTOR® Plant science: <http://plants.jstor.org/>; e Neotropical Herbarium Specimens: <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>), selecionados conforme o local de coleta (em Minas Gerais ou Espírito Santo) foram verificados para a confirmação no caso de ambigüidades durante a classificação. Se o espécime não estava disponível nos bancos de dados citados, o registro da referida espécie foi retirado da listagem ou então, outros espécimes foram tentativamente avaliados considerando-se a localização e altitude mais próximas da original, tendo como limite geográfico máximo os estados do sudeste do Brasil. Nestes casos, embora o espécime classificado não tenha sido exatamente aquele coletado na localidade a ser testada, a presença (ou ausência) de dentes tende a ser um estado que não varia significativamente dentro de uma mesma espécie (Jordan, 1997) e que então, não influencia negativamente os resultados dos modelos de predição climática da LMA (Kowalski, 2002).

Avaliação do erro dos modelos preditivos. A habilidade de cada um dos quatro modelos (Tab. 6.1) de estimar MAT de maneira acurada foi testada através do cálculo das temperaturas para cada localidade via equações preditivas. As MAT estimadas foram então comparadas às realmente observadas por local. A média absoluta, mediana, e a amplitude de erro foram calculadas para cada equação dos diferentes modelos. Em adição, foi contabilizado o número de localidades cujas MAT estimadas estavam dentro do erro padrão (SE) da equação.

Proporção de linhagens dominantes. Com o intuito de se investigar a representatividade de certas linhagens de angiospermas arbóreas nas localidades florísticas modernas e a sua

influência sobre as estimativas de MAT, estabeleceu-se, através da contagem de espécies, um ranking com as cinco primeiras famílias em termos de riqueza de espécies (Top 5 famílias dominantes). Calculou-se também, através da soma das quantidades, a proporção das espécies dominantes por conjunto avaliado quanto à margem (p5, em %), (Tab. 6.3).

Afiliação fitogeográfica. Como uma abordagem para avaliar a existência de restrições históricas na incidência de margens foliares inteiras nas florestas atlânticas do sudeste, testou-se os possíveis efeitos da afiliação fitogeográfica na margem foliar, seguindo-se o mesmo método conduzido por Hinojosa *et al.* (2010).

Neste tipo de análise, aqueles autores avaliaram uma assembleia de florestas modernas do Chile contendo ao todo 158 espécies de “dicotiledôneas” arbóreas, distribuídas em 90 gêneros. Quantificou-se a incidência de espécies portadoras de margens lisas para cada conjunto fitogeográfico reconhecido, concluindo-se que as diferentes afiliações fitogeográficas influenciaram fortemente o tipo de margem observada e conseqüentemente a pE. Por exemplo, os gêneros classificados como elementos pantropicais e neotropicais foram os que apresentaram as maiores incidências de espécies de margens inteiras ($\geq 45\%$), já que pertenceriam a linhagens antigas que teriam se originado em climas quentes há 45–60 Ma. Em contraste, os gêneros austral-antárticos tiveram os menores índices (15%) porque teriam evoluído em condições mais frias, a partir de 35 Ma atrás (Hinojosa *et al.*, 2010).

A presente análise foi conduzida apenas com os táxons inventariados nas localidades de florestas semidecíduas de Rio Doce e Mariana (MG), que por sua vez contaram com o maior número de espécies dentre todas as amostras (300 e 274, respectivamente, Apêndice 3, Volume

II). Em adição, elas foram escolhidas já que representam posições contrastantes de altitude no conjunto: localidades baixas-quentes e elevadas-frias (Tabs. 6.2, 6.3).

Quantificou-se a incidência de espécies com margens lisas para cada conjunto de afiliação, sendo avaliada uma assembleia total (Rio Doce + Mariana) de 418 espécies de “dicotiledôneas” arbóreas incluídas em 211 gêneros distintos (ver destaque no Apêndice 3, Volume II). Antes, com base na classificação de Hinojosa *et al.* (2010: pg. 11, appendix 2), nos mapas de distribuição de gêneros disponibilizados no site Tropicos® Missouri Botanical Garden (<http://tropicos.org/> [acessado até Dezembro/2011]) e na literatura biogeográfica disponível, foram definidos ao todo seis (06) conjuntos de afiliação fitogeográfica, com elementos:

1. Pantropicais (P): gêneros distribuídos no cinturão circum-tropical abrangendo a América do Sul, África, Madagascar, Sudeste Asiático e Indomalásia (p. ex. *Annona*, *Aspidosperma*, *Bauhinia*, *Cassia*, *Cordia*, *Croton*, *Eugenia*, *Guarea*, *Helicteres*, *Hirtella*, *Jacaranda*, *Miconia*, *Myrsine*, *Piper*, *Psychotria*, *Senna*, *Terminalia*, entre outros). Alguns destes gêneros podem estar ausentes na Australásia tropical;

2. Neotropicais (N): gêneros estritamente americanos distribuídos dentro dos limites dos trópicos de Câncer e de Capricórnio (p. ex. *Apuleia*, *Astronium*, *Baccharis*, *Byrsonima*, *Campomanesia*, *Cupania*, *Drimys*, *Enterolobium*, *Eriotheca*, *Euplassa*, *Faramea*, *Ferdinandusa*, *Guatteria*, *Handroanthus*, *Himatanthus*, *Inga*, *Kielmeyera*, *Lacistema*, *Myrcia*, *Myrceugenia*, *Nectandra*, *Plinia*, *Qualea*, *Schizolobium*, *Siparuna*, *Sorocea*, entre outros) eventualmente alcançando, ao norte, as terras baixas do México e do sul da Flórida, e ao sul, a região subtropical da América do Sul;

3. Anfi-atlânticos (A): gêneros com disjunções entre América do Sul e África e/ou Madagascar (p. ex. *Andira*, *Cedrela*, *Ceiba*, *Chromolaena*, *Copaifera*, *Hymenaea*, *Heisteria*, *Maprounea*, *Ocotea*, *Peltophorum*, *Piptadenia*, *Pogonophora*, *Pterygota*, *Trichilia* e *Vismia*), podendo abranger também a América Central, Caribe e parte da América do Norte;

4. Tropicais-australasianos (T): gêneros distribuídos na região que inclui Austrália, Nova Zelândia e ilhas do sudoeste do Pacífico, ocasionalmente estendendo seu âmbito às regiões tropicais e subtropicais da Nova Guiné, Malásia, Indomalásia, Sudeste Asiático, além da América Tropical (p. ex. *Guettarda*, *Persea* e *Xylosma*);

5. Cosmopolitas (C): gêneros com ampla distribuição mundial, incluindo regiões tropicais, subtropicais e temperadas (p. ex. *Ficus*, *Prunus*, e *Solanum*);

6. Endêmicos (E): gêneros exclusivos da Floresta Atlântica Brasileira, ocasionalmente alcançando o Cerrado, a Caatinga e/ou a Amazônia (p. ex. *Joannesia*, *Trembleya* e *Urbanodendron*).

RESULTADOS E DISCUSSÃO: TESTE DE APLICABILIDADE

Proporção de margens não denteadas. Similarmente aos estudos prévios, todas as localidades aqui testadas na análise da margem foliar tiveram altos valores de proporção de espécies com margem foliar lisa (pE), entre 0,78 e 0,87 (Fig. 6.4), resultando-se em um valor médio de 0,84, que é muito próximo daquele obtido por Kowalski (2002) para o modelo TSA (em média 0,86, entre 0,62 e 1,0), mesmo com uma amostragem bem maior.

Local	MAT (°C)	pE
Aim (MG)	24,6	0,8622
Gov (MG)	24,5	0,8205
Vir (MG)	24,4	0,8333
Max (MG)	24,3	0,7861
Con (MG)*	23,7	0,7700
Ctl (ES)	23,5	0,8370
Bra (MG)	22,9	0,8678
Mri (MG)	22,7	0,8278
Sps (MG)	22,5	0,8598
Rdo (MG)	22,5	0,8400
Pos (MG)	22,2	0,8439
Dom (MG)	22,1	0,8526
Imd (MG)	21,8	0,8497
Lem (MG)	21,2	0,8333
Mrn (MG)	20,9	0,8211
Cng (MG)	20,8	0,8175
Sbr (MG)	20,5	0,8674
Bom (MG)*	19,6	0,9500
Média:	22,5	0,8411

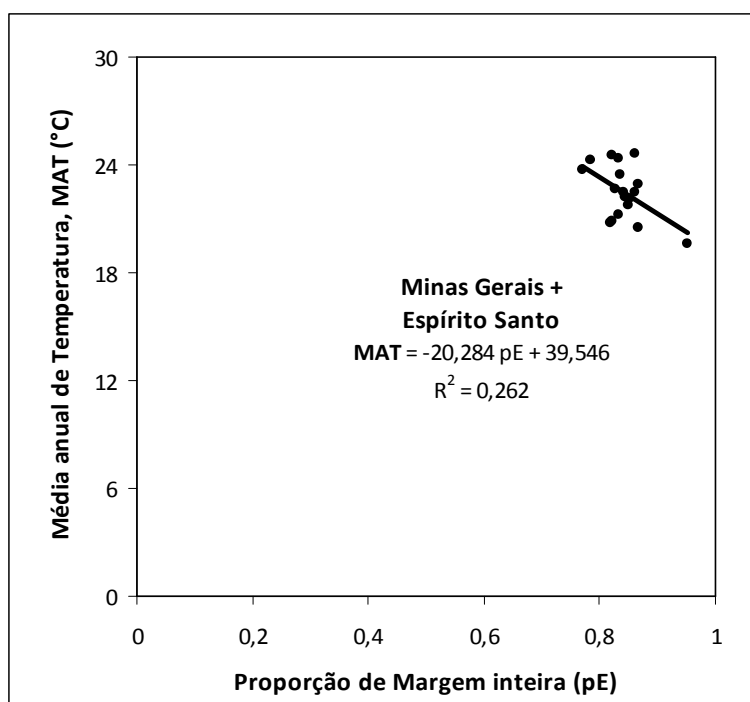


Figura 6.4. Tendência linear entre MAT e pE verificada para o conjunto de dados do presente estudo (localidades de Minas Gerais e Espírito Santo, Tabs. 6.2–3 e Figs. 6.2–3). Localidades ordenadas em ordem decrescente de MAT (em destaque). Em **negrito**, localidades com altitude elevada (610–890 m) e MAT ≤ 22,1°C. (*) dados de Kowalski (2002).

A maior porção da América do Sul está incluída entre os trópicos de Câncer e de Capricórnio, o que significa que o clima tropical, úmido a seco (Af, Am e Aw), domina pouco

mais de 60% de sua área continental (Fig. 6.3), seguido pelo clima temperado (24%), árido (15%) e polar (1%), Peel *et al.*, (2007). Dentro da zona tropical, a proporção de espécies com folhas de margens lisas é caracteristicamente muito alta (Bailey e Sinnott, 1915, 1916; Wolfe, 1993; Kowalski, 2002). Consequentemente, na maior parte do território brasileiro, que se encontra entre o trópico de Capricórnio e a linha do Equador, assim como na região aqui analisada entre Minas Gerais e Espírito Santo, verifica-se a mesma tendência a proporções elevadas. De fato, a maioria das vegetações neotropicais modernas apresentam pEs superiores a 70%, em contraste, por exemplo, com as localidades extra-tropicais em ambos os hemisférios, cujas vegetações têm, no geral, menos do que 60% da composição de espécies com margens lisas (Wolfe, 1995; Kowalski, 2002; Adams *et al.*, 2008; Hinojosa *et al.*, 2010).

Esta incidência de altos valores de pE está de acordo com a tendência verificada em outros estudos para tipos similares de vegetações tropicais sul-americanas (florestas ombrófilas, semidecíduas a decíduas, de terras baixas a montanas, independentemente do domínio fitogeográfico). Por exemplo, Greogory-Wodzicki (2000b) obteve pEs entre 0,60–0,77 para florestas semidecíduas a decíduas de terras baixas sobre clima tropical sazonalmente seco na Bolívia, enquanto que Kowalski (2002) contou valores entre 0,86–0,94 para florestas tropicais úmidas de terras baixas, ombrófilas a de terra firme (no norte do Brasil, Equador, Peru, Guiana, e Venezuela) e entre 0,62–0,95 para florestas pluviais, úmidas ou semidecíduas, pré-montanas a montanas (no sudeste do Brasil, Bolívia, Colômbia, Equador e Venezuela). Similarmente, Kowalski (2002) também verificou altos índices (0,81–0,86) no Cerrado e Pantanal brasileiros (florestas decíduas e inundáveis) e de savana na Venezuela (*tall woody savanna*).

Entre as localidades sul-americanas já analisadas, valores de pE próximos ou inferiores a 0,60 foram obtidos em vegetações de latitudes mais altas sob clima temperado, tais como as florestas úmidas, mediterrânicas a esclerófilas no Chile (Aizen e Ezcurra, 2008; Hinojosa *et al.*, 2010) ou formações abertas em altitudes elevadas, sob clima tropical de savana a seco, como *scrublands* e *Páramos* nos planaltos andinos da Bolívia (Gregory-Wodzicki, 2000b), (Fig. 6.3).

Dentro do presente conjunto de dados de Minas Gerais e Espírito Santo não foram detectadas, pelo menos em termos de pE, diferenças significativas entre florestas ombrófilas e semidecíduas, de baixa ou de elevada altitude, ou quanto ao domínio fitogeográfico predominante (Mata Atlântica ou Cerrado) no qual a localidade está inserida (Tab. 6.4).

Tabela 6.4. Ordenação das localidades pela proporção de espécies de margem foliar lisa (pE) em relação à altitude, MAT, tipo climático, vegetação e domínio fitogeográfico.

Local	Cl. Altit.	MAT (°C)	Clima	Vegetação	Domínio	pE
Bom*	BM	19,6	Cwb	S	Atl.	0,9500
Bra	SM	22,9	Aw	S	Atl.	0,8678
Sbr	SM/BM	20,5	Cwa	S	Atl./Cer.	0,8674
Aim	TB	24,6	Aw	S	Atl.	0,8622
Sps	SM	22,5	Aw	S	Atl.	0,8598
Dom	BM	22,1	Aw	S	Cer./Atl.	0,8526
Imd	SM/BM	21,8	Aw	S	Atl.	0,8497
Pos	SM	22,2	Aw	S	Cer./Atl.	0,8439
Rdo	SM	22,5	Aw	S	Atl.	0,8400
Ctl	TB	23,5	Aw	O	Atl.	0,8370
Vir	SM	24,4	Aw	S	Atl./Cer.	0,8333
Lem	BM	21,2	Aw	S	Cer./Atl.	0,8333
Mri	TB	22,7	Aw	S	Atl.	0,8278
Mrn	BM	20,9	Cwa	S	Atl./Cer.	0,8211
Gov	TB	24,5	Aw	S	Atl.	0,8205
Cng	SM	20,8	Cwa	S	Atl.	0,8175
Max	TB	24,3	Aw	S	Atl.	0,7861
Con*	SM	23,7	Aw	S	Cer.	0,7700

Localidades ordenadas em ordem decrescente de pE (em destaque). **Cl. Altit.** = classes de altitude: TB = terras baixas (até 300 m), SM = submontana (300–700 m), BM = baixo-montana (700–1.100 m). **Clima:** Aw = tropical seco tipo savana, Cwa = temperado com inverno seco e verão muito quente, Cwb = temperado com inverno seco e verão quente. **Vegetação:** O = ombrófila, S = semidecídua. **Domínio:** Atl = Mata Atlântica, Cer = Cerrado. Em **negrito**, localidades com altitude mais elevada (610–890 m) e MAT ≤ 22,1°C. Ver Tab. 6.3 para nome completo das localidades. (*) dados de Kowalski (2002).

Quando as localidades são ordenadas decrescentemente quanto a pE, não se verifica uma relação também decrescente entre este valor e as outras variáveis numéricas (altitude, MAT ou mesmo MAP), bem como não emerge um padrão de distribuição dos tipos climáticos ou tipos de vegetação (Tab. 6.4).

Presente conjunto de dados. Ao se analisar de maneira isolada o conjunto proveniente de Minas Gerais e Espírito Santo (Fig. 6.4), não se verificou uma relação positiva entre as variáveis MAT e pE, como se é esperado neste tipo de análise da margem foliar e como vem sendo observado em conjuntos de dados anteriores sul-americanos (Gregory-Wodzicki, 2000b; Kowalski, 2002; Aizen e Ezcurra, 2008; Hinojosa *et al.*, 2010).

Analisando-se os dados ordenados pela temperatura, em um dos extremos estão os cinco locais “mais quentes” com valores acima da média de MAT, 22,5°C (Fig. 6.4), dos quais apenas um, Aimorés, correspondeu a um pE (0,86) que superou o valor médio (0,84). Da mesma forma, em Conquista e Machacalis foram observadas as menores proporções de folhas com margens inteiras de todo o conjunto (0,77 e 0,78, respectivamente, Fig. 6.4). Na outra ponta, dois dos cinco locais “mais frios” tiveram pEs acima da média (Bom Sucesso e Santa Bárbara, 0,95 e 0,87) e que representam, junto com Braúnas, os máximos observados para pE em todas as amostras (Fig. 6.4).

Tomando-se como exemplo a ordenação por altitude, se considerarmos os seis pontos mais baixos (com altitude média de 222 m), verifica-se que aqui coincidem os locais mais quentes de todo o conjunto, com MAT média de 24°C. Entretanto, o valor médio de pE para este agrupamento está em 0,83, apenas próximo, mas ainda inferior à média total de pE (0,84). Por outro lado, o agrupamento com os seis locais mais altos (758 m em média) e MAT média de

21°C apresentou pE médio (0,86) acima do pE médio total (Fig. 6.4), mesmo que apenas ligeiramente.

Calculando-se a reta de regressão linear que melhor se ajusta àqueles pontos de dados através do método dos mínimos quadrados, obteve-se um valor negativo para sua inclinação (-20,284) e um valor de interceptação bem superior (+39,546, Fig. 6.4) em comparação ao observado nas equações de modelos prévios (Tab. 6.1). À primeira vista, isto significou que, pelo menos segundo a tendência linear para este conjunto específico de dados, quanto maior o valor da variável explicativa (pE) menor seria o valor da variável explicada ou dependente (MAT), caracterizando uma relação inversamente proporcional (negativa), o que diverge dos modelos previamente publicados. Entretanto, o valor do coeficiente de determinação desta reta regressiva gerada é bem mais próximo de zero ($R^2 = 0,262$, Fig. 6.4) do que o dos modelos conhecidos (Tab. 6.1), o que permite interpretar que apenas uma pequena proporção da variância de Y neste conjunto de dados pôde ser atribuída à variância em X.

Esta relação inversa entre MAT e pE nos locais de Minas Gerais e Espírito Santo pode ser explicada como um artefato que resulta, independentemente ou em combinação, dos seguintes atributos do conjunto restrito de dados amostrados: (1) estreita amplitude latitudinal, (2) pequena variação climática, mesmo considerando-se que a temperatura é influenciada pela altitude, (3) proximidade florística entre os tipos de vegetação considerados, contribuindo para a pequena variação relativa observada em pE, além da (4) ausência de localidades com valores de temperatura e pEs suficientemente contrastantes (pontos extremos ausentes).

Apenas uma estreita faixa latitudinal de 6° foi coberta, bem menor se comparada aos outros conjuntos, por exemplo, TSA e SA (Tab. 6.1) em escala continental (30–60°, Kowalski, 2002) ou mesmo o conjunto restrito ao Chile (32°–46°, Hinojosa *et al.*, 2010). Como consequência, o gradiente de MAT também foi pequeno, de apenas 4°C (24,6–20,5°C), mesmo levando-se em consideração a variação da altitude.

As localidades podem ser consideradas climaticamente muito próximas já que, em ambos os tipos climáticos dominantes na área de estudo (tropical seco de savana, Aw, que inclui a maioria dos pontos, e temperado com inverno seco, Cw), os locais apresentaram marcada sazonalidade (estação seca longa: 4–6 meses) e precipitações médias muito baixas durante os meses de inverno (junho a agosto, PJA $\leq$ 21 mm), (Tab. 6.2).

De acordo com Peel *et al.* (2007), o critério térmico de diferenciação climática se faz pela temperatura média do mês mais frio, julho (TJul), que quando superior ou igual a 18°C, é considerado tropical, ou entre 0 e 18°C, temperado. A maioria das localidades tem valores de TJul superiores (de Aimorés até Leme do Prado), enquanto que outras três localidades (Mariana, Carangola e Santa Bárbara) classificadas como temperadas, têm TJul muito próximas do limite superior (17°C), (Tab. 6.2), significando que, pelo menos para este critério, podem ser consideradas como transições para o clima tropical (Aw). Por este motivo, corresponderiam mais apropriadamente ao termo subtropical. Castelo e Machacalis foram as únicas localidades que destoaram do conjunto tropical savânico justamente por apresentarem uma estação seca mais curta (de 1 a 2.6 meses) e PJA mais altos, de 42 e 47 mm respectivamente (Tab. 6.2). Mesmo assim, elas não apresentaram um valor suficientemente alto de precipitação média entre os meses mais secos a ponto de serem incluídas no clima tropical úmido (de floresta

pluvial, $PJA \geq 60$ mm) ou tropical de monção ($PJA \geq 100 - MAP/25$), segundo critérios em Peel *et al.* (2007). Aparentemente, a relativa uniformidade climática entre as localidades florísticas poderia estar “impressa” nas proporções de margens lisas.

As florestas ombrófilas e semidecíduas amostradas nas bacias hidrográficas da porção leste do estado de Minas Gerais não revelaram grandes diferenças entre si em termos de proporção da margem foliar (pE). Isto poderia ser esperado se considerado que a diferenciação entre tais florestas dá-se pela duração da estação seca e regime pluviométrico (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), parâmetros climáticos que não variaram muito entre as localidades avaliadas (Tab. 6.2). Além disso, estes dois tipos de vegetação atlântica são geralmente tratados como um contínuo de distribuição de espécies muito mais do que grupos discretos (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), contribuindo para a pouca variação de pE e da fisionomia entre ambos.

Possivelmente a baixa variação em pE (de $\approx 0,08$ apenas entre as amostras aqui analisadas, e de 0,18 quando incluídas as de Kowalski, 2002, Tab. 6.4) e a ausência de pontos extremos de “ancoragem” da regressão (localidades com valores associados de MAT e pE suficientemente contrastantes) é que moldaram o declive negativo e o alto valor positivo de intercepção da reta regressiva neste conjunto particular de dados.

Nos modelos sul-americanos prévios (Gregory-Wodzicki, 2000b; Kowalski, 2002; Aizen e Ezcurra, 2008; Hinojosa *et al.*, 2010) foram incluídos pontos com pE e MAT baixos o bastante (tais como vegetações de páramo, *scrublands*, florestas temperadas, esclerófilas a mediterrânicas, situadas em altas latitudes e/ou regiões montanhosas, consequentemente com MAT inferior a 16°C) que contrastaram com os pontos mais superiores (geralmente

exemplificados pelas florestas tropicais úmidas), permitindo a profunda inclinação positiva entre as variáveis relacionadas, além dos baixos valores de interceptação-Y.

Similarmente, ao restringir o teste às trinta localidades modernas avaliadas em seu estudo e limitadas à região tropical da América do Sul, Kowalski (2002) também notou que não foram incluídas floras com baixa proporção de pE, mas que não necessariamente teriam sido eliminadas aquelas com MAT moderadamente baixo, o que proporcionou um efeito parecido ao reportado aqui, embora de menor intensidade, resultando-se em uma inclinação suave para a reta regressiva, além de um alto valor de interceptação em comparação aos outros modelos.

O presente conjunto de dados no contexto dos modelos sul-americanos. Se analisado como parte integrante dos modelos de pE-MAT prévios, nota-se que os pontos decorrentes das localidades de Minas Gerais e Espírito Santo estão situados no quadrante superior e à direita do gráfico que sinaliza a reta de regressão daquelas variáveis para a América do Sul (Fig. 6.5). Dentro deste contexto, quando são incluídos pontos extremos de “âncoragem”, que são contrastantes, oferecidos pelos modelos publicados (TSA e SA), a seção representada pelo conjunto aqui analisado se integra satisfatoriamente à tendência regressiva, ajustando-se à inclinação das retas anteriormente observadas (Kowalski, 2002, Hinojosa *et al.*, 2010), (Fig. 6.5).

Habilidade de predição e erro dos modelos. Cada um dos quatro modelos testados (Tab. 6.1) forneceu resultados variáveis, mas alguns padrões foram notados. Em linhas gerais, os modelos 1 e 2 tenderam para o mesmo tipo e intensidade de erro, assim como, à sua maneira, os modelos 3 e 4 (Tab. 6.5).

Estimativas de MAT dentro do limite do erro padrão publicado (SE) foram geradas em apenas 16–22% das localidades testadas pelos modelos 1 e 2, em contraste com 88–94% dos

loais estimados pelos modelos 3 e 4 (Tab. 6.5). Esta medida baseada na magnitude do SE da equação indica que os modelos 3 e 4 foram os mais aptos em prever com acurácia o maior número de localidades florísticas, mesmo apresentando os maiores valores de SE (Tab. 6.5). Mais de 77% de todas as estimativas geradas pelas equações 3 e 4 tiveram erros absolutos menores que $\pm 2^{\circ}\text{C}$, valor que corresponde ao SE do modelo 1 e também ao valor proposto por Wilf (1997) como erro padrão mínimo quando o SE original está abaixo disto.

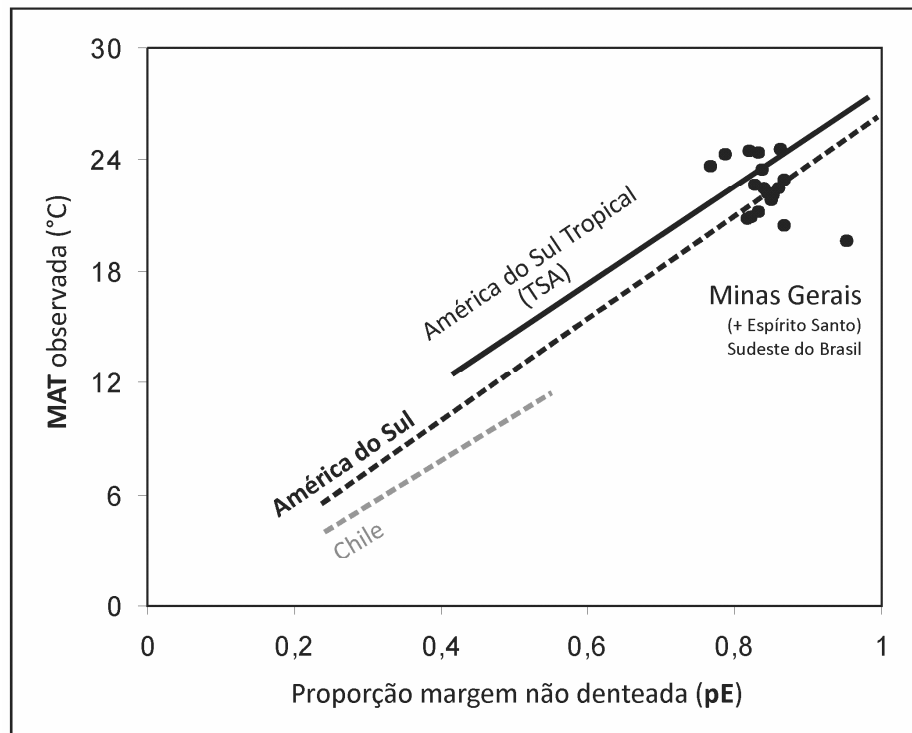


Figura 6.5. Relações entre MAT e pE com a reta regressiva para os diferentes conjuntos de dados: América do Sul tropical (TSA, incluindo dados de Wilf, 1997, Gregory-Wodzicki, 2000b, e Kowalski, 2002), América do Sul (SA, incluindo dados do Chile + TSA, de Hinojosa *et al.*, 2010) e presente estudo (Minas Gerais e Espírito Santo).

Considerando-se quantidades absolutas de erro (sem se descontar o SE), as equações 1 e 2 produziram erros médios bem superiores (3,8 e 4,1°C) àqueles das equações 3 e 4 (0,7 e 0,8°C), enquanto que as amplitudes variaram de 0,4–10,4, e de -2,5–6,5, respectivamente. As

equações 1 e 2 geraram somente superestimativas, ao passo que as equações 3 e 4 geraram, ao mesmo tempo, sub e superestimativas (Tab. 6.5).

Tabela 6.5. Estimativas de MAT aplicando-se o pE das localidades modernas nas equações selecionadas e quantidade absoluta de erro em comparação com os valores de MAT observados.

Localidade florística (18 localidades)	MAT observada (°C)	MAT estimada [diferença] (°C)			
		(1) AMER	(2) BOL/PER	(3) TSA	(4) SA
Aimorés	24,6	<u>26,9</u> [2,3]	<u>27,2</u> [2,6]	23,8 [-0,8]	23,7 [-0,9]
Governador Valadares	24,5	25,7 [1,2]	26,0 [1,5]	22,8 [-1,7]	22,7 [-1,8]
Virgem da Lapa	24,4	26,1 [1,7]	<u>26,3</u> [1,9]	23,1 [-1,3]	23,0 [-1,4]
Machacalis	24,3	24,7 [0,4]	24,8 [0,5]	22,0 [-2,3]	21,8 [-2,5]
Conquista	23,7	24,1 [0,4]	24,2 [0,5]	21,6 [-2,1]	21,2 [-2,4]
Castelo	23,5	<u>26,2</u> [2,7]	<u>26,4</u> [2,9]	23,2 [-0,3]	23,1 [-0,4]
Braúnas/Joanésia	22,9	<u>27,1</u> [4,2]	<u>27,4</u> [4,5]	23,9 [1,0]	23,9 [1,0]
Mirai	22,7	<u>25,9</u> [3,2]	<u>26,1</u> [3,4]	23,0 [0,3]	22,9 [0,2]
São Pedro do Suaçuí	22,5	<u>26,8</u> [4,3]	<u>27,1</u> [4,6]	23,7 [1,2]	23,7 [1,2]
Rio Doce	22,5	<u>26,3</u> [3,8]	<u>26,5</u> [4,0]	23,3 [0,8]	23,2 [0,7]
Posses	22,2	<u>26,4</u> [4,2]	<u>26,7</u> [4,5]	23,4 [1,2]	23,3 [1,1]
Chapada de S. Domingos	22,1	<u>26,6</u> [4,5]	<u>27,0</u> [4,9]	23,6 [1,5]	23,5 [1,4]
Itambé do Mato Dentro	21,8	<u>26,5</u> [4,7]	<u>26,8</u> [5,0]	23,5 [1,7]	23,4 [1,6]
Leme do Prado	21,2	<u>26,1</u> [4,9]	<u>26,3</u> [5,1]	23,1 [1,9]	23,0 [1,8]
Mariana	20,9	<u>25,7</u> [4,8]	<u>26,0</u> [5,1]	22,8 [1,9]	22,7 [1,8]
Carangola	20,8	<u>25,6</u> [4,8]	<u>25,8</u> [5,0]	22,7 [1,9]	22,6 [1,8]
Santa Bárbara	20,5	<u>27,0</u> [6,5]	<u>27,4</u> [6,9]	23,9 [3,4]	<u>23,9</u> [3,4]
Bom Sucesso/Rio Grande	19,6	<u>29,4</u> [9,8]	<u>30,0</u> [10,4]	<u>25,9</u> [6,3]	<u>26,1</u> [6,5]
Erro padrão (SE) da equação (°C)		± 2,0	± 1,6	± 3,5	± 2,8
Nº de estimativas dentro do SE (em 18 locais)		4	3	17	16
Quantidade absoluta de erro (°C) produzido por equação	Amplitude	0,4 – 9,8	0,5 – 10,4	-2,3 – 6,3	-2,5 – 6,5
	Média	3,8	4,1	0,8	0,7
	Mediana	4,2	4,5	1,1	1,05

[diferença] = em °C, entre o valor de MAT estimado e aquele observado na localidade por dados meteorológicos sem descontar o SE; Diferenças que excedem o SE estão em **negrito**.

(1), (2), (3), e (4) = equações dos modelos selecionados (Tab. 6.1) para o teste de aplicabilidade;

Também em **negrito**, localidades com altitude elevada (610–890 m) e MAT ≤ 22°C (Tab. 6.2);

Estimativas de MAT em **negrito** mais sublinhado correspondem aos valores que ultrapassaram o limite do erro padrão da equação (SE). Especificamente nestes casos, os valores foram apenas superestimados (positivos). Ver Fig. 6.6 com o gráfico de quantidade de erro entre MAT observada e estimada do modelo 4 (SA).

Visando comparações consistentes, delimitou-se como acurácia aceitável para todas as equações preditivas um erro padrão de ± 3°C, conforme recomendado por Burnham *et al.* (2005) e Greenwood (2007). Todos os quatro modelos foram capazes de estimar corretamente

as temperaturas apenas para o subconjunto composto pelas seis localidades “mais quentes” (de Castelo a Aimorés, $\text{MAT} \geq 23^{\circ}\text{C}$ e altitude de 300 m em média, Tab. 6.5). Nestes casos, pelas equações 1 e 2 foram geradas superestimativas (erros entre 0,4 e 2,9) enquanto que as equações 3 e 4 subestimaram as temperaturas (entre -0,8 e -2,5), (Tab. 6.5). Levando-se em conta estritamente o valor publicado do SE para cada equação (Tab. 6.5), cai para a metade o número de localidades daquele subconjunto cuja MAT foi estimada corretamente por todos os modelos (apenas Governador Valadares, Machacalis e Conquista), devido aos intervalos mais rígidos de SE nos modelos 1 e 2 (Tab. 6.5).

Já o subconjunto formado pelas localidades com MAT inferior a 23°C e altitude de 575 m em média (de Braúnas/Joanésia a Bom Sucesso, incluindo-se o grupo das localidades mais altas entre 610–890 m e $\text{MAT} \leq 22^{\circ}\text{C}$) teve todas as suas temperaturas superestimadas em $1,2\text{--}7,8^{\circ}\text{C}$ pela equação 1, e em $1,8\text{--}8,8^{\circ}\text{C}$ pela equação 2, (Tab. 6.5), já descontados os respectivos SEs. Para estas equações, observa-se que a quantidade de erro das superestimativas aumentou progressivamente conforme diminuía a MAT dos locais, atingindo erros máximos nas duas localidades mais frias, Santa Bárbara e Bom Sucesso (Tab. 6.5). As equações 3 e 4, por sua vez, geraram erros positivos para este subconjunto, porém menores e sistematicamente dentro do SE, com exceção das duas localidades mais frias (Tab. 6.5).

A Figura 6.6 ilustra graficamente os resultados gerados pelo modelo 4, comparando-se as MATs previstas versus MATs observadas pelas estações meteorológicas. A disposição dos pontos em relação à linha diagonal é que permite medir a aptidão do modelo. Observa-se que os pontos abaixo da linha diagonal representam o subconjunto das seis localidades mais quentes ($\text{MAT} \geq 23^{\circ}\text{C}$) com temperaturas subestimadas, e acima dela, o restante das localidades

com temperaturas superestimadas. 88% das localidades tiveram suas temperaturas previstas com acurácia, ou seja, sem exceder o erro padrão do modelo (aqui representado pela sombra cinza) e coincidentemente, todas elas representam os locais com MAT observada acima de 20,5°C (localidades quentes). Os dois pontos mais afastados, fora dos limites do SE, correspondem às duas localidades mais frias do conjunto, com MAT inferior a 20,5°C (Fig. 6.6).

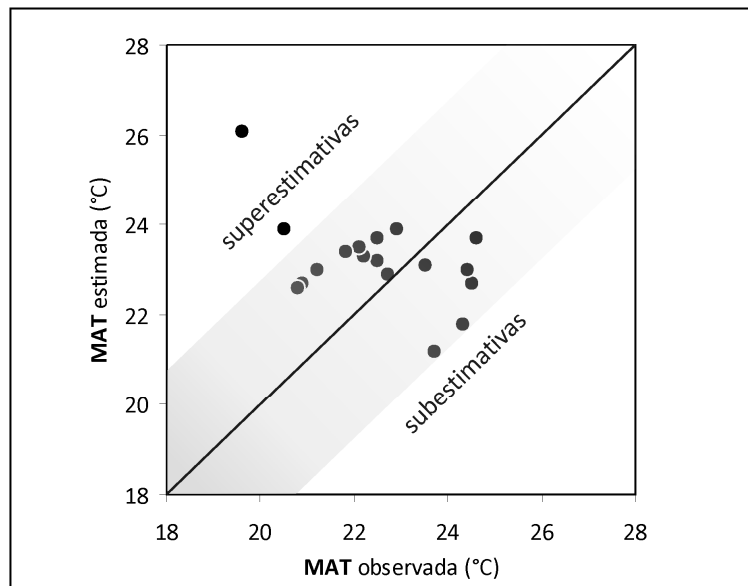


Figura 6.6. Resultados da aplicação (aptidão) da equação 4 (modelo SA de Hinojosa *et al.*, 2010) nas localidades aqui testadas (18 locais). Cada ponto marca os respectivos valores de MAT previsto versus MAT observada. A linha diagonal sinaliza o quanto a estimativa está próxima do valor real, e se é negativa ou positiva. A sombra cinza delimita o valor do erro padrão ($SE = \pm 2,8^{\circ}C$).

Localidades elevadas e mais frias. Esta mesma inabilidade dos modelos de regressão linear simples em estimar as temperaturas de localidades com MAT inferior a 21°C já havia sido notada por Kowalski (2002), em seu teste com localidades tropicais sul-americanas. Segundo a mesma autora, as razões para esta incapacidade são provavelmente muitas e não completamente compreendidas.

Embora não tenha testado a hipótese, Kowalski (2002) sugeriu como uma daquelas razões, que a alta proporção de espécies com folhas de margens lisas nas localidades mais frias testadas poderia ser devido à presença incomum de um grande número de linhagens obrigatoriamente com margens não denteadas, ocasionando as superestimativas de temperaturas. No presente estudo com as localidades de Minas Gerais e Espírito Santo foi avaliado se as referidas linhagens estavam suficientemente representadas nas amostras a ponto de influenciar as estimativas de MAT.

Representatividade das famílias dominantes por amostra. O ranking por local das cinco primeiras famílias de angiospermas “dicotiledôneas” com o maior número de espécies arbóreas foi relativamente o mesmo entre todas as localidades florísticas, sendo formado por um grupo restrito a oito linhagens: Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Rubiaceae, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Moraceae e Bignoniaceae. Indubitavelmente, Fabaceae foi a mais diversa, e junto com Myrtaceae, esteve presente em todas as localidades (Tab. 6.3).

Isto está de acordo com o panorama da diversidade da flora angiospérmica brasileira no qual cinco daquelas famílias citadas compõem também o conjunto das dez mais diversificadas (Fabaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Myrtaceae e Euphorbiaceae, em ordem decrescente de riqueza de espécies), que por sua vez concentra quase metade de toda a diversidade e endemismos encontrados no país (Forzza *et al.*, 2010). Particularmente, Myrtaceae ocupa posição de destaque na Mata Atlântica por estar entre as famílias mais diversas apenas nesse domínio fitogeográfico (Stehmann *et al.*, 2009), além de Fabaceae, Melastomataceae e Rubiaceae, que também são ricamente diversas tanto na Mata Atlântica quanto no Cerrado e Floresta Amazônica (Forzza *et al.*, 2010).

O ranking das famílias mais diversas (Tab. 6.3) e os gêneros mais ricos (Apêndice 3, Volume II) das localidades aqui analisadas confirmam o padrão de diferenciação florística descrito por Oliveira-Filho e Fontes (2000) para as florestas atlânticas do sudeste brasileiro, no qual florestas ombrófilas e semidecíduas, ambas são dominadas por: Fabaceae (especialmente os gêneros *Inga* e *Machaerium*), Myrtaceae (*Eugenia* e *Myrcia*), Rubiaceae, Lauraceae (*Ocotea*), Melastomataceae (*Leandra* e *Miconia*) e Euphorbiaceae. A principal diferença entre aquelas vegetações é a ordem em que as famílias aparecem no ranking: Myrtaceae (na primeira posição, seguida de Fabaceae) e Melastomataceae (na terceira) lideram a diversidade nas florestas ombrófilas (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), o que difere ligeiramente do observado no atual estudo que amostrou predominantemente florestas semidecíduas, geralmente dominadas por Fabaceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Lauraceae (Tab. 6.3), nesta ordem.

Somando-se as quantidades de espécies das 5 famílias mais diversas (Top5) obteve-se a proporção por localidade (p5) em relação ao total amostrado quanto à margem foliar. A representatividade daquelas espécies oscilou de 38% até quase metade da amostra (49%), com uma proporção média de 43% (Tab. 6.3). Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae, e dependendo da localidade, Rubiaceae, geralmente foram as famílias que mais contribuíram com espécies (Apêndice 3, Volume II). Juntas (FMLR), elas representaram de 27 até 43% do total avaliado por localidade, uma proporção média de 38% por amostra (Tab. 6.6). Com uma única exceção entre as leguminosas, todas as outras espécies de Fabaceae (127), Myrtaceae (83), Lauraceae (50) e Rubiaceae (41) tiveram suas margens foliares classificadas como não denteadas. Somadas, estas quatro únicas famílias concentraram 37% da diversidade total aqui analisada (301 das 817 espécies distribuídas em 82 famílias, Apêndice 3, Volume II).

Certas famílias e gêneros de plantas parecem de fato apresentar uma variação morfológica condicionada à MAT, como parece ser o caso de *Prunus* (Rosaceae) e *Quercus* (Fagaceae), por exemplo, (Kowalski, 2002). Espécies de *Prunus* hoje são frequentemente serreadas em áreas temperadas, mas apresentam margens lisas em áreas tropicais e subtropicais, como *P. brasiliensis* e *P. myrtifolia* (ambas nativas do Cerrado e Mata Atlântica do Brasil, Kiyama e Bianchini, 2002). Entretanto, a morfologia da margem foliar de outros grupos taxonômicos parece ser fixa, filogeneticamente conservada independentemente das condições ambientais (Jordan, 1997). Este é caso das espécies neotropicais de Lauraceae, Myrtaceae e Rubiaceae, todas com margens lisas (van der Werff, 1991; Landrum e Kawasaki, 1997; Zappi, 2010). Embora se presuma que nestas famílias a margem inteira seja um atributo filogenético, com base em sua presença necessariamente em todas as espécies modernas conhecidas, não sabemos se no passado, outros estados desta característica evoluíram em alguma linhagem ancestral. Por exemplo, através de dados epidérmicos consistentes, Carpenter *et al.* (2007) demonstraram a existência durante o início do Eoceno da Tasmânia, de uma espécie estuarina de Lauraceae portadora de margem serreada. Dentes foliares são desconhecidos nas Lauraceae modernas, embora dentes do tipo monimioide ocorram amplamente em outras Laurales, representando uma sinapomorfia da ordem (Carpenter *et al.*, 2007). Então, eles advertem que, durante a análise taxonômica e paleoclimatológica de folhas de ambientes passados, deve-se esperar fenótipos incomuns que não necessariamente possuem equivalentes modernos.

Na mesma tendência, todas as leguminosas neotropicais de “Caesalpinioideae” e Mimosoideae são estritamente de margens lisas. Papilionoideae é a única subfamília nos Neotrópicos com espécies lisas e espécies denteadas (Klitgaard e Lewis, 2010). Por exemplo,

Zollernia ilicifolia, nativa da Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica do Brasil, que ocorre na localidade de Rio Doce (Apêndice 3, Volume II) é conspicuamente denteada (Mansano *et al.*, 2004). A própria distribuição desta Papilionoideae em clima tropical a subtropical (especialmente vinculada a florestas atlânticas ombrófilas de baixa altitude no sudeste do Brasil, Oliveira-Filho e Fontes, 2000) contraria as expectativas sobre a associação entre dentes e climas frios (temperados), sugerindo que ela pode estar mais relacionada à disponibilidade hídrica do solo, similar ao que foi notado por Royer *et al.* (2009) sobre a distribuição ecológica de plantas denteadas em florestas subtropicais da Austrália. Entretanto, além da Mata Atlântica, *Z. ilicifolia* ocorre também na Caatinga e no Cerrado, em clima semi-árido a tropical seco. Mais estudos poderiam investigar se há uma maior associação dela aos ambientes com substrato encharcado (como os ripários) mesmo estando em domínios com restrições hídricas.

O restante das famílias mais diversas (p5) nas amostras, Euphorbiaceae, Melastomataceae, Moraceae e Bignoniaceae apresentaram quantidades variáveis de espécies lisas e denteadas (Apêndice 3). Embora aqui se considere que suas morfologias foliares possam responder à temperatura (como se supõe ser em Rosaceae, Kowalski, 2002), mais investigações seriam necessárias para confirmar inclusive se não são características filogeneticamente mantidas e não influenciadas pelo ambiente. Por exemplo, em linhagens basais de Malvaceae *s.l.* (Byttenerioideae, Grewioideae, Sterculioideae, etc.) a condição da margem foliar parece não estar relacionada à MAT já que muitas de suas espécies portam dentes foliares mesmo estando distribuídas predominantemente em clima tropical seco (Burnham e Tonkovich, 2011).

Conforme aqui investigado, há então um número considerável de espécies que pertencem a linhagens obrigatoriamente de margens lisas em todas as amostras avaliadas, não

havendo diferenças significativas nesta composição relativa entre as localidades baixas-quentes e altas-frias (Tabs. 6.3 e 6.6). Em teoria, através da análise da margem foliar, pode-se prever a temperatura ao se captar o sinal ambiental refletido pela proporção de margens foliares em amostras florísticas independentemente da filogenia. Então, reduzir ou remover da análise os dados que proporcionam sinais não ambientais pode ser uma medida razoável já que os mesmos podem alterar as reconstruções de temperaturas (Burnham e Tonkovich, 2011).

Efeito das linhagens FMLR sobre pE e MAT estimadas. Ao se remover das amostras as espécies de Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae e Rubiaceae (FMLR, cuja margem foliar deve ser filogeneticamente mantida e presumivelmente não controlada pelo ambiente), os valores de pE reduziram em média 0,1, variando de 0,66 a 0,78 nas localidades (pE médio = 0,74), (Tab. 6.6).

Como consequência, ao se aplicarem os valores de pE sem FMLR nas equações preditivas 1 e 4, as estimativas recuaram em média -2,8°C para o Modelo 1 (amplitude de -3,5 a -1,7°C) e em média -2,5°C para o Modelo 4 (-3,2 a -1,5 °C), (Tab. 6.7), em relação ao estimado anteriormente. A magnitude desta redução foi relativamente próxima para ambos os modelos aplicados, tanto na amplitude quanto no valor médio, porque a proporção de FMLR, cerca de 30–40% da diversidade total das amostras (Tab. 6.6) também foi relativamente similar entre todos os locais independentemente de outras variáveis, como altitude ou MAT registrada.

A redução das estimativas influenciou “diferentemente” os dois modelos testados, uma vez que as novas temperaturas previstas aproximaram-se ou se afastaram da MAT observada, afetando desigualmente a habilidade preditiva deles.

Tabela 6.6. Proporção de espécies com margens lisa antes (pE) e depois de serem excluídas as famílias obrigatoriamente de margens não denteadas (pE sem FMLR, coluna em destaque) e com alta representatividade de espécies por amostra.

Local	Nº aval.	FMLR	Prop (%)	pE	pE (sem FMLR)
Aim	196	79	40	0,8622	0,7692
Gov	156	51	33	0,8205	0,7333
Vir	126	52	41	0,8333	0,7162
Max	173	63	36	0,7861	0,6636
Con*	124	?	?	0,7661	?
Ctl	227	81	36	0,8370	0,7465
Bra	174	73	42	0,8678	0,7722
Mri	244	98	40	0,8278	0,7123
Sps	157	67	43	0,8598	0,7555
Rdo	300	81	27	0,8400	0,7808
Pos	205	84	41	0,8439	0,7355
Dom	190	74	39	0,8526	0,7586
Imd	193	79	41	0,8497	0,7456
Lem	222	82	37	0,8333	0,7357
Mrn	274	97	35	0,8211	0,7231
Cng	263	89	34	0,8175	0,7241
Sbr	166	64	38	0,8674	0,7843
Bom*	41	?	?	0,9512	?
Média:	191	76	38	0,8409	0,7410

Nº aval. = número de espécies avaliadas quanto à presença/ ausência de dentes foliares. **FMLR** = Soma das espécies de Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae e Rubiaceae. **Prop (%)** = Proporção ou representatividade de FMLR na amostra avaliada. Em **negrito**, as localidades mais elevadas. (*) dados de Kowalski (2002). (?) dados não avaliados.

O Modelo 1 (Américas, Wilf, 1997), por exemplo, foi aquele que teve sua aptidão aprimorada, já que erros absolutos menores foram gerados para a maioria das localidades, reduzindo-se o erro médio de 3,8 para 0,8°C, seguido pelo aumento das estimativas dentro do SE de 4 para 11 (Tab. 6.7). As localidades que tiveram valores não esperados de pE (em relação a sua MAT) e que por isso representaram extremos daqueles gradientes, foram justamente as que apresentaram as maiores discrepâncias durante a predição de temperatura. Por exemplo, em Machacalis, um dos seis locais mais quentes, foi verificada a mais baixa pE sem FMLR (Tab. 6.6). Isto significa que a proporção de espécies denteadas, que ali já era uma das mais altas (0,21), ficou ainda maior (0,34), gerando-se uma subestimativa de -3,1°C (Tab. 6.6).

Tabela 6.7. Estimativas de MAT geradas pelos modelos 1 e 4 aplicando-se o pE das localidades modernas incluindo (c/ FMLR) ou não (s/ FMLR) as famílias obrigatoriamente de margens lisas com alta representatividade de espécies, e comparações entre as quantidades absolutas de erro.

Local	MAT observada (°C)	MAT estimada [diferença] (°C)			
		Modelo Américas (1)		Modelo SA (4)	
		c/ FMLR	s/ FMLR	c/ FMLR	s/ FMLR
Aim	24,6	<u>26,9</u> [2,3]	24,2 [-0,4]	23,7 [-0,9]	<u>21,3</u> [-3,3]
Gov	24,5	25,7 [1,2]	23,2 [-1,3]	22,7 [-1,8]	<u>20,4</u> [-4,1]
Vir	24,4	26,1 [1,7]	22,7 [-1,7]	23,0 [-1,4]	<u>19,9</u> [-4,4]
Max	24,3	24,7 [0,4]	<u>21,2</u> [-3,1]	21,8 [-2,5]	<u>18,6</u> [-5,7]
Con*	23,7	24,1 [0,4]	?	21,2 [-2,4]	?
Ctl	23,5	<u>26,2</u> [2,7]	23,6 [0,1]	23,1 [-0,4]	20,7 [-2,7]
Bra	22,9	<u>27,1</u> [4,2]	24,3 [1,4]	23,9 [1,0]	21,4 [-1,5]
Mri	22,7	<u>25,9</u> [3,2]	22,6 [-0,1]	22,9 [0,2]	19,8 [-2,8]
Sps	22,5	<u>26,8</u> [4,3]	23,8 [1,3]	23,7 [1,2]	21,0 [-1,5]
Rdo	22,5	<u>26,3</u> [3,8]	<u>24,6</u> [2,1]	23,2 [0,7]	21,6 [-0,9]
Pos	22,2	<u>26,4</u> [4,2]	23,3 [1,1]	23,3 [1,1]	20,4 [-1,7]
Dom	22,1	<u>26,6</u> [4,5]	23,9 [1,8]	23,5 [1,4]	21,0 [-1,0]
Imd	21,8	<u>26,5</u> [4,7]	23,6 [1,8]	23,4 [1,6]	20,7 [-1,1]
Lem	21,2	<u>26,1</u> [4,9]	<u>23,3</u> [2,1]	23,0 [1,8]	20,5 [-0,7]
Mrn	20,9	<u>25,7</u> [4,8]	22,9 [2,0]	22,7 [1,8]	20,1 [-0,8]
Cng	20,8	<u>25,6</u> [4,8]	<u>22,9</u> [2,1]	22,6 [1,8]	20,1 [-0,6]
Sbr	20,5	<u>27,0</u> [6,5]	<u>24,7</u> [4,2]	<u>23,9</u> [3,4]	21,7 [1,2]
Bom*	19,6	<u>29,4</u> [9,8]	?	<u>26,1</u> [6,5]	?
Erro padrão, SE (°C):		± 2,0		± 2,8	
Nº de estimativas no SE:		4	11	16	12
Quantidade absoluta de erro (°C)	Amplitude	0,4 – 9,8	-3,1 – 4,2	-2,5 – 6,5	-5,7 – 1,2
	Média	3,8	0,8	0,7	-2,0
	Mediana	4,2	1,4	1,05	-1,5

[diferença] = diferença entre a MAT estimada e a observada meteorologicamente. Diferenças além do SE estão em **negrito**. Equações dos modelos: **(1)** MAT (°C) = 28,60pE + 2,240 (Wilf, 1997); e **(4)** MAT (°C) = 26,03pE + 1,310 (Hinojosa *et al.*, 2010). FMLR = Soma das espécies de Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae e Rubiaceae. Estimativas de MAT em **negrito** mais sublinhado correspondem aos valores que ultrapassaram o limite do SE. Em **negrito**, as localidades mais altas. (*) dados de Kowalski (2002). (?) dados não avaliados.

Em Santa Bárbara, mesmo sendo a segunda localidade mais fria, foi constatada uma alta proporção de espécies lisas, resultando-se anteriormente em superestimativas de mais de 6,5°C pelas equações 1 e 2 (ver Tab. 6.5). Ao se remover FMLR de pE o valor superestimado foi reduzido (4,2°C), mas ainda permanecendo superior ao SE (Tab. 6.7).

O Modelo 4 (SA, Hinojosa *et al.*, 2010), por sua vez, teve no geral sua habilidade preditiva enfraquecida quando suprimidas das amostras as espécies de FMLR. O número de estimativas

que não excederam o SE caiu de 16 para 12, sendo gerado um número maior de subestimativas, especialmente entre as localidades mais quentes. Isto fez com que o erro médio se tornasse maior e negativo, de 0,7 para -2,0°C (Tab. 6.7).

Na perspectiva das seis localidades mais quentes, a remoção das linhagens de margens lisas (FMLR) fez o Modelo 4 produzir estimativas muito inferiores a MAT observada (Tab. 6.7) porque estes locais, como Governador Valadares e Machacalis, mesmo incluindo-se as linhagens FMLR, não foram os que necessariamente tiveram as maiores proporções de espécies lisas de todo o conjunto (Tab. 6.4), comportando-se como *outliers*. As estimativas dos locais mais frios, por sua vez, foram reduzidas e se aproximaram mais da MAT observada (Tab. 6.7) porque, diferentemente do esperado, eles apresentaram uma proporção muito elevada de margens lisas, como Chapada de São Domingos, Itambé do Mato Dentro e Santa Bárbara (Tab. 6.4).

Desta forma, a remoção das linhagens que estavam super representadas nas amostras (FMLR) teve efeito duplo em ambos os modelos analisados (1 e 4): ao mesmo tempo em que atenuou as superestimativas nas localidades mais frias, intensificou as subestimativas nas localidades mais quentes. Isto indica que este recurso para minimizar a influência de sinais não ambientais na LMA deve ser usado com cautela, avaliando-se antes seus efeitos com relação aos atributos de cada localidade.

Efeito da altitude elevada na fisionomia. Além das implicações filogenéticas nas predições da LMA, Kowalski (2002) aventou a possibilidade de que a fisionomia particular hoje observada em florestas de patamares altimétricos superiores estaria relacionada à combinação de grandes quantidades de precipitação (chuvas orográficas) com baixas temperaturas, o que levaria a um número desproporcional, e, portanto, não esperado, de espécies com margens lisas

em florestas montanas. Isto resultaria nas superestimativas de temperaturas daquelas localidades frias pela maioria dos modelos. Este contexto fisionômico atípico teria sido moldado pela recente história de elevação dos Andes ao norte da América do Sul (Kowalski, 2002).

Segundo a hipótese de Kowalski (2002), uma extensa e contínua paisagem tropical de terras baixas dominava o norte da América do Sul até o final do Oligoceno. Durante os 25 Ma seguintes, as condições climáticas passaram a mudar com o início da elevação dos Andes, alcançando-se o estado mais próximo do atual só no Plioceno, há apenas 4 milhões de anos atrás. Características morfológicas adaptadas a condições tropicais (como as margens foliares lisas) teriam evoluído nas linhagens existentes em resposta ao longo e homogêneo período climático anterior, enquanto que a ausência de áreas elevadas, com temperaturas menores, desencorajava a migração de elementos temperados. Assim, Kowalski (2002) considerou que possivelmente o curto intervalo de tempo desde o estabelecimento de ambientes altos e frios na porção noroeste da América do Sul não teria sido longo o suficiente para que uma significativa proporção de linhagens residentes tivesse evoluído em resposta à redução das temperaturas (desenvolvendo margens denteadas), ou que imigrantes temperados ali se estabelecessem.

A maioria das localidades frias analisadas no conjunto de dados de Kowalski (2002) situa-se nos Andes do Equador e da Venezuela, com altitudes superiores a 2.000 m, precipitação média anual acima de 1.400 mm e vegetações fisionomicamente muito similares às de florestas nebulares (*cloud forests*). Nos Andes, tais florestas apresentam limite mínimo altitudinal de 1.000 m, sendo ali comumente encontradas espécies com folhas menores, espessas, coriáceas e frequentemente de margens inteiras (Webster, 1995). No Brasil, florestas nebulares típicas,

também chamadas de florestas altomontanas, ocorrem especialmente nos conjuntos montanhosos e cordões de serras que se estendem pela borda atlântica, em cotas altimétricas acima de 1.100 m, com destaque para as feições orográficas das serras do Mar e da Mantiqueira, ao sul e sudeste (Scheer e Mocoehinski, 2009).

Apesar de não ter sido incluída na presente análise nenhuma localidade de floresta altomontana, a porção aqui amostrada da flora serrana de Minas Gerais, com altitudes intermediárias (09 localidades de florestas semidecíduas submontanas, 300–700 m, e 04 baixo-montanas, 700–1.100 m) foi suficiente para demonstrar a existência de altas proporções de margens inteiras (0,81–0,86), (Tab. 6.4), inclusive superiores àsquelas obtidas por Kowalski (2002) para as florestas altomontanas andinas (0,62–0,76).

De fato, das 48 espécies tidas por Oliveira-Filho e Fontes (2000) como indicadoras de florestas semidecíduas sub e baixo-montanas do sudeste brasileiro, 29 ocorreram também nas localidades de Minas Gerais analisadas, sendo que apenas 2 delas apresentaram dentes ou serras em suas margens: *Apeiba tibourbou* Aubl. (Grewioideae/Malvaceae s.l.) e *Miconia sellowiana* Naudin (Melastomataceae), (Apêndice 3). Similarmente, das 65 espécies arbóreas de Mata Atlântica selecionadas por Oliveira-Filho e Fontes (2000) como muito típicas de florestas altomontanas do sudeste (ombrófilas e semidecíduas), 34 foram registradas no geral nas localidades elevadas da área de estudo, das quais somente 9 eram denteadas ou serreadas: *Casearia obliqua* Spreng. (Salicaceae), *Clethra scabra* Pers. (Chletraceae), *Euplassa incana* (Klotzsch) I.M.Johnst. (Proteaceae), *Hedyosmum brasiliense* Miq. (Chloranthaceae), *Maytenus salicifolia* Rissek (Celastraceae), *Mollinedia argyrogyna* Perkins (Monimiaceae), *Ouratea*

semiserrata (Mart. e Nees) Engl. (Ochnaceae), *Quiina glazovii* Engl. (Quiinaceae) e *Xylosma ciliatifolia* (Clos) Eichler (Salicaceae), (Apêndice 3, Volume II).

Como já demonstrado, os dados observados na área de estudo concordam com a sugestão de Kowalski (2002) de que linhagens obrigatoriamente de margens lisas estão bem representadas também nas localidades mais altas e frias (“[...] *the presence of an unusually large number of obligately entire-margined lineages*”, Kowalski, 2002: 155–156). Porém, a hipótese explicativa da autora, de que o tempo de desenvolvimento das terras altas foi muito curto a ponto de influenciar a margem foliar em floras do noroeste da América do Sul (no caso os Andes do norte, há 4 Ma) parece não se aplicar ao sudeste do Brasil, especialmente ao se analisar a história geológica, geomorfológica e florística desta região.

Desenvolvimento das terras altas no sudeste do Brasil. Pelo menos desde o início do Neocretáceo, mais de 90 milhões de anos atrás (Turoniano) já havia ambientes topograficamente conspícuos na porção meridional da América do Sul. No sudeste do Brasil, por exemplo, relevos altos que correspondiam a planaltos ancestrais foram estruturados devido à reativação da Plataforma Sul-Americana, que no Eocretáceo resultara na abertura do Atlântico Sul (Tello-Saenz *et al.*, 2003; Zalán e Oliveira, 2005).

A topografia dessa região foi modificada ao longo de todo o Neocretáceo e Cenozoico, já que associados àquela reativação, processos tectono-magmáticos e denudacionais, além de soerguimentos posteriores, atuaram na edificação dos principais conjuntos montanhosos do sudeste (Hasui, 1990; Saad, 1993; Tello-Saenz *et al.*, 2003; Hackspacher *et al.*, 2007, 2008). Este é o caso das serras do Mar e da Mantiqueira, que se estendem, paralelas à costa, do sul de Minas Gerais até o norte de Santa Catarina (Almeida e Carneiro, 1998; Hackspacher, 2003) e da

Serra do Espinhaço meridional, localizada na porção centro-sul de Minas Gerais, com as serras do Quadrilátero Ferrífero (Saad, 1993; Lipski, 2002).

Serras do Mar e da Mantiqueira. A origem deste sistema de montanhas ilustra bem este contexto. Um extenso planalto foi soerguido formando uma proto-Serra do Mar neocretácea durante o Turoniano e o Maastrichtiano (89–65 Ma). No limite Cretáceo/Paleoceno, ele foi nivelado pela Superfície de aplainamento Japi em torno de 2.000 m em relação ao nível do mar atual (Zalán e Oliveira, 2005). Seu remodelamento ocorreu devido ao recuo erosivo (Almeida e Carneiro, 1998) e adaptação ao soerguimento tectônico manifestado do Paleoceno ao Eoceno, quando a crosta afundou-se e se fendeu, formando corredores de riftes paralelos à costa, sendo, na sequência, preenchidas as bacias tafrogênicas de Taubaté, Resende e Volta Redonda do rifte continental do sudeste (Riccomini *et al.*, 2004; Silva e Mello, 2011). Reativações tectônicas posteriores, resultando em soerguimentos nos intervalos Eoceno–Oligoceno, Oligoceno–Mioceno e Pleistoceno–Holoceno, além da erosão, atuaram na configuração da forma moderna das serras do Mar e Mantiqueira (Hackspacher, 2003; Hackspacher *et al.*, 2008).

Serras no centro-sul de Minas Gerais. A origem destes planaltos é mais antiga, e remonta ao Proterozoico e Paleozoico, quando a parte meridional da Serra do Espinhaço (cujo limite austral corresponde ao Quadrilátero Ferrífero) foi soerguida pela primeira vez, do Meso ao Neoproterozoico, há 1500–500 Ma (Almeida-Abreu e Renger, 2002). A Serra do Caraça, que hoje sustenta as maiores altitudes do Quadrilátero Ferrífero, também foi inicialmente edificada há cerca de 450 Ma (Ribeiro-Rodrigues, 1992; Dutra *et al.*, 2000). Posteriormente, a atuação de ciclos tectônicos durante o Meso–Cenozoico, sob controle de estruturas pretéritas, e da erosão diferencial, tornariam seu relevo ainda mais abruptamente acentuado nas áreas de ocorrência

de rochas itabiríticas e quartzíticas, e rebaixado nas áreas de xistos-filitos e granitos-gnaisses (Salgado *et al.*, 2006; Cavalcante *et al.*, 2010). Na região sul de Minas Gerais, dados por traços de fissão em apatita indicam que houve um forte soerguimento entre o Neojurássico e o Eocretáceo na borda sul do Cráton São Francisco (Tello-Saenz *et al.*, 2003) seguido por uma orogênese ascensional neocretácea, de 90–65 Ma (Hackspacher *et al.*, 2007).

Especificamente no Quadrilátero Ferrífero, durante o Eoceno–Oligoceno, blocos do embasamento foram movimentados e ajustados sob regime extensivo, em um sistema de grábens e horsts (Lipski, 2002) devido à reativação tectônica de antigas discontinuidades crustais (Saadi, 1993). Do Neomioceno–Plioceno em diante, outro evento tectônico expressivo, predominantemente compressivo, deformou e soergueu os blocos reativados, seguido de um relaxamento tectônico e de um novo evento extensivo, causando falhamentos nas coberturas lateríticas (Saad, 1993; Lipski, 2002). As bacias de Fonseca e de Gandarela possivelmente foram preenchidas sob este contexto cenozoico de reativações de estruturas pré-cambrianas, assim como as feições soerguidas adjacentes foram moldadas (Sant’Anna *et al.*, 1997).

Conforme Japsen *et al.* (2011, 2012), dados de termocronologia por traços de fissão de apatita em amostras do embasamento sob a bacia de Fonseca revelam uma história térmica da crosta superficial composta por três episódios de resfriamento associados a soerguimentos. O primeiro deles foi iniciado por volta de 150 Ma, ainda no Jurássico Superior, enquanto que o segundo episódio se desenrolou entre 145–70 Ma, durante o Cretáceo. No início do Eoceno, depósitos lateríticos foram formados em áreas relativamente próximas no Quadrilátero Ferrífero (Spier *et al.*, 2006), refletindo uma importante fase de exposição da crosta à erosão, sob condições climáticas tropicais quentes e úmidas (Japsen *et al.*, 2011, 2012).

Na sequência, ainda durante o Eoceno, houve a instalação de um extenso sistema fluvial meandrante em que foi depositada a Formação Fonseca (Sant'Anna *et al.*, 1997). Um terceiro episódio de soerguimento deve ter se iniciado em alguma idade entre 50 (Ypresiano, Eoceno) e 10 Ma (Tortoniano, Neomioceno), deformando a crosta local via subsidência de uma pequena estrutura tipo gráben próxima à vila de Fonseca, concomitantemente ao soerguimento do restante das partes adjacentes (Japsen *et al.*, 2011, 2012). Assim, os topos das serras da região, como o Pico do Sol, localizado na Serra do Caraça a 2.000 m acima do nível do mar, possivelmente estiveram recobertos pelos depósitos da Formação Fonseca, mas foram removidos durante este ciclo erosivo. Evidências paleotérmicas geradas através de material orgânico (vitrinita) da Formação Fonseca indicam uma paleotemperatura consistente com este evento entre o Paleógeno e o Neógeno, confirmando que o mesmo é posterior à deposição da Formação Fonseca (Japsen *et al.*, 2011, 2012). Na sequência, as superfícies aplainadas tornaram-se substrato para a deposição da Formação Chapada da Canga (conglomerados ferruginosos) em conspícuos platôs (Sant'Anna *et al.*, 1997).

Presença de angiospermas no sudeste do Brasil. Conforme detalhado no item anterior, se estiveram presentes na porção meridional da América do Sul compreendida pelos terrenos de embasamento Pré-Cambriano do Escudo Brasileiro, as linhagens de angiospermas tiveram oportunidades de colonizar e evoluir em ambientes topograficamente elevados no mínimo desde o Neocretáceo. Paisagens representadas por planaltos ancestrais próximos à costa ou no interior da região sudeste do Brasil possivelmente estavam disponíveis como habitats de vida pelo menos desde o Turoniano, sendo remodeladas durante os ciclos tectônico/erosivos do Cenozoico (Tello-Saenz *et al.*, 2003; Zalán e Oliveira, 2005; Japsen *et al.*, 2011, 2012).

Através de evidências fósseis e moleculares, estima-se que foi justamente durante o Cretáceo médio e o Neocretáceo que ocorreram as radiações explosivas e diversificações primárias dos principais clados angiospérmicos, como as eudicotiledôneas rosídeas e asterídeas (Davis *et al.*, 2005; Wang *et al.*, 2009), quando as angiospermas passaram a definir e dominar a maioria dos ecossistemas terrestres (Bell *et al.*, 2010). Embora macrofósseis de idade neocretácea estejam pobremente representados no registro sul-americano como um todo (Burnham e Johnson, 2004), assembleias polínicas de bacias continentais e marginais da borda leste do Brasil confirmam a presença de várias linhagens no mínimo desde o Campaniano–Maastrichtiano, como por exemplo, Arecaceae, Myrtaceae, Onagraceae, Proteaceae, Sapindaceae e Ulmaceae (Regali *et al.*, 1974a, b; Romero, 1993 e suas citações bibliográficas).

Mesmo tendo se separado da África aos 95 Ma, a América do Sul manteve importantes conexões que permitiram o acesso direto ao continente por parte das angiospermas durante o final do Cretáceo e o início do Cenozoico (Sanmartín e Ronquist, 2004). Cadeias de ilhas disponíveis até 65 Ma possibilitaram trocas com a África (Morley, 2003), bem como uma duradoura ponte através da Península Antártica conectou o sul da América do Sul aos continentes gondwânicos meridionais até o Oligoceno (McLoughlin, 2001; Sanmartín e Ronquist, 2004). Isto, sem mencionar as colonizações e dispersões trans-oceânicas que devem ter ocorrido (Renner, 2004; Crisp *et al.*, 2009).

Assim sendo, o desenvolvimento de terras altas no sudeste da América do Sul é, em comparação com o soerguimento Andino ao norte, mais antigo, o que inviabiliza hipóteses que invocam um tempo insuficiente de influência sobre a evolução de margens foliares denteadas em floras de angiospermas adaptadas às altitudes elevadas e temperaturas médias mais frias.

Efeitos da afiliação fitogeográfica na margem foliar. A presente abordagem para avaliar a influência histórica sobre a incidência do tipo de margem nas amostras de floresta atlântica semidecídua de Rio Doce e Mariana (localidades de baixa e de elevada altitude, respectivamente) não ofereceu resultados conclusivos como aqueles da assembleia de florestas do Chile no estudo de Hinojosa *et al.* (2010). Diferenças suficientemente contrastantes entre as categorias de afiliação fitogeográfica, ou mesmo entre as duas localidades aqui comparadas não foram detectadas.

Os elementos de distribuição neotropical e pantropical foram, de longe, os que reuniram o maior número de espécies dentro dos gêneros, tanto em Rio Doce (150 e 97, respectivamente) quanto em Mariana (128 e 100, respectivamente), seguidos pelos anfi-atlânticos (37 em Rio Doce, e 32 em Mariana). Os elementos cosmopolitas (12 espécies em Rio Doce, e 5 em Mariana), assim como os tropicais-australasianos e endêmicos (com apenas 2 a 5 espécies) estiveram muito pouco representados em ambas as localidades (Apêndice 3, Fig. 6.7).

Representando 50% das espécies avaliadas em Rio Doce e 46% em Mariana (Fig. 6.7), os elementos neotropicais foram predominantes nestas florestas atlânticas, assim como nas florestas chilenas, onde contabilizaram 37% do total (Hinojosa *et al.*, 2010). Em contraste, os elementos tropicais-australasianos e endêmicos, que tiveram participação insignificante em Rio Doce e Mariana (1–3%, Fig. 6.7), somaram 26% do total de espécies nas florestas chilenas. Na mesma linha, nenhum elemento temperado austral-antártico foi detectado nas localidades mineiras, já que a distribuição atual deles é predominante e/ou exclusivamente centralizada no cone sul da América do Sul (p. ex. *Aristotelia*, *Discaria*, *Drimys*, *Griselinia*, *Lomatia* e

Nothofagus), e por este motivo, os mesmos representaram uma boa parcela da diversidade total das florestas chilenas, aproximadamente 13% (Hinojosa *et al.*, 2010).

Mesmo que não tenham sido registrados no inventário das florestas atlânticas da região de Minas Gerais de Oliveira-Filho *et al.* (2005), espécies de *Drimys* (Winteraceae) e *Griselinia* (Griselinaceae) podem ocorrer como relictos em formações florestais tropicais e subtropicais, especialmente de altitude, na costa atlântica do Brasil (Fiaschi e Pirani, 2009), exemplificando a extensão do âmbito de elementos de origem austral-antártica para dentro da região neotropical. Interessante notar que, apesar da provável origem subtropical, margens sem dentes são frequentes em espécies de *Drimys* e *Griselinia* (Frame, 2004; Maas e Kamer, 2010).

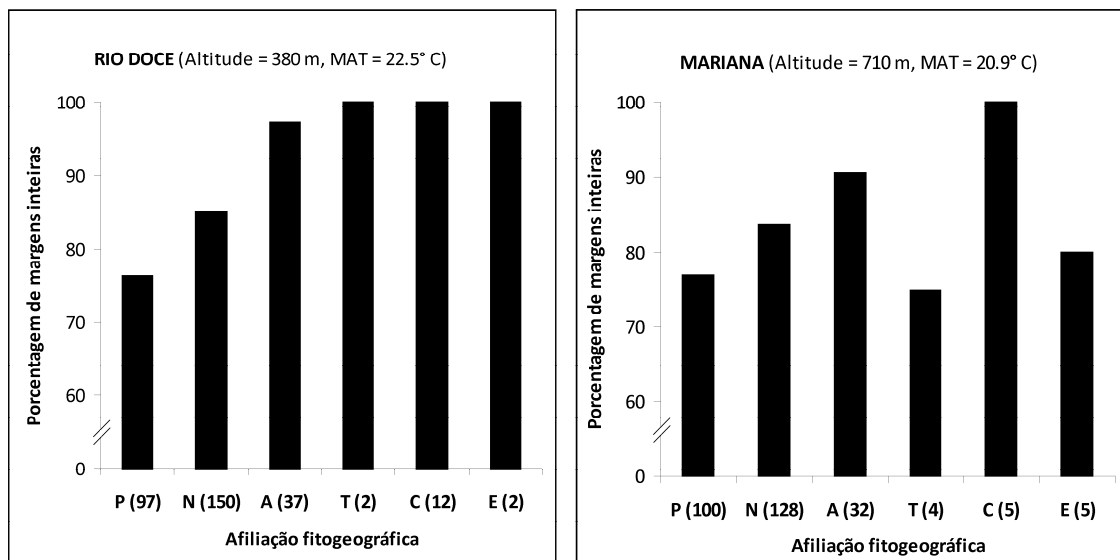


Figura 6.7. Incidência (%) de espécies com folhas de margens inteiras por conjunto de afiliação fitogeográfica, definida a partir da distribuição moderna de gêneros, para as amostras de floresta atlântica semidecídua de Rio Doce e de Mariana, Minas Gerais (com 300 e 274 “dicotiledôneas” lenhosas, respectivamente). Números em parênteses correspondem ao subtotal de elementos por afiliação fitogeográfica, onde P = Pantropical, N = Neotropical, A = Anfi-atlântica, T = Tropical-australasiana, C = Cosmopolita, e E = Endêmica. Inventários das localidades florísticas originais de Oliveira-Filho *et al.* (2005), ver Apêndice 3 para a listagem das espécies avaliadas.

Os conjuntos mais numerosos de afiliação fitogeográfica (Neotropical e Pantropical), congregando mais de 80% do total de espécies avaliadas em Rio Doce e Mariana, apresentaram incidências de margens inteiras altas e muito próximas: 85% e 76,3% (respectivamente) em Rio Doce, e 83,6% e 77% (respectivamente) em Mariana (Fig. 6.7). O restante deles (Anfi-atlântico, Tropical-australasiano, Cosmopolita e Endêmico), apesar de ter uma representação bem menor em ambas as localidades, também apresentou incidências altas, $\geq 97,3\%$ no caso de Rio Doce, e de 75–100% em Mariana (Fig. 6.7).

As amostras de Rio Doce e Mariana, que individualmente não diferiram significativamente, mantiveram o mesmo padrão de incidência por afiliação fitogeográfica quando somadas em uma assembleia única. Os elementos neotropicais e pantropicais conservaram índices próximos aos da análise individualizada (83,3% e 75,3%, respectivamente), assim como os demais elementos (80–100%), (Fig. 6.8).

As incidências de margens inteiras por afiliação de Rio Doce e Mariana superaram, em larga escala, aquelas da assembleia de florestas chilenas, cujos agrupamentos apresentaram um valor médio de apenas 45%. Mesmo considerando-se apenas os elementos neotropicais e pantropicais, este índice subiria ligeiramente para 50% (Hinojosa *et al.*, 2010), o que ainda é muito baixo em comparação com a incidência média da assembleia Rio Doce + Mariana, que foi de 85,5% (Fig. 6.8). Surpreendentemente, através dos dados de Hinojosa *et al.* (2010) pode-se observar que os elementos endêmicos nas florestas chilenas, que segundo os mesmos autores, devem ter evoluído nos últimos 35 Ma sobre climas majoritariamente temperados, foram justamente os que apresentaram a maior quantidade de margens inteiras (72%).

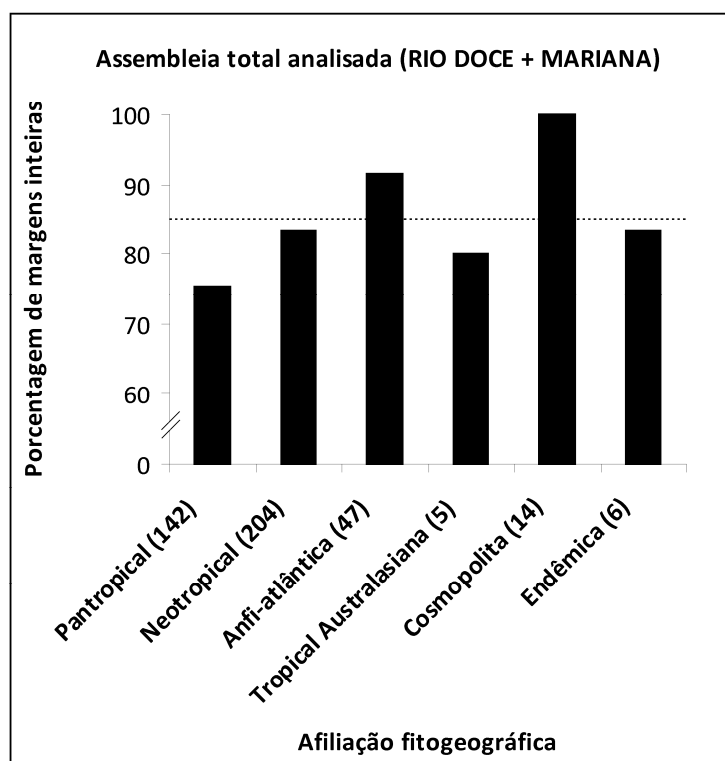


Figura 6.8. Análise conjunta (assembleia total) das amostras de floresta atlântica semidecídua de Rio Doce e Mariana para a incidência (%) de espécies com folhas de margens inteiras por conjunto de afiliação fitogeográfica (ao todo 418 espécies de “dicotiledôneas” lenhosas). Números em parênteses correspondem ao subtotal de elementos por afiliação fitogeográfica. A linha tracejada indica a incidência média (85,5%) de todos os conjuntos de afiliação. Inventários das localidades florísticas originais de Oliveira-Filho *et al.* (2005), ver Apêndice 3, Volume II, para a listagem das espécies aqui avaliadas.

Diferentemente do esperado, a localidade alta e fria (Mariana) não teve uma proporção total de espécies com dentes (17,9%) expressivamente maior do que a de Rio Doce (16%), (Apêndice 3). Se consideradas as parcelas por conjunto de afiliação fitogeográfica, nota-se que os elementos que dominaram a diversidade das amostras (neotropicais e pantropicais) tiveram praticamente as mesmas incidências de margens inteiras em ambas as localidades (Fig. 6.7). Estes resultados concordam com a suposição de Kowalski (2002) de que certas localidades neotropicais, mesmo topograficamente elevadas, apresentariam um número grande de linhagens de plantas de margens lisas, “desproporcional ou não esperado” para a sua MAT.

Particularmente os elementos tropicais-australasianos e endêmicos foram os que apresentaram as maiores variações na incidência entre as duas localidades (Fig. 6.7). Contudo, a quantidade muito pequena de representantes nestes agrupamentos (5 e 6 espécies no total, respectivamente, Fig. 6.8) possivelmente afetou tais resultados, já que a participação individual de cada espécie teve um peso excessivo na proporção final, estimulando maiores variações na porcentagem.

Outra possível restrição a ser considerada trata do caráter parcial da assembleia utilizada, o que pode ter comprometido os resultados observados. Embora sejam as amostras mais diversas, Rio Doce e Mariana incluíram 51% (418 espécies) do total de espécies aqui avaliadas na LMA, além de 211 gêneros diferentes, perfazendo 64% do total de gêneros analisados em todas as localidades. Isto pode significar que os gêneros e espécies restantes, não incluídos na presente análise, talvez produzissem resultados diferentes por afiliação quando somados à assembleia total. Mesmo assim, a análise preliminar revelou que tanto Rio Doce quanto Mariana, mesmo topograficamente distintas, apresentaram incidências por afiliação muito próximas. Somado ao fato de que os valores de pE e da representatividade das famílias dominantes foram relativamente homogêneos entre todas as localidades amostradas, é possível que não sejam gerados resultados muito discrepantes dos atuais.

A principal limitação da presente abordagem para avaliar os efeitos da afiliação fitogeográfica na margem foliar é a de como definir, de maneira consistente, um agrupamento fitogeográfico, com base apenas na distribuição moderna dos gêneros que o representam se, frequentemente estes mesmos gêneros possuem histórias evolutivas bem diferentes entre si. Por exemplo, devido ao atual âmbito compartilhado, *Coutarea* (Rubiaceae), *Endlicheria* e

Nectandra (Lauraceae), *Mollinedia* (Monimiaceae), *Myrceugenia* (Myrtaceae) e *Schizolobium* (Fabaceae) foram afiliados ao mesmo conjunto Neotropical durante a presente análise (Apêndice 3, Volume II).

Aqueles três primeiros gêneros pertencem a tribos de Rubiaceae e Lauraceae que se estabeleceram, a princípio, a noroeste da América do Sul, diversificando-se entre o final do Eoceno e o início do Mioceno, respectivamente. Estas linhagens descenderam de imigrantes boreotropicais laurasianos que devem ter vindo da América do Norte através de ilhas disponibilizadas do Eoceno ao Oligoceno (Chanderbali *et al.*, 2001; Renner, 2005; Antonelli *et al.*, 2009; Bremer e Eriksson, 2009). *Mollinedia* e *Myrceugenia*, por sua vez, divergiram somente a partir do Mioceno médio, representando grupos que tiveram o sul da América do Sul como habitat ancestral. Para ambos os gêneros, as tribos de Monimiaceae e Myrtaceae às quais pertencem divergiram de colonizadores australasianos que ali chegaram por dispersão trans-Pacífica, ou então pela rota do sul, via Antártica (Biffin *et al.*, 2010; Renner *et al.*, 2010; Murillo *et al.*, 2012). Já a possível rota que deu origem ao clado Peltophorum na América do Sul é ainda desconhecida (ancestrais africanos ou australasianos?, Bruneau *et al.*, 2008), mas um de seus representantes endêmicos, *Schizolobium*, parece ter divergido nas florestas Atlânticas meridionais, em algum momento entre o início e o meio do Mioceno. Só a partir do final do Mioceno que seu ancestral ramificou-se nas duas variedades hoje existentes, ao mesmo tempo em que dispersou para as florestas da Amazônia, Andes e América Central (Turchetto-Zolet, 2009; Margis *et al.*, 2011).

Os exemplos anteriores ilustram bem o caráter heterogêneo da atual assembleia tropical na América do Sul, reunindo linhagens que tiveram diferentes tempos e locais de origem,

radiação (de gêneros) e diversificação (de espécies), além de ancestrais distintos que se utilizaram de rotas migratórias independentes.

Conforme sintetizaram Fiaschi e Pirani (2009), a flora tropical sul-americana pode ser considerada um conjunto indígena porque resulta primariamente de eventos de vicariância durante a separação do Gondwana Ocidental no Eocretáceo. Aos 135 Ma, a América do Sul começou a separar-se da África através da abertura do Atlântico Sul, na altura da Argentina (McLoughlin, 2001), mantendo-se conectada àquele continente através de sua costa nordeste, até o Cretáceo médio, 110–95 Ma (Sanmartín e Ronquist, 2004).

Entretanto, justamente a partir deste período, ao invés de permanecer completamente isolada (como seria “esperado” para um continente-ilha), a América do Sul recebeu diferentes levadas de imigrantes vindos de massas de terra próximas, através de conexões hoje extinguidas, ou mesmo de terras distantes, pelo mar (Fiaschi e Pirani, 2009). Por exemplo, é possível que cadeias de ilhas tenham permitido trocas com a África até o limite Neocretáceo/Paleógeno, 65 Ma (Morley, 2003), caracterizando uma rota leste de dispersão trans-Atlântica. Esta rota via ilhas, ou mesmo via dispersões trans-oceânicas a longas distâncias, parece explicar as distribuições anfi-atlânticas observadas atualmente em grupos irmãos de Grevilleoideae-Proteaceae (Barker *et al.*, 2007) e de Vochysiaceae (Myrtales), no último exemplo, como consequência de uma dispersão de colonizadores sul-americanos para a África somente a partir do Oligoceno (Sytsma *et al.*, 2004).

As migrações exemplificadas anteriormente (e muitos outras, detalhadas mais adiante) influenciariam fortemente toda a assembleia florística da América do Sul, desde o Neocretáceo até o Plioceno, quando então o fechamento do Istmo do Panamá novamente a reconfigurou,

como consequência dos novos intercâmbios florísticos possibilitados pela conexão das Américas (Pennington e Dick, 2004).

Em uma escala menor, a própria composição da Floresta Atlântica dá pistas de que elementos com diferentes origens ao longo do tempo contribuíram para o seu atual conjunto florístico. Stehmann *et al.* (2009) ponderaram que a elevada endemidade de angiospermas (7% dos quase 2 mil gêneros, e 49% das quase 14 mil espécies ali inventariadas) indicaria que a Floresta Atlântica teve uma história evolutiva bastante distinta daquela dos outros blocos florestais neotropicais, tendo sido palco no passado de processos de radiação de linhagens próprias, assim como de intensa diversificação.

O posicionamento basal de vários táxons atlânticos em muitos estudos filogenéticos parece corroborar a contribuição de linhagens antigas na Mata Atlântica (Fiaschi e Pirani, 2009) que ali divergiram do Neocretáceo ao Paleógeno, tais como *Barnebydendron* e *Goniorrhachis*, Detarieae-Fabaceae (Bruneau *et al.*, 2008; Warwick *et al.*, 2008) e *Pagamea*, clado Harleyi-Rubiaceae (Vicentini, 2007). Contudo, em outros casos, a presença de linhagens nas florestas atlânticas parece resultar de colonizações ou diversificações mais recentes (do Neógeno ao Quaternário) a partir de outras áreas-fonte da América do Sul. Este é o caso da subfamília Bromelioideae (Bromeliaceae), que no final do Mioceno invadiu as serras brasileiras do sul e sudeste a partir de ancestrais do Chile, com intensa radiação e diversificação, sobretudo das linhagens epifíticas, hoje ícones das florestas atlânticas (Givnish *et al.*, 2011), além de *Inga* (Mimosoideae-Fabaceae), que se diversificou na bacia amazônica só a partir do Pleistoceno, migrando então para outros blocos florestais (Pennington *et al.*, 2009).

A discussão apresentada a seguir tenta compreender a evolução da margem foliar nas diferentes linhagens angiospérmicas hoje presentes na Floresta Atlântica, levando-se em consideração as principais rotas de dispersão de seus antepassados, as antigas conexões paleogeográficas que permitiram seu acesso ao continente e o paleoclima vigente na época.

A representação paleogeográfica da Figura 6.9 mostra a possível distribuição global de florestas úmidas tendo como mapa-base o início do Eoceno, além de resumir as principais rotas de dispersão e a duração de conexões que podem ter existido concomitante ou posteriormente.

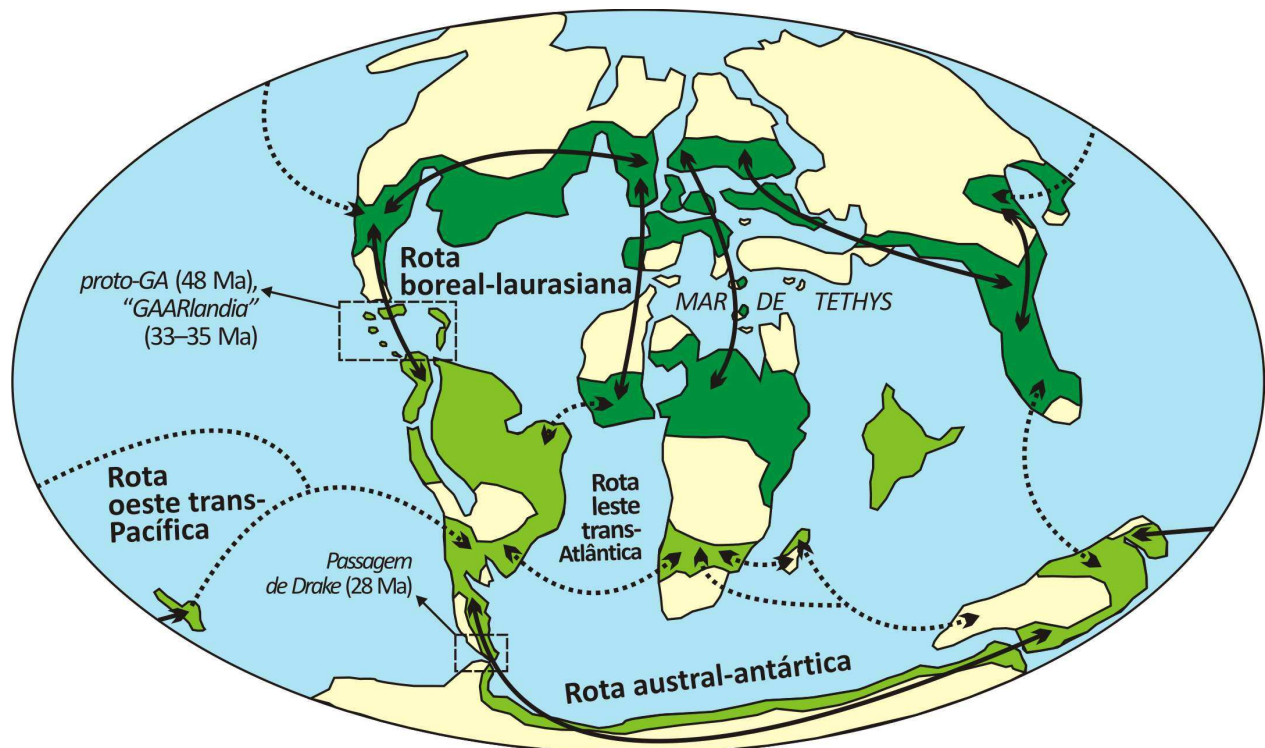


Figura 6.9. Reconstrução paleogeográfica com a distribuição das florestas úmidas (tons de verde) no Eoceno (≈ 50 Ma, Ypresiano). Florestas úmidas boreotropicais (verde-escuro). Setas inteiras = rotas de dispersão por conexões de terra ou cadeias de ilhas. Setas tracejadas = rotas oceânicas (*Obs.* A existência das rotas dependeu da disponibilidade das conexões em diferentes épocas). Em destaque, duração de conexões com a América do Sul: a Passagem de Drake manteve-se fechada do Cretáceo médio ao Eoligoceno; a proto-cadeia das Grandes Antilhas (*proto-GA*) existiu até o Eoceno, mas a cadeia formada pelas Grandes Antilhas e Dorsal de Avies ("*GAARlandia*") existiu somente no intervalo Eoceno–Oligoceno. Mapa-base adaptado e modificado de Pennington e Dick (2004, fig. 1) e Morley (2003, fig. 5), agregando informações de Iturralde-Vinent e MacPhee (1999); Chanderbali *et al.* (2001), McLoughlin (2001), Sanmartín e Ronquist (2004), Renner (2005), Antonelli *et al.* (2009), Crisp *et al.* (2009), Fiaschi e Pirani (2009), Biffin *et al.* (2010), Renner *et al.* (2010) e Murillo *et al.* (2012).

Esta discussão é focada principalmente nas famílias que apresentaram, na presente análise, o maior número de espécies por localidade (Fabaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Rubiaceae), sendo então as que mais influenciaram as estimativas na LMA. Cada uma destas famílias está inserida em um clado filogenético diferente, cujos tempos de origem estimados situam-se ao longo do Cretáceo: Lauraceae pertence ao mais antigo deles, datado do Eocretáceo (Laurales-Magnoliídeas, ≈120 Ma), enquanto que Myrtaceae (Myrtales-Rosídeas Malvídeas, ≈90 Ma), Rubiaceae (Gentianales-Asterídeas Lamiídeas, ≈90 Ma) e Fabaceae (Fabales-Rosídeas Fabídeas, ≈90–80 Ma) evoluíram depois, no Neocretáceo (Bell *et al.*, 2010).

Lauraceae (+ Monimiaceae e a rota oeste trans-pacífica). A radiação ancestral das lauráceas ocorreu entre 110–60 Ma, sobretudo no Neocretáceo, quando migrações trans-Tethyanas foram facilitadas e linhagens basais, como o clado *Cryptocarya*, já estavam estabelecidas tanto no Gondwana quanto na Laurásia (Chanderbali *et al.*, 2001; Renner, 2005).

O grupo composto pela maioria dos gêneros modernos está concentrado no ramo terminal Perseeae-Laureae, que radiou primariamente em florestas boreotropicais em terras laurasianas no Eoceno (Fig. 6.9), atingindo outros continentes posteriormente (detalhes da rota boreal-laurasiana serão apresentados adiante, junto com a evolução de Rubiaceae). Os clados que incluem *Persea* e *Cinnamomum* mostram hoje disjunções essencialmente anfi-Pacíficas, creditadas às interrupções no âmbito dos Boreotrópicos pelo resfriamento climático iniciado no Eoceno/Oligoceno (Chanderbali *et al.*, 2001). Em contraste, o complexo *Ocotea* apresenta disjunções trans-Atlânticas possivelmente derivadas de uma distribuição ancestral Madreana-Tethyana, e parece que este grupo teria chegado à América do Sul somente no início do Mioceno, e a partir de então radiado e se diversificado (Renner, 2005).

Na Floresta Atlântica de Minas Gerais encontram-se representantes de linhagens basais (*Beilschmiedia* e *Cryptocarya*), mas a maioria das espécies lauráceas é afim do clado mais derivado Perseeae-Laureae, como *Aniba*, *Endlicheria*, *Licaria*, *Nectandra*, *Ocotea* e *Urbanodendron* (Apêndice 3), todos descendentes de ancestrais laurasianos do complexo *Ocotea* que, só a partir do início do Mioceno se diversificou na América do Sul (Renner, 2005).

Como era de se esperar, devido à associação de longa data entre linhagens de Lauraceae e climas quentes desde o Neocretáceo até o Eoceno (inclusive no hemisfério norte) e depois também durante o Mioceno, todos os seus representantes modernos, tanto de clados antigos quanto mais recentes, têm folhas com margens inteiras (van der Werff, 1991). Contudo, esta visão simplificada da evolução da margem foliar de Lauraceae em climas quentes parece ser parcialmente inconsistente sob a luz de evidências do próprio registro fóssil. Com forte embasamento anatômico, Carpenter *et al.* (2007) descreveram uma folha de Lauraceae de 52 Ma em um paleoambiente estuarino da Tasmânia (65° S, região que ainda conectava a Austrália com a Antártica). Contrariando a “regra” observada nas lauráceas viventes, *Bandulskiaia aestuaria* tinha dentes na margem, mesmo que todas as evidências geológicas da Formação Macquarie Harbor apontem para a existência de uma vegetação tropical megatérmica que evoluiu durante o ótimo climático do Eoceno (Carpenter *et al.*, 2007).

A própria família Monimiaceae, a mais proximamente relacionada à Lauraceae dentre todas as Laurales, também fornece exemplos de que a evolução da margem foliar pode ter sido um pouco mais complexa. Todos os representantes modernos de seus ramos mais profundos (*Peucephyllum* e afins, e *Hortonia*) têm folhas de margens inteiras, o que corroboraria a coincidência entre seus tempos de diversificação (Neocretáceo e intervalo Paleoceno–Eoceno, Renner *et al.*,

2010) e eventos de ótimo climático/hipertermais destes mesmos períodos. Entretanto, em ramos terminais de Monimiaceae, todos os clados a partir de *Xymalos* exibem margens denteadas. Interessante notar que *Xymalos*, árvore endêmica de florestas montanas da África ocidental, divergiu de seu ancestral por volta de 44 Ma, durante o ótimo climático do Eoceno médio (Renner *et al.*, 2010). Se este ancestral já possuía dentes foliares, como sugere a atual distribuição desta característica nos clados descendentes, eles parecem ter evoluído mesmo sobre a prevalência de climas quentes.

Ainda em Monimiaceae, o clado sul-americano endêmico *Hennecartia-Mollinedia* também apresenta uma intrincada história de evolução da margem. Seu possível ancestral descende de colonizadores australasianos que atingiram a costa oeste da América do Sul após a abertura da Passagem de Drake no Oligoceno (28 Ma), por dispersão trans-oceânica (Renner *et al.*, 2010). Esta rota do oeste, denominada trans-Pacífica (Fig. 6.9), parece também ter sido responsável pela origem de outros grupos sul-americanos a partir de colonizadores australasianos (p. ex. Myrtaceae, Biffin *et al.*, 2010). Os ancestrais estabeleceram-se nas áreas subtropicais e temperadas do cone sul do continente durante o resfriamento do Oligoceno, e quando ainda os Andes meridionais não tinham sido plenamente soerguidos. Somente a partir do Mioceno médio (≈ 16 Ma) que o clado experimentou intensa radiação e atingiu outras áreas mais ao norte do continente, como o compartimento sul da Floresta Atlântica (Renner *et al.*, 2010). Justamente nesse período tem início um novo ciclo de aquecimento global, durante o ótimo climático do Mioceno médio, o que parece não ter sido suficiente para “suprimir” os dentes foliares das linhagens que estavam divergindo.

Hoje, o sudeste do Brasil é um dos centros de diversidade do clado *Hennecartia-Mollinedia*, abrigando muitas espécies endêmicas de *Macropeplus*, *Macrotorus*, *Grazielanthus*, além de *Mollinedia* (Peixoto, 2010; Apêndice 3). Todas estas espécies apresentam dentes monimioides em suas margens, inclusive *Hennecartia omphalandra*, a mais basal e com a distribuição mais temperada possível (com Minas Gerais sendo o limite mais ao norte, Peixoto, 2010), o que para Renner *et al.* (2010) constituiria uma evidência de que o cone sul (Argentina, Paraguai e Brasil meridional) teria sido o habitat ancestral do clado até o Mioceno médio.

Myrtaceae (e a rota austral-antártica). Com uma história biogeográfica principalmente vinculada ao hemisfério sul, a possível origem gondwânica da família remonta ao Neocretáceo (Ladiges *et al.*, 2003; Sytsma *et al.*, 2004; Bassinger *et al.*, 2007). Através de dados moleculares, Biffin *et al.* (2010) estimaram que a radiação da tribo americana Myrteae ocorreu entre 28–22 Ma (Oligoceno–Mioceno) e que esta rápida diversificação, assim como em outras tribos de Myrtaceae, estaria relacionada à evolução de frutos carnosos nas linhagens arbóreas de habitats de florestas úmidas. Como explicação para as atuais disjunções intercontinentais deste grupo que, embora pantropical, é icônico dos Neotrópicos, Biffin *et al.* (2010) sugeriram que um ancestral de Myrteae teria re-colonizado a América do Sul a partir da Australásia, somente após a abertura da Passagem de Drake no Oligoceno (28 Ma), possivelmente utilizando a rota do oeste via dispersão trans-pacífica (Fig. 6.9). Em contraste, apoiados pelo registro fóssil, Murillo *et al.* (2012) acreditam que a presença da tribo na América do Sul é mais velha do que o estimado pelos estudos moleculares, sendo que seus ancestrais já estariam presentes na porção meridional do continente desde o Paleoceno, desconsiderando a extinção do grupo como supuseram Biffin *et al.* (2010).

Neste cenário, a presença de Myrtaceae na América do Sul, assim como a de várias outras linhagens, possivelmente resultaria da dispersão de elementos de origem gondwânica entre as massas de terra meridionais através da rota do sul (Fig. 6.9), denominada austral-antártica (Sanmartín e Ronquist, 2004; Fiaschi e Pirani, 2009). Esta rota deve ter sido utilizada tanto por terra, quando estiveram disponíveis as pontes, quanto pelo mar, através de dispersões transoceânicas (Crisp *et al.*, 2009).

Desde a abertura da porção norte do Atlântico Sul no Cretáceo médio, a Nova Zelândia, Austrália e América do Sul estiveram conectadas através da Antártica, que naquela época tinha um clima temperado quente e constituía o principal corredor florístico gondwânico. Tais terras mantiveram-se coesas até meados de 80 Ma (Neocretáceo), quando a Nova Zelândia (com a Nova Caledônia) se separou do oeste australiano. A porção sul da Austrália permaneceu em contato com a Antártica (e consequentemente com o sul da América do Sul) até o final do Eoceno (35 Ma), época na qual se abriu o Mar da Tasmânia Sul, iniciando a separação dos dois continentes (Sanmartín e Ronquist, 2004). Como consequência, o sul da Austrália e da Patagônia permaneceram adjacentes à Antártica, sem a separação por águas marinhas profundas, até 31–32 Ma (Lawver e Gahagan, 2003). Em seguida, no início do Oligoceno (30–28 Ma), a última das conexões foi interrompida ao se abrir a Passagem de Drake entre a Península Antártica e o sul da América do Sul (Fig. 6.9). Com isso, se estabeleceria a Corrente Circumpolar Antártica desencadeando-se a glaciação do continente antártico (McLoughlin, 2001; Sanmartín e Ronquist, 2004).

O principal efeito da duradoura conexão austral-antártica que se mantém impresso ainda hoje na flora sul-americana foi o de prover ao continente um estoque ancestral do qual

descenderam vários de seus elementos subtropicais (Fiaschi e Pirani, 2009; Stehmann *et al.*, 2009), como p. ex. *Araucaria* (Araucariaceae, Dutra e Stranz, 2003) e *Podocarpus* (Podocarpaceae, Dalling *et al.*, 2011), *Griselinia* (Griselinaceae), *Gunnera* (Gunneraceae), *Nothofagus* (Nothofagaceae, Linder e Crisp, 1995; Swenson *et al.*, 2001), *Lamanonia* e *Weinmannia* (Cunoniaceae), *Euplassa* (Proteaceae, Barker *et al.*, 2007) e *Drimys* (Winteraceae). Estas linhagens contêm espécies de áreas subtropicais e/ou tropicais montanhosas, que hoje se distribuem de maneira disjunta entre o sul da América do Sul e regiões gondwânicas meridionais, tais como a Austrália, Nova Zelândia e Nova Caledônia (Fiaschi e Pirani, 2009). Interessante notar que, mesmo para os elementos de origem subtropical citados acima, a presença de dentes na margem foliar não é uma unanimidade, sendo observada apenas em algumas famílias (como Nothofagaceae, Cunoniaceae e Proteaceae).

Antes de ter se tornado um continente gelado, a Antártica também abrigou muitas destas linhagens, como Nothofagaceae, Araucariaceae e Podocarpaceae (Dutra e Stranz, 2003; Sanmartín e Ronquist, 2004). Corroborando este contexto, descobertas na Patagônia argentina de fósseis eocenos de *Eucalyptus* (Myrtaceae) e de *Dacrycarpus* (Podocarpaceae), gêneros hoje exclusivamente encontrados nas floras australasianas, tornam mais evidente as conexões biogeográficas possibilitadas pela rota austral-antártica (Gandolfo *et al.*, 2011; Wilf, 2012).

O compartimento sul da Floresta Atlântica (que se estende do Espírito Santo ao sul de Santa Catarina, $\approx 19^{\circ}$ – 29° S) fornece exemplos adicionais de disjunção florística influenciada pela rota do sul. Ao invés de compartilhar um grande número de táxons com a Amazônia, como as florestas atlânticas do norte, ele parece ser mais fortemente influenciado por elementos de distribuição hoje centrada nos Andes (Fiaschi e Pirani, 2009), como *Cinnamodendron*

(Canellaceae), *Clethra* (Clethraceae), *Hedyosmum* (Chloranthaceae), *Crinodendron* (Elaeocarpaceae), *Meriania* (Melastomataceae), *Acca*, *Neomitranthes* e *Myrceugenia* (Myrtaceae), *Fuchsia* (Onagraceae), e *Acanea* (Rosaceae), além dos exemplos já citados. Na maior parte destes casos, o âmbito destas espécies no Brasil se restringe às áreas subtropicais ou tropicais de altitude elevada (Rambo, 1956; Safford, 2007; Fiaschi e Pirani, 2009; Stehmann *et al.*, 2009).

Voltando-se à história evolutiva da tribo Myrteae, acredita-se que o gênero endêmico *Myrceugenia* represente uma linhagem antiga na América do Sul, tendo se originado no cone sul no início do Paleoceno (Landrum, 1981). Apesar de sua antiguidade, seu subclado mais terminal (composto por espécies brasileiras, com alta diversidade e muitos endemismos no sul e sudeste, Sobral *et al.*, 2010) teria se diversificado rapidamente apenas do Mioceno médio (16–13 Ma) em diante, após ter divergido de ancestrais do sul do Chile no Eomioceno, em um processo de colonização de sul para o norte (Murillo *et al.*, 2012). Estas estimativas de tempo são coincidentes com a formação do Mar Paranaense resultante de uma transgressão marinha atlântica sobre a Argentina durante o Mioceno médio (Hernández *et al.*, 2005). Isto teria agido como uma barreira geográfica causando o confinamento das biotas em florestas na região central do Chile e no compartimento sul da Mata Atlântica, evoluindo para um cinturão árido no Mio–Plioceno, o que resultaria na distribuição disjunta hoje observada em *Myrceugenia*, assim como na Winteraceae *Drimys* (Murillo *et al.*, 2012).

Filogeneticamente, os gêneros de ocorrência nativa na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil estão agrupados nos ramos de posição mais terminal da tribo Myrteae (Wilson *et al.*, 2005), incluindo-se, por exemplo, *Blepharocalyx*, *Calypttranthes*, *Campomanesia*, *Eugenia*,

Marlierea, *Myrceugenia*, *Myrcia*, *Myrciaria*, *Pimenta* e *Psidium* (Apêndice 3, Volume II). Segundo estudos moleculares (Biffin *et al.*, 2010; Lucas *et al.*, 2007, 2011; Murillo *et al.*, 2012), os ancestrais daqueles grupos divergiram de linhagens australasianas e se estabeleceram no sul da América do Sul entre o Paleoceno e o Oligoceno, onde possivelmente viveram sob climas tropicais amenos que progressivamente tendiam para condições mais frias, como consequência do resfriamento global em curso. Os mesmos tornaram a se diversificar intensamente apenas do Mioceno médio em diante (Biffin *et al.*, 2010; Lucas *et al.*, 2011), quando já haviam também dispersado para o norte do continente, mas agora sob um novo intervalo de clima predominantemente quente (Beerling e Royer, 2011).

Cabe aqui ressaltar que, ao se assumir que as estimativas de tempo apresentadas são válidas (p. ex. Biffin *et al.*, 2010), não podemos esperar encontrar, na paleoflora de Fonseca (de idade presumivelmente neoeocena–eoligocena), táxons que possam ser precisamente acomodados dentro daqueles gêneros modernos, mas sim representantes ancestrais do mesmo tronco filogenético principal de Myrteae. A identificação do morfotipo FS13 no gênero moderno *Curitiba* coloca em dúvida tal suposição, ou mesmo a idade (miocena?) da Formação Fonseca.

Mesmo considerando toda a história evolutiva de Myrtaceae com linhagens basais e derivadas vivendo sobre a influência de climas tão diferentes, como via de regra para a família, todas as suas espécies conhecidas (viventes ou fósseis) possuem folhas sempre simples e com margens inteiras. Apenas ocasionalmente são observadas crenulações nas margens ou ainda projeções em forma de dentes, mas que na verdade não se tratam de estruturas vascularizadas como os dentes propriamente ditos (Wilson, 2011).

Assim sendo, a margem foliar tipicamente não denteada em Myrtaceae deve ser uma característica obrigatória neste clado, filogeneticamente conservada independentemente do ambiente (Jordan, 1997). Ao invés da margem, a forma foliar em Myrtaceae parece estar fortemente relacionada com o tipo de habitat. Em espécies de florestas úmidas (incluindo-se a tribo Myrteae), as folhas são frequentemente largas e mesófilas, às vezes com ápices acuminados. Já as de florestas mais secas, embora possam ser amplas, são comumente coriáceas (esclerófilas), enquanto que as espécies arbustivas de climas áridos frequentemente têm a lâmina reduzida, estreita e às vezes, escamiforme (Wilson, 2011).

O mapeamento da presença de dentes foliares na ordem Myrtales (*sensu* APG III, contendo: Alzateaceae, Combretaceae, Crypteroniaceae, Lythraceae, Melastomataceae *s.l.*, Myrtaceae *s.l.*, Onagraceae, Penaeaceae *s.l.* e Vochysiaceae) revela que a maioria de suas famílias é composta geralmente por espécies de margens inteiras, como em Myrtaceae (Dahlgren e Thorne, 1984).

Exceções para este padrão estão presentes apenas em alguns poucos gêneros de Combretaceae, Lythraceae, Onagraceae e talvez, Melastomataceae. Estruturas conspícuas tipo dentes (provavelmente vascularizadas) são comuns em certas espécies de Onagraceae, sobretudo em herbáceas e subarbustivas, como *Clarkia*, *Chylismia* e *Oenothera*, cuja distribuição está centrada em áreas subtropicais e temperadas da América do Norte ocidental (Wagner e Hoch, 2005). Já em Combretaceae, a incomum margem denteada ocorre na asiática *Terminalia myriocarpa* var. *hirsuta* (Jie e Turland, 2007). Em Melastomataceae, a situação é ainda mais peculiar porque suas espécies tidas como “denteadas” geralmente apresentam margens ligeiramente serreadas e minutamente denticuladas (Klucking, 1989), que tendem a

ser cobertas por um indumento característico, tais como pêlos dendríticos ou mesmo cílios (p. ex. Romero e Goldenberg, 1999). Assim, é possível que estas diminutas projeções marginais de Melastomataceae sejam de natureza distinta dos dentes propriamente ditos verificados em outras angiospermas, de modo similar ao que já fora descrito para Myrtaceae (Wilson, 2011).

A partir dos argumentos apresentados acima, talvez nem faça muito sentido incluir espécies de Myrtaceae (e possivelmente também a maioria dos clados de Myrtales) em análises da margem foliar já que elas devem propiciar ruídos nas estimativas de temperatura por incluírem na amostra sinais necessariamente não ambientais. Burnham e Tonkovich (2011) e Nicotra *et al.* (2011) previram que meios específicos para se reduzir ou remover tais sinais deverão ser recomendados como forma de se aprimorar os métodos de análise de correlações entre folha e clima.

Rubiaceae (e a rota boreal-laurasiana). De distribuição cosmopolita, a maior parte da diversidade de Rubiaceae está hoje confinada aos trópicos. Dados fósseis, moleculares e biogeográficos apontam para uma origem por volta de 90 Ma (Neocretáceo) nos Boreotrópicos (Bremer e Eriksson, 2009; Graham, 2009). Os atuais grupos sul-americanos, com táxons do Velho Mundo como grupos irmãos, derivam de ancestrais emigrados do Norte que por sua vez evoluíram entre o Paleoceno e o Eoceno (Fig. 6.9) durante os ótimos climáticos paleógenos, quando a troca de elementos tropicais entre o Velho e Novo Mundo foi muito favorecida (Antonelli *et al.*, 2009). Uma vez na América do Sul, a maior parte destes grupos passou a radiar e se diversificar durante o Mioceno (Graham, 2009).

Todos os atuais representantes neotropicais da família apresentam folhas com margens inteiras (Zappi, 2010), embora alguns gêneros de Rubiaceae do Velho Mundo possam ser

serreados (p. ex. *Hymenodictyon* e *Leptomischus*) ou ainda denticulados (*Ophiorrhiza* e *Wendlandia*), Chen *et al.* (2011).

A Floresta Atlântica do sudeste abriga várias espécies das três principais subfamílias: Rubioideae, Ixoroideae e Cinchonoideae. A mais basal delas, Rubioideae, está representada na região de Minas Gerais por espécies de Coussareeae (*Coussarea* e *Faramea*) e Psychotrieae (*Palicourea*, *Psychotria* e *Rudgea*), (Apêndice 3, Volume II), tribos que divergiram entre o Paleoceno e o Eoceno médio (Bremer e Eriksson, 2009). Vale lembrar que a tribo americana Coussareeae, predominantemente tropical, também conta com espécies em regiões sul-americanas temperadas (Bremer e Manen, 2000), todas elas com folhas de margens inteiras. Isto sugere que a margem não denteada, que deve ter evoluído ancestralmente em períodos de aquecimento do Paleógeno, foi mantida filogeneticamente mesmo em ramos descendentes que hoje vivem em climas tão diferentes.

Linhagens basais de Ixoroideae estão presentes na área de estudo pelas espécies das tribos Condamineae (*Alseis*, *Bathysa*, *Ferdinandusa* e *Simira*) e Posoquerieae (*Molopanthera* e *Posoqueria*), (Apêndice 3). Condamineae, com distribuição pantropical (mas predominante na América do Sul e Central) é a mais antiga, tendo divergido no Paleoceno. Já Posoquerieae é exclusiva da América tropical (com *Molopanthera* endêmica à Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga do Brasil, da Anunciação, 2010), tendo evoluído a partir do Oligoceno, Bremer e Eriksson (2009). Mesmo que seu tempo de diversificação coincida com um período de resfriamento global, isto parece não ter incitado a evolução de dentes foliares no grupo, já que todos os representantes atuais são desprovidos de dentes.

Ainda mais interessante é a história de Cinchonoideae na América do Sul. Ocorrem em Minas Gerais espécies relacionadas a diferentes tribos, como *Coutarea* (Chiococceae), *Guettarda* (Guettardeae), *Remijia* e *Ladenbergia* (Cinchoneae) e *Hillia* (Hillieae), (Apêndice 3). A radiação das tribos americanas de Cinchonoideae ocorreu a partir do Eoceno médio (Bremer e Eriksson, 2009). Todas descendem de ancestrais neopaleocenos e eoeocenos que habitavam um cinturão contínuo de vegetação boreotropical que cobria o sul da Eurásia (incluindo-se o norte da Australásia), o noroeste da África e o sul da América do Norte (Fig. 6.9). A princípio, eles teriam migrado da Eurásia diretamente para a América do Norte, via ponte Thuleana do Atlântico Norte. A partir dali, teriam atravessado o Caribe, “pulando” de ilha em ilha, e aportado no noroeste da América do Sul (Antonelli *et al.*, 2009). Tais dispersões devem ter sido facilitadas por cadeias de ilhas presentes na região do Caribe (Fig. 6.9), como a proto-cadeia das Grandes Antilhas no Eoeoceno, e aquela formada pelas Grandes Antilhas e Dorsal de Avies (“GAARlandia”) no intervalo Eoceno–Oligoceno (33–35 Ma), Iturralde-Vinent e MacPhee (1999), Morley (2003).

A disponibilidade destas cadeias de ilhas no Caribe durante parte do Paleógeno promoveu intensa dispersão através da rota denominada boreal-laurasiana (Fig. 6.9), o que resultou na incursão de uma série de linhagens boreotropicais para a América do Sul (Fiaschi e Pirani, 2009). Dados filogenéticos e filogeográficos têm revelado que a maioria das espécies modernas de importantes famílias de angiospermas da flora tropical sul-americana como Annonaceae (Richardson *et al.*, 2004), Burseraceae (Weeks *et al.*, 2005), Lauraceae (Chanderbali *et al.*, 2001), Melastomataceae (Renner *et al.*, 2001), Meliaceae (Muellner *et al.*, 2006), Moraceae (Zerega *et al.*, 2005), além de Rubiaceae (Antonelli *et al.*, 2009) na verdade descende

de ancestrais que se dispersaram do norte (Fiaschi e Pirani, 2009). O registro fóssil confirma esta rota ao documentar vastas florestas tropicais cobrindo o hemisfério norte no Paleoceno e Eoceno (Lavin e Luckow, 1993; Morley, 2003; Fig. 6.9), o que coincidiria com os períodos paleógenos de máximo aquecimento global (Beerling e Royer, 2011). Em adição, a mesma origem boreal tem sido postulada para grupos tropicais sul-americanos de Magnoliaceae (Azuma *et al.*, 2001) e Malpighiaceae (Davis *et al.*, 2002), assim como famílias que tradicionalmente eram reconhecidas como gondwânicas (Anacardiaceae, Araliaceae, Gesneriaceae, Illiciaceae e Menispermaceae) na verdade são exemplos adicionais de imigrantes da rota boreal-laurasiana (Fiaschi e Pirani, 2009).

Voltando à história evolutiva de Cinchonoideae reconstruída por Antonelli *et al.* (2009), populações de suas linhagens antigas, incluindo-se o ancestral comum das tribos Cinchoneae e Isertieae, estabeleceram-se então nas florestas tropicais úmidas que cobriam as terras baixas a noroeste da América do Sul, quando ainda a maior parte dos Andes do Norte não havia sido formada, no Eoceno (Fig. 6.9). A partir do Eoceno médio, os pulsos de soerguimento andino passaram a moldar a evolução daquelas tribos. Ancestrais de Isertieae ficaram confinados nas terras baixas da Amazônia e ali radiaram no Neoligoceno, originando os gêneros *Kerianthera* e *Isertia*, que por sua vez se diversificariam principalmente no Mioceno. Já para a tribo Cinchoneae, a adaptação ecológica a elevadas altitudes parece ter sido a chave de sua diversificação, com a maioria dos eventos de especiação dos gêneros *Joosia*, *Stilpnophyllum*, *Cinchonopsis*, *Cinchona*, *Remijia*, *Ciliosemina* e *Landenbergia* associada aos habitats de montanhas nos compartimentos central e setentrional dos Andes, edificados durante o Neoligoceno e o Mioceno (Antonelli *et al.*, 2009).

Como consequência da reconstituição apresentada, espécies de *Ladenbergia* e *Remijia*, que hoje possivelmente são endêmicas da Mata Atlântica do sudeste do Brasil (como *L. hexandra*, *R. ferruginea*, *R. paniculata* e *R. vellozii*, Barbosa *et al.*, 2010) descendem de ancestrais vindos do noroeste do continente a partir do final do Mioceno e Plioceno (Antonelli *et al.*, 2009). Assim, parece plausível que tais linhagens ancestralmente adaptadas a altitudes elevadas tenham migrado através dos planaltos do Brasil Central (o que explicaria a distribuição disjunta com o Cerrado), atingido mais recentemente as terras altas do escudo atlântico de Minas Gerais e só então se diversificado, gerando-se endemismos.

A evolução de certos grupos de Rubiaceae nos Neotrópicos indica que, mesmo sob a influência de habitats mais elevados (terras altas ou montanhas, que propiciaram temperaturas médias menores em comparação às das terras baixas), a margem foliar desprovida de dentes parece ter sido filogeneticamente mantida em seus descendentes desde que fora herdada de ancestrais boreotropicais nos eventos de aquecimento do Paleógeno.

Fabaceae (e o corredor de dispersão tethyano). Assim como em Lauraceae e Rubiaceae, as leguminosas parecem ter evoluído também de ancestrais laurasianos no hemisfério norte. Entretanto, ao invés de uma origem nos boreotrópicos úmidos, eles teriam habitado, em um primeiro momento, as margens e arredores do Mar de Tethys sobre um cinturão climático quente e sazonalmente seco (em ambientes denominados como “biomas suculentos”), durante o final do Cretáceo e o início do Paleoceno (≈ 65 Ma). Isto representaria um corredor ideal para que o grupo se dispersasse amplamente já naqueles tempos (Schrire *et al.*, 2005a,b, mas ver também Pan *et al.*, 2010 para diferentes visões sobre o local e o tempo de origem).

Esta origem tethyana em ambientes secos seria consistente com atributos ecológicos hoje encontrados na família como o alto metabolismo do nitrogênio, deciduidade e organização composta das folhas, além de unidades de dispersão aladas (Schrire *et al.*, 2005a,b). Em adição, a atual distribuição global disjunta das florestas tropicais sazonalmente secas (SDTF), abrigando várias espécies endêmicas pertencentes à clados monofiléticos e geologicamente antigos (como é o caso das Detarieae sul-americanas *Barnebydendron* e *Goniorrhachis*, além de muitas outras leguminosas lenhosas) também corroboraria o caráter ancestral daqueles ambientes secos e dos biomas suculentos (Pennington *et al.*, 2009).

Durante o Paleoceno e ao longo do Eoceno, incitadas pelos períodos de excepcional aquecimento global (ótimos climáticos) e pelo grande alcance da zona tropical, aquelas linhagens ancestrais se dispersaram através da Eurásia, América do Norte e África, alcançando também a América do Sul, ao mesmo tempo em que colonizavam e se adaptavam a outros tipos de ambientes (Schrire *et al.*, 2005a,b). Neste mesmo período paleógeno passaram a se diversificar rapidamente, o que resultou no surgimento das três subfamílias tradicionalmente reconhecidas, conforme indicam o registro fóssil e as estimativas moleculares (Lavin *et al.*, 2004; 2005). Muitos clados de “Caesalpinioideae”, por exemplo, parecem ter sua divergência inicial datada no Neopaleoceno e durante o Eoceno (Bruneau *et al.*, 2008), também enquanto ocorriam vários episódios de ótimos climáticos (Beerling e Royer, 2011).

Vários gêneros que hoje são muito representativos da assembleia da Mata Atlântica do sudeste, todos com margens foliares inteiras como, por exemplo, *Barnebydendron*, *Bauhinia*, *Caesalpinia*, *Copaifera*, *Goniorrhachis*, *Hymenaea*, *Melanoxylon*, *Peltogyne*, *Senna* e *Schizolobium* (Apêndice 3), descendem de clados caesalpinioídeos (clados *Cassia*, *Caesalpinia*,

Cercideae, Detarieae e *Peltophorum*) cuja divergência inicial foi datada no limite Paleoceno/Eoceno, e início e meio do Eoceno (Bruneau *et al.*, 2008; Marazzi e Sanderson, 2010).

A relativamente antiga (paleógena) associação entre leguminosas e climas quentes parece justificar a alta incidência de margens inteiras das espécies da família hoje na região neotropical. Por exemplo, *Barnebydendron* e *Goniorrhachis*, que formam os ramos mais profundos da tribo Detarieae, tiveram ancestrais que surgiram em algum momento próximo da gênese deste clado, estimada no início do Eoceno (Bruneau *et al.*, 2008). A divergência dos gêneros *Cassia* e *Senna* também remonta ao início do Eoceno, enquanto que o surgimento dos maiores subclados dentro de *Senna* ocorreu entre o Eoceno médio e o início do Oligoceno (Marazzi e Sanderson, 2010).

Por outro lado, outras linhagens de leguminosas parecem ter uma história evolutiva não tão antiga, mas sim, vinculada ao Neógeno. O gênero *Schizolobium*, por exemplo, deve ter surgido em algum momento entre o início e meio do Mioceno, e a divergência de suas variedades ocorreu só no final desta época (Margis *et al.*, 2011). A maior parte das espécies de *Senna* listadas no Apêndice 3 (p. ex. *S. cana*, *S. macranthera*, *S. multijuga*, *S. velutina*, todas representantes do subclado derivado NEF, com nectários extraflorais) divergiu somente a partir do Plioceno, com exceção de *S. silvestris*, pertencente a um subclado mais antigo, tendo divergido ainda no início do Mioceno (Marazzi e Sanderson, 2010).

Várias outras linhagens muito diversas na Mata Atlântica (p. ex. *Dalbergia*, *Hymenaea* e *Inga*, Apêndice 3) e também em outros domínios fitogeográficos, divergiram e se diversificaram apenas mais recentemente, durante o Quaternário. Este é o caso da Mimosoideae *Inga*, que especiou nas florestas da bacia amazônica nos últimos 2 Ma, dali dispersando para outros

blocos florestais durante o Pleistoceno (Pennington *et al.*, 2009), além da Papilionoideae *Dalbergia nigra* e das “Caesalpinioideae” *Hymenaea courbaril* e *H. stagnocarpa* (e variedades), cujas histórias evolutivas estão relacionadas aos eventos glaciais pleistocenos que afetaram a expansão/ contração das florestas atlânticas e dos cerrados no Brasil (Ramos *et al.*, 2007, 2009; Ribeiro *et al.*, 2011).

Constituindo exceções, dentes nas margens foliares (como exemplificado por *Zollernia ilicifolia*, uma espécie da tribo Swartzieae ocorrente na área de estudo, Apêndice 3), estão presentes somente nas leguminosas papilionóideas (Klitgaard e Lewis, 2010). A subfamília Papilionoideae, junto com alguns dos grupos mais derivados de “Caesalpinioideae” e com Mimosoideae, forma o clado mais terminal na filogenia de Fabaceae. Mesmo contendo as tribos consideradas “mais derivadas” dentro da família, evidências fósseis e estimativas de tempo indicam que sua divergência inicial é tão antiga quanto à de grupos de “Caesalpinioideae”, entre o fim do Paleoceno e meio do Eoceno (Lavin *et al.*, 2005; Bruneau *et al.*, 2008).

Apesar da atual distribuição cosmopolita de Papilionoideae, cabe ressaltar que boa parte de seus representantes ocorre em regiões subtropicais e temperadas, aos quais comumente estão associados o hábito herbáceo e a presença de dentes nas folhas (p. ex. tribo Trifolieae), Wojciechowski (2006). Curiosamente, Quillajaceae, a divisão mais profunda na ordem Fabales e possivelmente o clado-irmão de Fabaceae (Bruneau *et al.* 2008), encontra-se também distribuída exclusivamente em regiões temperadas da América do Sul, com espécies portadoras de folhas serreadas, cujos dentes diminutos terminam em hidatódios (Culham, 2007).

Resumo da análise da afiliação fitogeográfica. Como resumido na Figura 6.10, as linhagens aqui discutidas tiveram distintos contextos paleoclimáticos para seus pontos de

partida (evolução ancestral), e também para sua evolução mais recente (diversificações), o que resultou na particular distribuição dos tipos de margens foliares hoje observadas em Lauraceae, Myrtaceae, Rubiaceae e Fabaceae, cujos padrões são difíceis de se interpretar.

Por exemplo, apesar do fato de que todas as lauráceas viventes sejam lisas e de que a história evolutiva do complexo *Ocotea* indique eventos de diversificação coincidentes e restritos aos ótimos climáticos eocenos e miocenos, o registro fóssil nos surpreende com folhas de Lauraceae denteadas (Fig. 6.10). Em contraposição, parece que certas linhagens não foram influenciadas pelos climas frios vigentes durante sua evolução ancestral oligocena (Tribo Myrteae) e aparentemente mantiveram o legado de margens lisas em todos os sobreviventes modernos (Fig. 6.10). Em resumo, cada linhagem tem uma história evolutiva muito particular, e ao se procurar padrões que se encaixem nas expectativas teóricas simplificadas das relações *margens lisas-climas quentes/ dentes-climas frios* hoje observadas, esbarramos na complexidade de cada história e de suas exceções. Outro fator complicador que a presente análise também não levou em consideração são as possíveis extinções que ocorreram ao longo da evolução daquelas linhagens, cujos eventos e magnitude são desconhecidos.

O que se pode depreender da presente tentativa de análise da influência da afiliação fitogeográfica é que a plasticidade torna-se a característica mais importante na evolução da margem foliar de angiospermas. As linhagens são portadoras de uma dada característica imposta pela filogenia, mas o impacto do ambiente pode ou não modificar este legado, com a “finalidade” de se aumentar a sua capacidade adaptativa (Nicotra *et al.*, 2011). Além disso, adaptações às mudanças climáticas podem envolver outros aspectos da biologia da planta, e não necessariamente a margem foliar é a única resposta fenotípica ao clima (Chave *et al.*, 2009).

Estudos focados no mapeamento detalhado da evolução da margem foliar em linhagens particulares (seus tempos de origem, diversificações, extinções e contexto climático), integrados com outros estudos de possíveis respostas fenotípicas ao clima (como anatomia, fisiologia e estratégias ecológicas) poderão contribuir para uma melhor compreensão deste assunto.

Clado (Família)	Margem ⁽¹⁾	Exceções ⁽²⁾	Evolução ancestral (Época/ Clima/ Local)	Evolução mais recente (Época/ Clima/ Local)
complexo <i>Ocotea</i> (Lauraceae)	Lisa	<i>Bandulskaia aestuaria</i> (Eoceno, Tasmânia)	Eoeoceno/ Quente/ Boreotrópicos úmidos	Mioceno/ Quente/ América do Sul
clado <i>Hennecartia- Mollinedia</i> (Monimiaceae)	c/ Dentes	-	Oligoceno/ Frio/ cone sul da América do Sul	Mioceno médio/ Quente/ compartimento sul da Floresta Atlântica
tribo Myrteae (Myrtaceae)	Lisa	Certas Myrtales (Combretaceae, Lythraceae, Onagraceae)	Oligoceno/ Frio/ cone sul da América do Sul (<i>Myrceugenia</i> : Paleoceno/ Quente?) e <i>Myrcia</i> s.l.	Mioceno médio/ Quente/ especialmente o compartimento sul da Floresta Atlântica
subfamília Cinchonoideae (Rubiaceae)	Lisa	Certos gêneros asiáticos de Rubiaceae	Neopaleoceno e Eoeoceno/ Quente/ Boreotrópicos úmidos	Neoligoceno, Mioceno e Plioceno/ Frio/ Andes sul-americanos
clado <i>Cassia</i> , clado <i>Peltophorum</i> (Fabaceae)	Lisa	Papilionoideae (<i>Zollernia</i>); Quillajaceae (Fabales)	Paleoceno–Eoceno, (Eoeoceno, Eoceno médio)/ Quente/ Boreotrópicos secos (Tethys) e úmidos	<i>Cassia</i> e <i>Senna</i> : Eoceno– Oligoceno/ Frio/ ?; <i>Schizolobium</i> : Mioceno/ Quente/ compartimento sul da Floresta Atlântica

Figura 6.10, Quadro-resumo da possível associação entre tipo de margem foliar e a história evolutiva/ paleoclimática de clados neotropicais selecionados (ver referências ao longo do texto). ⁽¹⁾Tipo de margem predominantemente observado nas atuais espécies neotropicais; ⁽²⁾Exceção ao tipo de margem predominante no grupo, incluindo-se exceções observadas em linhagens proximamente relacionadas, viventes ou fósseis, ou de outras regiões biogeográficas; (-) Não há exceção documentada para o tipo de margem predominante. No quadro, as cores denotam o clima predominante: Alaranjado = Quente, Azulado = Frio.

RESULTADOS E DISCUSSÃO: APLICAÇÃO DA LMA NAS PALEOFLORAS FONSECA E GANDARELA

Seguindo-se os métodos já apresentados, aplicou-se a LMA nas paleofloras Fonseca e Gandarela. Ao todo foram avaliados 40 diferentes tipos morfológicos de folhas conhecidos para a flora fóssil da Formação Fonseca (Tab. 6.8), e 20 para a Bacia de Gandarela (Tab. 6.9),

quantidade dentro do limite recomendado de pelo menos 20 tipos (ou espécies) diferentes para a Análise da Margem Foliar (Wolfe, 1993; Burnham *et al.*, 2005).

As tabelas 6.8 e 6.9, a seguir, relacionam os tipos foliares compilados, indicando o nome da espécie fóssil/ morfotipo e a presença (ou não) de dentes nas margens, além de informações sobre a espécie ou família moderna comparada na tentativa de determinação taxonômica.

Tabela 6.8. Tipos de folhas de angiospermas não monocotiledôneas (40 tipos) da Formação Fonseca, compiladas da literatura mais dados do presente estudo.

Nome/ Morfotipo ¹	Espécie/ Família comparada ²	Hábito ³	Margem foliar	Fonte(s)
<i>Abuta duartei</i>	<i>A. candollei</i> (Menispermaceae)	Liana	ND	Oliveira-e-Silva (1982)
<i>Annona carnavalii</i> / ≈ Morfotipo FS07	<i>A. acutiflora</i> (Annonaceae)	Arbóreo	ND	Duarte (1958)/ Presente estudo
<i>Annona lamegoi</i>	<i>A. angustifolia</i> (Annonaceae)	Arbustivo	ND	Duarte (1958)
<i>Annona oliveirae</i>	<i>A. montana</i> (Annonaceae)	Arbóreo	ND	Duarte (1958)
<i>Arrabidaea</i> sp.	<i>Arrabidaea</i> sp. (Bignoniaceae)	Arbustivo	ND	Berry (1935)
<i>Banisteria oblongifolia</i>	<i>Banisteriopsis</i> sp. (Malpighiaceae)	Liana, Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Caesalpinia echinataformis</i> / ≈ <i>Cassia mirandae</i> / ≈ Morfotipo FS01 (<i>Detarieaephyllum echinataformis</i>)	<i>C. echinata</i> / <i>Senna multijuga</i> / Detarieae s.l. ou clado <i>Peltophorum</i> (Fabaceae)	Arbustivo, Arbóreo	ND	Berry (1935)/ Oliveira-e-Silva (1982)/ Presente estudo
<i>Cassia adumbrata</i>	<i>Senna pilifera</i> (Fabaceae)	Arbustivo	ND	Oliveira-e-Silva (1982)
<i>Cassia fonsecana</i>	<i>Cassia</i> (Fabaceae)	Vários	ND	Berry (1935)
<i>Cassia obtusatafolia</i>	<i>C. obtusata</i> (Fabaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Cedrela campbelli</i> / ≈ Morfotipo FS04	<i>Cedrela odorata</i> (Meliaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)/ Presente estudo
<i>Chondrodendron brasiliense</i>	<i>C. platiphyllum</i> (Menispermaceae)	Liana	ND	Dolianiti (1949)
<i>Combretum crandalii</i> / ≈ Morfotipo FS10	<i>C. rotundifolium</i> (Combretaceae) ou Euphorbiaceae (?)	Arbustivo	ND	Oliveira-e-Silva, (1982)/ Presente estudo

<i>Combretum fonsecanensis</i> / ≈ Morfotipo FS09	<i>C. duarteanum</i> (Combretaceae) ou Fabaceae (?)	Arbóreo	ND	Berry (1935)/ Oliveira-e-Silva (1982)/ Presente estudo
<i>Erythrochiton bahiense</i>	<i>E. brasiliensis</i> (Rutaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
Folha crenada 1	Indeterminada	-	C	Oliveira-e-Silva (1982)
Folha crenada 2	Indeterminada	-	C	Oliveira-e-Silva (1982)
Folha crenada 3	Indeterminada	-	C	Oliveira-e-Silva (1982)
<i>Homalanthus prenutans</i>	<i>H. nutans</i> (Euphorbiaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Jacaranda tertiaria</i>	<i>J. mimosifolia</i> (Bignoniaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Labatia fonsecana</i>	<i>Pouteria salicifolia</i> (Sapotaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Luehea roxoi</i>	<i>L. grandiflora</i> , <i>L. paniculata</i> (Malvaceae s.l.)	Arbóreo	S	Dolianiti (1950)
Mimosoideae 1/ ≈ Morfotipo FS03	<i>Calliandra</i> , <i>Enterolobium</i> (Fabaceae)	Arbustivo, Arbóreo	ND	Oliveira-e-Silva (1982)/ Presente estudo
Morfotipo FS02	Fabaceae ("Caesalpinioideae"?)	Vários		Presente estudo
Morfotipo FS06	Indeterminado (Lauraceae, Monimiaceae, Rutaceae?)	-	ND	Presente estudo
Morfotipo FS08 (<i>Terminalia</i> <i>palaeopubescens</i>)	<i>Terminalia</i> , <i>Buchenavia</i> (Combretaceae)	Arbóreo	ND	Presente estudo
Morfotipo FS12	<i>Myrcia</i> s.l. (Myrtaceae)	Arbóreo ou Arbustivo	ND	Presente estudo
Morfotipo FS13	<i>Curitiba</i> (Myrtaceae)	Arbóreo	ND	Presente estudo
<i>Myrcia perfecta</i>	<i>M. splendens</i> (Myrtaceae)	Arbóreo	ND	Oliveira-e-Silva (1982)
<i>Myrciaria abscondita</i> (≈ <i>Labatia fonsecana</i>)	<i>Plinia trunciflora</i> (Myrtaceae)	Arbóreo	ND	Oliveira-e-Silva (1982)
<i>Myrsine brasiliana</i> / ≈ Morfotipo FS11	<i>M. coriacea</i> (Primulaceae) ou Myrtaceae (<i>Myrcia</i> s.l., <i>Eugenia</i> ; <i>Syzygiodes</i> <i>americana</i> †)	Arbustivo, Arbóreo	ND	Berry (1935)/ Presente estudo
<i>Oxandra emygdiaria</i>	<i>O. euneura</i> (Annonaceae)	Arbóreo	ND	Duarte (1958)
<i>Sapindus presaponaria</i>	<i>S. saponaria</i> (Sapindaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Sapindus</i> sp.	<i>Sapindus</i> (Sapindaceae)	Arbustivo	ND	Berry (1935)

<i>Siparuna preguayensis</i> / ≈ Morfotipo FS05	<i>S. guianensis</i> (Siparunaceae) ou Lauraceae (?)	Arbóreo	ND	Berry (1935)/ Presente estudo
<i>Terminalia maxima</i>	<i>T. catappa</i> (Combretaceae)	Arbóreo	ND	Berry (1935)
<i>Tibouchina dolianitii</i>	<i>T. maximiliana</i> , <i>T. thereminiana</i> (Combretaceae)	Arbustivo	ND	Duarte (1956)
<i>Tibouchina santosii</i>	<i>T. benthamiana</i> (Melastomataceae)	Subarbustivo	ND	Duarte (1956)
<i>Triptolemea tertiaria</i>	<i>T. glabra</i> = <i>Dalbergia</i> <i>frutescens</i> (Fabaceae)	Arbustivo, Liana	ND	Berry (1935)
<i>Vochysia cunhae</i>	<i>V. elliptica</i> (Vochysiaceae)	Arbóreo	ND	Oliveira-e-Silva (1982)

(¹) Identificação da espécie ou morfotipo foliar fóssil. (²) A afinidade taxonômica é tentativamente apresentada por comparação através de similaridades morfológicas superficiais com espécies/ famílias modernas ou fósseis, representando-se apenas uma proposta taxonômica (“best guess”) que não necessariamente é a real afinidade do fitofóssil, conforme recomendam Wing *et al.* (2009). (³) Hábito da espécie/ família moderna (ou fóssil) comparada, quando determinada. **Margem foliar:** ND = Não denteada (sem dentes, inteira); **C** = Crenada; **S** = Serreada (ambos os tipos de margens com dentes estão destacados em **negrito**).

Tabela 6.9. Tipos de folhas de angiospermas não monocotiledôneas (20 tipos) da Bacia de Gandarela, compiladas da literatura mais dados do presente estudo.

Nome/ Morfotipo ¹	Espécie/ Família comparada ²	Hábito ³	Margem foliar
<i>Cassia adumbrata</i> *	<i>Senna pilifera</i> (Fabaceae)	Arbusto	ND
<i>Dictyoloma beckeri</i> *	<i>Dictyoloma vandellianum</i> (Rutaceae)	Árvore	ND
<i>Hirtella perfecta</i> *	<i>H. brachystachya</i> (Chrysobalanaceae)	Arvoreta	ND
<i>Licania angustata</i> *	<i>Licania mollis</i> (Chrysobalanaceae)	Árvore	ND
<i>Licania gandarelensis</i> *	<i>Licania rigida</i> (Chrysobalanaceae)	Árvore	ND
<i>Myrciaria abscondita</i> *	<i>Myrciaria trunciflora</i> (Myrtaceae)	Árvore	ND
<i>Qualea incisa</i> *	<i>Qualea gestasiana</i> (Vochysiaceae)	Arvoreta	ND
<i>Sapindus ferreirai</i> *	<i>Sapindus saponaria</i> (Sapindaceae)	Árvore	ND
Morfotipo GR01	Malvaceae s.l. (?), Anacardiaceae (?)	-	S/C
Morfotipo GR02	Moraceae (?), Fabaceae (?)	-	ND
Morfotipo GR03	Lauraceae (?), <i>Laurophyllum</i> (?)	-	ND
Morfotipo GR04	“Dicotiledônea” indeterminada	-	ND
Morfotipo GR05	“Dicotiledônea” indeterminada	-	ND
Morfotipo GR06	“Dicotiledônea” indeterminada	-	ND
Morfotipo GR07	Annonaceae (?), Anacardiaceae (?)	-	ND
Morfotipo GR08	<i>Caesalpinia</i> , <i>Dalbergia</i> (Fabaceae) (?)	-	ND

Morfotipo GR09	Lauraceae (?), Anacardiaceae (?)	-	ND
Morfotipo GR10	Chrysobalanaceae (?)	-	ND
Morfotipo GR11	Chrysobalanaceae (?)	-	ND
Morfotipo GR12	“Dicotiledônea” indeterminada	-	ND

(¹) Identificação da espécie ou morfotipo foliar fóssil. Fonte: Aqueles seguidos por asterisco (*) foram descritos como novas espécies por Duarte (1972) e Duarte e Mello-Filha (1980) e, o restante dos morfotipos é apresentado e descrito pelo presente estudo. (²) A afinidade taxonômica é tentativamente apresentada, por comparação, através de similaridades morfológicas superficiais com uma espécie/ família moderna ou fóssil, representando-se apenas uma proposta taxonômica (“*best guess*”), o que não necessariamente é a real afinidade do fitofóssil, conforme recomendam Wing *et al.* (2009). (³) Hábito da espécie/ família comparada, quando determinada. **Margem foliar:** ND = Não denteada (sem dentes); **S/C** = Serreada/ Crenada (destacado em **negrito**).

Proporções de margens não denteadas. As proporções (pE) obtidas para Fonseca e Gandarela foram então comparadas com aquelas já publicadas de localidades modernas na América do Sul e também com outras localidades fósseis do hemisfério sul (Tab. 6.10).

Visando-se comparações razoáveis entre as localidades fósseis, foram selecionadas aquelas: (1) com pelo menos vinte tipos foliares conhecidos; (2) situadas na América do Sul (ou se provenientes de região fitogeográfica distinta, ao menos com uma história biogeográfica paleógena compartilhada, como é o caso de Antártica e Austrália, continentes originalmente gondwânicos e interconectados); e (3) preferencialmente com idades próximas do intervalo Neoeoceno–Eoligoceno, tanto paleógenas quanto neógenas.

Assim como notado atualmente para as localidades de floresta atlântica ombrófila e semidecíduas na região de Minas Gerais (entre 0,78–0,87, pE médio = 0,84, presente estudo) e em tipos variados de florestas sul-americanas do domínio amazônico (entre 0,80 e 1,00, cuja pE máxima foi obtida em uma amostra de floresta de igapó, em Belém, PA, Kowalski, 2002), Fonseca e Gandarela tiveram também uma abundância relativa de espécies lisas muito alta (0,90 e 0,95, respectivamente, Tab. 6.10), corroborando o caráter tropical já sugerido para estas

paleofloras em estudos anteriores (Berry, 1935; Lima e Salard-Chebouldaeff, 1981; Oliveira-e-Silva, 1982; Burnham e Johnson, 2004), inclusive através de outras linhas de evidência, como da paleoartropodologia (Emerson, 1965).

Tabela 6.10, Proporção de margens inteiras (pE) de floras paleógenas e neógenas meridionais comparadas com o presente estudo (**negrito**), listadas por continente e em ordem crescente de idade.

Flora fóssil	Idade/ Localização	Nº spp ¹	Nº Dente ²	pE ³	Fonte
<u>América do Sul:</u>					
Jakokkota	Neomioceno (BOL)	31	10	0,68	Gregory-Wodzicki <i>et al.</i> (1998)
Boca Pupuya	Mioceno médio (CHI)	27	3	0,88	Hinojosa e Villágran (2005)
Matanzas	Eomioceno (CHI)	28	13	0,54	Hinojosa e Villágran (2005)
Gandarela	Neoeoceno–Eomioceno (BRA)	20	1	0,95	Presente estudo
Fonseca	Neoeoceno–Eoligoceno (BRA)	40	4	0,90	Presente estudo
Laguna del Hunco	Eoceno médio (ARG)	131	65	0,50	Wilf <i>et al.</i> (2005a)
Ligorio Márquez	Eoeoceno (CHI)	55	21	0,62	Hinojosa <i>et al.</i> (2006, 2010)
Cerrejón	Neopaleoceno (COL)	45	10	0,78	Wing <i>et al.</i> (2009)
<u>Austrália e Antártica:</u>					
Kiandra	Eomioceno (AUS)	20	7	0,72	Greenwood <i>et al.</i> (2004)
Cethana	Eoligoceno (AUS)	30	23	0,23	Greenwood <i>et al.</i> (2004)
West Dale	Eoceno-Oligoceno (AUS)	29	12	0,60	Greenwood <i>et al.</i> (2004)
Golden Grove	Eoceno médio (AUS)	21	6	0,71	Greenwood <i>et al.</i> (2004)
Anglesea	Eoceno médio (AUS)	28	10	0,65	Greenwood <i>et al.</i> (2004)
Dragon Glacier	Eoceno médio (IKG)	37	26	0,29	Hunt e Poole (2003), Greenwood <i>et al.</i> (2004)

⁽¹⁾Número total de tipos foliares avaliados na LMA; ⁽²⁾Número de tipos foliares com margens denteadas;

⁽³⁾Proporção de folhas de angiospermas não monocotiledôneas de margens inteiras; Localização: ARG = Argentina, AUS = Austrália, BRA = Brasil, BOL = Bolívia, CHI = Chile, COL = Colômbia, IKG = Ilha do Rei Jorge (Antártica).

Caracteristicamente, nas regiões tropicais modernas e, sobretudo nas florestas neotropicais da América do Sul, são observadas as maiores proporções de espécies com margens não denteadas (Wolfe, 1979; Adams *et al.*, 2008), e de maneira surpreendente, mesmo naquelas localidades de altitude elevada (Kowalski, 2002).

A distribuição entre pE e MAT das localidades modernas na América do Sul deixa em evidência o seguinte padrão que parece ser mais dependente da latitude do que do regime de

chuvas (floresta pluvial, floresta úmida, floresta estacional, savana ou cerrado) ou da altitude (terras baixas até alto-montanas): as florestas dentro da faixa tropical no geral apresentam pEs superiores a 70% (Kowalski, 2002; dados do presente estudo) ao passo que as extra-tropicais comumente têm menos do que 60% das espécies de margens lisas, como as florestas esclerófilas a mediterrânicas do Chile, e úmidas do norte da Patagônia (Hinojosa *et al.*, 2010).

Interessante notar que certos tipos de florestas, como é o caso de boa parte do compartimento sul da Floresta Atlântica brasileira, situado na fronteira entre o cone sul e a porção norte da América do Sul possivelmente apresenta valores de pE intermediários entre aqueles opostos. Uma análise preliminar das florestas ombrófilas mistas, por exemplo, cujo núcleo está situado na região sul do Brasil, revela que das 326 espécies arbóreas/arborescentes de “dicotiledôneas” ali inventariadas, 89 apresentaram dentes (lista original por Saueressig, 2012), o que resultaria em uma pE de 0,72, valor que não é tão alto quanto o das florestas mais setentrionais e nem tão baixo quanto o das mais meridionais (ver pEs em Kowalski, 2002 e Hinojosa *et al.*, 2010). Seguindo esta tendência, a contagem em uma localidade com floresta ombrófila mista em Santa Catarina (inventário original por Herrera *et al.*, 2008) revelou que 22 das 70 espécies de “dicotiledôneas” arbóreas eram denteadas, gerando-se uma pE de 0,68.

As proporções obtidas em Fonseca e Gandarela contrariam, em parte, as expectativas teóricas das relações entre pE e MAT porque apresentam valores não esperados para paleolatitudes médias, inclusive superando proporções de floras fósseis oriundas de paleolatitudes mais baixas. Ao invés disto, esperaria-se uma maior quantidade de folhas denteadas nas assembleias de Fonseca e Gandarela devido a: (1) sua localização pretérita estar quase 5° mais ao sul do que hoje em dia (durante o intervalo Eoceno–Oligoceno, sua

paleolatidade teria sido de aproximadamente 25° S, conforme reconstruções do ODSN, 2011); e (2) sua relativa proximidade geográfica com as floras mais austrais do continente. Esta proximidade facilitaria a entrada de elementos que teriam evoluído no cone sul da América do Sul. Esta região, por sua vez, era a porta de entrada (via rota Antártica) de linhagens que, supostamente, teriam evoluído mais frequentemente margens denteadas em resposta às condições mais frias iniciadas a partir de 34–35 Ma (Hinojosa *et al.*, 2010).

Dentro do conjunto aqui comparado de floras fósseis (Tab. 6.10), uma pE tão alta quanto as de Fonseca e Gandarela foi observada apenas para Boca Pupuya (0,88) no Chile, o que também não seria esperado dada a paleolatidade alta (37° S) desta localidade (Hinojosa e Villágran, 2005), mas o que talvez pudesse ser justificado pelo contexto climático do Mioceno médio, possivelmente durante um ótimo climático.

Na direção contrária, Cerrejón (Colômbia), a mais antiga (Neopaleoceno, 58 Ma) dentre as paleofloras comparadas, forneceu um pE de 0,78 (Tab. 6.10) que é inferior ao de Fonseca e Gandarela. Este valor não coaduna com sua paleolatidade praticamente equatorial (5,5° N) nem com as fortes evidências de que ali prevalecera um clima megatérmico excepcionalmente quente (MAT próxima a 30°C, Wing *et al.*, 2009), inclusive corroborado pela surpreendente descoberta da maior serpente boídea que já existiu, *Titanoboa cerrejonensis* (Head *et al.*, 2009).

Ao discutirem os dados da análise da margem foliar em Cerrejón, Wing *et al.* (2009) supuseram que o baixo valor calculado de pE fez com que fossem geradas, pela maioria dos modelos, paleotemperaturas possivelmente inferiores à real, atribuindo isto a uma limitação tafonômica e ecológica do tipo de paleoambiente deposicional, além de um problema de calibração dos modelos aplicados. Na assembleia de Cerrejón, depositada em uma planície

costeira, com mosaicos de subambientes fluviais, lacustres e estuarinos, estariam super-representadas angiospermas denteadas que preferencialmente habitariam locais encharcados, resultando no efeito denominado de “*freshwater-margin*” por Kowalski e Dilcher (2003).

Entretanto, condições de deposição análogas às de Cerrejón (substrato encharcado) foram descritas tanto para a Formação Fonseca (planícies de inundações associadas a um sistema fluvial) quanto para a Bacia de Gandarela (flúvio-lacustres), e mesmo assim, tais assembleias não apresentaram grandes quantidades de folhas denteadas associadas. Já a flora da Formação Itaquaquecetuba (Bacia de São Paulo), talvez correlata das paleofloras de Minas Gerais e também sepultada em condições flúvio-lacustres, parece ter uma maior quantidade de espécies denteadas. O conhecimento de sua diversidade é ainda preliminar visto que somente dez morfotipos foliares de dicotiledôneas foram descritos, mas em quatro deles foram notadas margens denteadas (Fittipaldi *et al.*, 1989), prenunciando que em termos de pE, a Formação Itaquaquecetuba talvez fosse mais similar à Formação Cerrejón.

Por comparação, Fonseca e Gandarela podem então representar exceções do efeito da “*freshwater-margin*”, embora não se possa descartar completamente a possibilidade de que as coleções de espécimes existentes sejam enviesadas. O caráter parcial das amostras coletadas em Fonseca e Gandarela pode ficar especialmente evidente quando se compara, em termos de diversidade, as assembleias de Cerrejón, Ligório Marquez e Laguna del Hunco (Tab. 6.10) e que, portanto, o pE elevado das paleofloras de Minas Gerais pode ser apenas um atributo preliminar, dado que o número total de espécies pode ser bem superior. Novas coletas com rigoroso controle estratigráfico nestes sítios fossilíferos poderão responder a esta questão.

Embora o tamanho da amostra possa representar um fator limitante, a comparação de pE entre Fonseca/ Gandarela e com as outras floras fósseis parece ser consistente já que todas incluem na análise pelo menos duas dezenas de tipos diferentes de folhas de angiospermas. Com exceção de Ligório Marquez (Eoceno do Chile) e Laguna del Hunco (Eoceno médio da Argentina), excepcionalmente biodiversas (com respectivamente 55 e 131 tipos), em todas as outras assembleias comparadas foram amostrados entre 20 e 40 tipos (Tab. 6.10), quantidade que é mais comumente documentada para o registro cenozoico (Greenwood, 2007). Então, se considerado o número mínimo de 20 espécies, o tamanho da amostra não deve representar uma limitação na aplicação da LMA, pois o erro da estimativa é diluído quando praticamente nenhuma espécie responde por uma contribuição desproporcional sobre o total, como já demonstrado por Burnham *et al.* (2005).

Estimativas de paleo MAT geradas. Na seleção das equações para se inferir as condições paleotérmicas de Fonseca e Gandarela, em um primeiro momento, levou-se em consideração a habilidade do modelo em se prever as temperaturas das localidades modernas de floresta atlântica da região de Minas Gerais, durante o teste de aplicabilidade. Como aqui testado anteriormente, os modelos 3 (SA) e 4 (TSA) foram os mais hábeis, com a ressalva de que as temperaturas das localidades mais altas e frias não foram apropriadamente preditas. Com o intuito de se verificar como se comportariam as estimativas pelos outros modelos que não foram tão aptos no referido teste de aplicabilidade, compararam-se também os resultados gerados pelo modelo 1 (AMER).

Em adição, visando-se contrastar as predições oriundas de dados estritamente sul-americanos, foram aplicadas também as equações de outros dois modelos, que, devido às

especificidades de seus respectivos conjuntos de dados, foram propostos na literatura na tentativa de se aumentar a acurácia de suas inferências paleoclimáticas: o modelo australiano (AUST) de Greenwood *et al.* (2004), e o modelo norte-americano *Warmer/ Wet* (WARM) de Kowalski e Dilcher (2003), comentados a seguir.

No primeiro deles, a reta de regressão linear (pE-MAT) obtida a partir de florestas tropicais úmidas da Austrália teve aproximadamente a mesma inclinação observada com as florestas do continente americano e do leste asiático, fato que Greenwood *et al.* (2004) interpretaram como uma possível resposta evolutiva globalmente convergente da forma foliar em relação à temperatura. Contudo, os locais modernos australianos tenderam a apresentar um número bem menor de espécies denteadas em relação às localidades asiáticas ou americanas de mesma temperatura, o que seria justificado, segundo os mesmos autores, pela possível combinação dos seguintes fatores: (1) deriva do continente australiano em direção ao equador durante o Cenozoico e seu relativo isolamento em relação às áreas-fonte de vegetações mais tolerantes ao frio; (2) ausência de grandes cadeias de montanhas para o desenvolvimento e/ou refúgio de linhagens adaptadas ao frio; (3) extinções pleistocenas de linhagens subtropicais/temperadas, e (4) a ausência quase que total de espaços ecológicos, hoje na Austrália, compostos por florestas de clima frio.

A aplicação deste modelo australiano na predição de temperaturas das próprias floras cenozoicas da Austrália gerou estimativas de temperatura significativamente mais frias do que as de outras regressões de LMA publicadas. Greenwood *et al.* (2004) concluíram então que, como uma abordagem mais conservadora, o modelo australiano deveria ser usado como um estimador da temperatura média mínima, enquanto que os outros modelos, como estimadores

das temperaturas médias máximas, justamente por se desconhecer o tempo e a magnitude das extinções de linhagens adaptadas aos climas frios durante o Cenozoico da Austrália.

Embora estas conclusões sejam mais apropriadamente aplicadas em análises com localidades australianas, podemos extrapolar suas implicações para o presente estudo porque: (1) muitos dados botânicos (fósseis e modernos) confirmam a conexão florística, via rota austral-antártica paleógena, da Austrália com a América do Sul, (2) assim como notado hoje nas florestas australianas, as florestas atlânticas aqui analisadas tenderam a apresentar um número menor de espécies denteadas em relação às outras localidades de mesma temperatura.

Quanto ao segundo modelo, *Warmer/ Wet*, Kowalski e Dilcher (2003) observaram que, em localidades modernas do leste norte-americano, vegetações crescendo em ambientes com solo predominantemente encharcado (planícies de inundação, pântanos e lagos) exibiam uma proporção de folhas denteadas maior do que a esperada, o que supostamente afetaria o resultado das inferências climáticas caso estas localidades fizessem parte do conjunto amostrado. Kowalski e Dilcher (2003) provaram então que os modelos tradicionais de regressão geravam subestimativas de paleotemperaturas da ordem de 2,5–10°C, sendo que não incluíam, em sua base de dados, localidades análogas aos sítios de deposição fitofossilífera. Dessa forma, a equação provisória de Kowalski e Dilcher (2003), calibrada com localidades de substrato encharcado, geraria temperaturas mais quentes e apropriadas.

Em resumo, os modelos AUST e WARM vêm sendo aplicados na literatura para gerarem paleotemperaturas mínimas (AUST) ou máximas (WARM) quando as inferências obtidas pelos modelos tradicionais (super ou subestimativas, respectivamente) não se ajustam o suficiente à fisionomia foliar observada (proporção não esperada de espécies com dentes).

Aplicando-se as equações, e como já se esperava devido às altas proporções de margens lisas, todos os modelos individualmente reconstruíram para as localidades fósseis de Fonseca e Gandarela estimativas megatérmicas, ou seja, acima de 24°C (Tab. 6.11). A única exceção foi o modelo australiano (AUST) que gerou valores inferiores, dentro da faixa mesotérmica-megatérmica (22,2°C e 23,5°C, respectivamente). No outro extremo, o modelo norte-americano WARM propiciou temperaturas muito elevadas, que ultrapassaram 34°C (Tab. 6.11).

Quando considerados em conjunto, o valor médio calculado para todos os modelos também estava na faixa megatérmica (Fonseca = 26,9°C e Gandarela = 28,3°C), sendo 1,2°C a menos, se considerados apenas os modelos calibrados por localidades das Américas (AMER, TSA e SA = 25,7°C e 27,1°C, respectivamente), mas de 1,6 até 3°C a mais, quando levados em conta os modelos extremos (AUST e WARM = 28,5°C e 30,1°C, respectivamente), (Tab. 6.11).

Tabela 6.11. Estimativas geradas da média anual de temperatura, paleo MAT (°C), para Fonseca e Gandarela, incluindo-se a média (em destaque) conforme os modelos de LMA considerados.

Localidade	pE	MAT atual	Modelos					Média dos modelos		
			(1) AMER	(3) TSA	(4) SA	AUST	WARM	(1,3,4)	(AUST e WARM)	(todos)
Fonseca	0,90	20,1	27,9	24,7	24,7	22,2	34,9	25,7	28,5	26,9
Gandarela	0,95	17,4	29,4	25,8	26,0	23,5	36,7	27,1	30,1	28,3

Na escala térmica (Peel *et al.*, 2007): temperaturas médias anuais $\geq 24^{\circ}\text{C}$ = megatérmica; entre $20\text{--}24^{\circ}\text{C}$ = mesotérmica-megatérmica; entre $15\text{--}19^{\circ}\text{C}$ = mesotérmica; $< 15^{\circ}\text{C}$ = microtérmica.

Tomando-se como referência a média das estimativas obtidas por todos os modelos (Tab. 6.11), mesmo estando em uma posição geográfica paleógena mais ao sul do que hoje em dia (na latitude aproximada de 25°S [ODSN, 2011], onde hoje está situado o estado do Paraná), foram reconstruídas MATs entre $24\text{--}28^{\circ}\text{C}$ para a região centro sul de Minas Gerais. Atualmente, tal faixa megatérmica é restrita às latitudes 15°S e 5°N do território brasileiro, cobrindo a

totalidade da região norte, grande parte do nordeste, uma parcela significativa do centro-oeste, além do extremo norte de Minas Gerais (que coincide com o âmbito da Caatinga ou Mata Seca mineira, ver Figs. 6.2–3), conforme o mapa de distribuição das médias anuais de temperatura no país (Inmet, 1992). Associadas à maioria destas localidades que registram MATs entre 24–28°C, estão altitudes que caracterizam terras baixas (0–300 m) ou quando muito, submontanhas (até 500 m), próximas de regiões de serras e planaltos (IBGE, 2006).

Se considerados apenas os modelos extremos (AUST e WARM), a inferência da temperatura para Fonseca e Gandarela ficou entre 28–30°C, ou acima de 34°C, quando levado em conta o modelo WARM individualmente (Tab. 6.11). Comparativamente, temperaturas médias tão elevadas ($\text{MAT} \geq 28^\circ\text{C}$), com uma ocorrência bem mais limitada do que a faixa térmica anterior (24–28°C), são registradas apenas em porções restritas da região norte (parte do Amapá, Amazonas, Pará e Roraima) e nordeste (parte do Ceará, Maranhão, Piauí e Rio Grande do Norte), no geral concentradas próximas à zona equatorial (Inmet, 1992).

Atualmente, na região centro sul de Minas Gerais são registradas MATs entre 18–22°C (climas mesotérmicos a mesotérmico-megatérmicos), (Inmet, 1992). Nas localidades modernas de Fonseca e Gandarela, por exemplo, as MATs observadas são de 20,1°C e 17,4°C, respectivamente (RNA, 2004). Mais do que a influência latitudinal, o relevo acidentado da região, caracterizado por planaltos e serras com altitudes médias entre 800–1.300 m, deve responder por grande parte de seus climas mesotérmicos (geralmente denominados de tropical de altitude), com MATs geralmente inferiores a 20°C (IBGE, 2006).

A altitude pretérita de Fonseca e Gandarela não é conhecida, mas se considerada sua evolução tectono-sedimentar (Japsen *et al.*, 2011, 2012), talvez já durante o Paleógeno, aquela

região corresponderia no mínimo a localidades submontanas em um relevo regional planáltico. Apesar disso, os modelos de LMA aplicados indicam que, em termos de pE e paleotemperatura, as assembleias fósseis de Fonseca e Gandarela parecem ser mais similares ao que hoje é observado em localidades de terras baixas (como na Amazônia, ver dados de Kowalski, 2002).

Mesmo tendendo para um declínio paulatino, os níveis de CO₂ atmosférico na passagem do Eoceno para o Oligoceno foram superiores aos atuais 390 ppm estimados (pós-revolução industrial, Beerling e Royer, 2011, ver Fig. 6.1) a ponto de deslocar para cima os intervalos da escala térmica das temperaturas médias continentais naquele tempo. Ou seja, possivelmente a distribuição de paleo MATs megatérmicas por volta de 28–30°C deve ter sido maior do que a atual (atingindo latitudes mais distantes do equador), assim como, se existisse uma escala térmica naquele tempo, provavelmente ela apresentaria limites máximos para cada faixa maiores do que os atuais. Possivelmente, a relativa altitude na região de Fonseca e Gandarela ajudaria a amenizar aquelas temperaturas especialmente durante o verão, ao mesmo tempo em que aumentaria significativamente o efeito orográfico.

Comparações com localidades paleoflorísticas austrais. Como prenunciado pelas altas pEs, as paleotemperaturas geradas para Fonseca e Gandarela através de todos os modelos superaram todas as localidades paleógenas e neógenas comparadas (Tab. 6.12).

Esta situação fica especialmente evidente ao confrontarmos as estimativas obtidas com a flora neopaleocena de Cerrejón (Colômbia). Sua posição praticamente equatorial, a possível paleoaltitude de terras baixas, além das várias fontes de evidências para um clima megatérmico excepcionalmente quente (paleo MAT $\geq$ 28–30°C, Head *et al.*, 2009; Wing *et al.*, 2009) apontam

para alguma deficiência dos modelos em gerar subestimativas para a paleoflora Cerrejón, e em comparação, gerar superestimativas para Fonseca e Gandarela.

Tabela 6.12. Estimativas da média anual de temperatura, paleo MAT (°C), para floras fósseis paleógenas e neógenas do hemisfério sul, geradas a partir da aplicação de modelos de LMA selecionados.

Localidade	pE ¹	MAT atual ²	paleo MAT estimada (modelos)				
			(1) AMER	(3) TSA	(4) SA	AUST	WARM
<i>América do Sul:</i>							
Matanzas (CHI)	0,54	14,6	17,7	16,2	15,4	12,5	21,8
Gandarela (BRA)	0,95	17,4	29,4	25,8	26,0	23,5	36,7
Fonseca (BRA)	0,90	20,1	27,9	24,7	24,7	22,2	34,9
Laguna del Hunco (ARG)	0,50	8,2	16,5	15,3	14,3	11,4	20,4
Ligorio Márquez (CHI)	0,62	6,0	19,9	18,1	17,4	14,6	24,7
Cerrejón (COL)	0,78	28,0	24,5	21,8	21,6	18,9	30,5
<i>Austrália e Antártica:</i>							
Kiandra (AUS)	0,72	16,0	22,8	20,5	20,0	17,3	28,3
Cethana (AUS)	0,23	17,1	8,8	8,9	7,3	4,1	10,6
West Dale (AUS)	0,60	18,0	19,4	17,6	16,9	14,1	24,0
Golden Grove (AUS)	0,71	18,4	22,5	20,2	19,8	17,0	28,0
Anglesea (AUS)	0,65	16,3	20,8	18,8	18,2	15,4	25,8
Dragon Glacier (IKG)	0,29	-10,0	10,5	10,4	8,8	5,7	12,7

(¹) Proporção de folhas de angiospermas com margens inteiras. (²) MAT registrada atualmente na localidade fossilífera. Localização: ARG = Argentina, AUS = Austrália, BRA = Brasil, CHI = Chile, COL = Colômbia, IKG = Ilha do Rei Jorge (Antártica). Modelos preditivos (MAT °C) e equações: **(1)** AMER = Américas, MAT = 28,6pE + 2,24 (Wilf, 1997); **(3)** TSA = América do Sul Tropical, MAT = 23,42pE + 3,6 (Kowalski, 2002); **(4)** SA = América do Sul, MAT = 26,03pE + 1,31 (Hinojosa *et al.*, 2010); AUST = Austrália, MAT = 27,0pE - 2,12 (Greenwood *et al.*, 2004); WARM = *Warmer/ Wet provisional regression*, MAT = 36,3pE + 2,223 (Kowalski e Dilcher, 2003).

Aventou-se a possibilidade do viés tafonômico em Cerrejón (super-representação de espécies denteadas por conta do paleoambiente deposicional com substrato encharcado, Wing *et al.*, 2009), mas condições deposicionais análogas foram observadas em Fonseca e Gandarela, e mesmo assim, não se notou um número muito alto de espécimes denteados nas coleções conhecidas até o momento.

Comparativamente, com as paleofloras eocenas de Laguna del Hunco (Argentina) e Ligório Marquez (Chile) foram obtidas estimativas (Tab. 6.12) mais apropriadas ao contexto paleoclimático e paleolatitudinal na qual se inserem, especialmente por parte dos modelos SA e

AUST, que estimaram paleo MATs entre 11–17°C, que correspondem aproximadamente ao dobro das MATs hoje observadas naquelas latitudes (Tab. 6.12). Isto se ajustaria satisfatoriamente às proporções de margens lisas calculadas a partir das vegetações modernas que habitam latitudes entre 40–50° S na América do Sul, em média entre 0,30–0,40 (Hinojosa *et al.*, 2010). Como esperado, as proporções em Laguna del Hunco e de Ligório Marquez (0,50 e 0,62, Tab. 6.12) são intermediárias entre aquelas observadas nas paleofloras com latitudes menores (p. ex. Fonseca e Gandarela, ou mesmo na equatorial Cerrejón, Tab. 6.12), mas ainda assim superiores às das floras sul-americanas que hoje vivem naquelas latitudes, dada a maior amplitude e âmbito dos climas mesotérmicos durante os ótimos climáticos do Eoceno, em relação ao clima atualmente microtérnico restrito à porção sul da América do Sul.

Quanto às localidades australianas (40° S), em todas as pEs superaram 0,60 (exceto Cethana, Tab. 6.12), sendo próximas às de Laguna del Hunco e Ligório Marquez. Para Anglesea e Golden Grove (Eoceno médio), tais proporções eram esperadas (Tab. 6.12), diferentemente de West Dale, cuja idade coincide com o resfriamento global do Eoceno/Oligoceno. Por cautela, Greenwood *et al.* (2004) adotaram o modelo AUST como estimador de temperaturas mais frias (Tab. 6.12) que melhor se ajustariam à transições climáticas oligocenas.

Este mesmo tipo de argumento pode ser aplicado às paleofloras Fonseca e Gandarela: se a tendência climática foi de mudanças paulatinas para condições mais frias, tais mudanças parecem não ter sido impressas na fisionomia foliar de suas folhas a ponto de serem detectadas pela maioria dos modelos de LMA aplicados. Assim, um estimador de temperatura média como o AUST forneceria paleo MATs entre 22–24°C (Tab. 6.12), que se ajustariam, de maneira mais razoável, ao progressivo contexto de climas frios a partir do Oligoceno.

Capítulo 7. Conclusões

ANÁLISE TAXONÔMICA E FISIONÔMICA: IMPLICAÇÕES AMBIENTAIS, ECOLÓGICAS E EVOLUTIVAS

Dentre os 25 morfotipos de folhas de angiospermas “dicotiledôneas” aqui descritos, a análise taxonômica daqueles que preservaram caracteres morfo-anatômicos informativos (com particularidades no pecíolo, nervação, tricomas e/ou glândulas) reconheceu a possível presença de Lauraceae (FS06, GR03 e GR09), Fabaceae (FS01–03, FS05, FS09 e GR08), Combretaceae (FS08) e Myrtaceae (FS11–13 e GR02) nas floras fósseis de Fonseca e Gandarela.

Em termos de fisionomia foliar (dados compilados do presente estudo e prévios), o conjunto da Formação Fonseca avaliado foi caracterizado por: 40–65% dos morfotipos com ápice acuminado, 80–90% com margem sem dentes, e pelo menos 50% na classe mesófila (valor médio de área laminar 3.700–4.500 mm²). Estes valores satisfazem todos os critérios que definem um arquétipo de floresta tropical pluvial.

Apesar da heterogeneidade ecológica hoje encontrada em alguns subgrupos destas famílias de distribuição global, as exceções não poupam uma generalização da preferência climática para Lauraceae, Fabaceae, Combretaceae e Myrtaceae, sendo todas linhagens essencialmente tropicais. Então, a presente análise concorda com estudos anteriores sobre o conjunto claramente tropical das paleofloras Fonseca e Gandarela, corroborado por outras linhas de evidência, como da paleoentomofauna, fisionomia foliar e micoflora epifoliar associada.

Aquelas famílias identificadas em Fonseca e Gandarela, hoje representadas, p. ex., por *Eugenia*, *Myrcia*, *Ocotea*, *Inga* e *Machaerium*, controlam a maior parte dos recursos ecológicos

nas atuais vegetações da Mata Atlântica e Cerrado no sudeste do Brasil, sobretudo em Minas Gerais e, como indicam os resultados do presente estudo, provavelmente já o faziam nas florestas do Neopaleógeno.

Fabaceae e Lauraceae já dominavam florestas equatoriais pluviais ao norte da América do Sul durante o Neopaleoceno. Myrtaceae, por sua vez, predominava nas florestas pluviais da porção sul pelo menos desde o Eoceno. Dessa forma, a alta diversidade destas famílias termófilas indica influência florística mista nas florestas de Fonseca e Gandarela: tanto do norte, abrigando descendentes da rota boreal-laurasiana (como Fabaceae e Lauraceae, além de Arecaceae, Melastomataceae, Menispermaceae, Rubiaceae, entre outras) quanto do sul, da rota austral-antártica (como Myrtaceae, além de Araucariaceae, Podocarpaceae, Salicaceae, entre outras). Como até por volta do limite Eoceno/Oligoceno as condições que prevaleceram na América do Sul foram quentes e úmidas, mesmo para o cone sul, então todas aquelas linhagens possivelmente expõem um antigo legado de tropicalidade.

Pela composição taxonômica e condições térmicas e de pluviosidade, as formações florestais do compartimento sul da Mata Atlântica brasileira parecem ser as melhores analogias modernas para o tipo de paleovegetação de Fonseca e Gandarela: florestas ombrófilas, com temperaturas e pluviosidade elevadas mantendo um conjunto sempre-verde de árvores de porte alto, tais como “dicotiledôneas” e palmeiras.

Parcialmente comparáveis parecem ser as florestas ombrófilas mistas (= FOM), onde hoje são encontradas tipicamente as famílias Araucariaceae, Podocarpaceae, Lauraceae, Myrtaceae e Euphorbiaceae. Assim como em Fonseca e Gandarela, ali predominam certas angiospermas (Myrtaceae, Fabaceae e Lauraceae), mas também há gimnospermas

(Araucariaceae e Podocarpaceae) imprimindo singularidade à vegetação. Justamente nas florestas atlânticas do compartimento sul é que hoje se observa uma maior influência florística de elementos austral-antárticos e/ou andinos. O registro fóssil de Myrtaceae e de coníferas austrais em Fonseca e Gandarela (e nas bacias do rifte continental do sudeste) corrobora a antiguidade e magnitude desta influência.

Apesar das similaridades taxonômicas em nível de família, as florestas de Fonseca e Gandarela devem ter sido mais quentes do que a moderna FOM (subtropical), porque talvez a posição altimétrica delas fosse menor do que a dos atuais planaltos do sul do Brasil (com altitudes médias de 1.000 m) cobertos por florestas de araucárias. Também contribuíram para condições mais quentes e úmidas, os níveis superiores de CO₂ atmosférico, o maior âmbito da zona tropical e a presença de invernos brandos (e fraca sazonalidade) durante o Neopaleógeno.

Os ~30 milhões de anos decorridos promoveram a extinção de subclados antigos assim como a evolução de novos táxons, mas parece que as mesmas famílias (Fabaceae, Myrtaceae, Podocarpaceae, etc.) têm sido “conservadas” no sudeste brasileiro desde o Neopaleógeno.

Nas florestas de Fonseca e Gandarela, podocarpáceas do subclado Dacrydioide (afins de *Dacrycarpus* e *Dacrydium*, hoje restritos à ecoregião da Malesia) também ocupavam os nichos das coníferas austrais, como documentado pelo registro palinológico (*Dacrydiumites*). Na FOM moderna, isto é uma exclusividade de *Araucaria angustifolia* e de *Podocarpus lambertii* (subclado Podocarpoide). É bem possível que as podocarpáceas dacrydioides de Fonseca e Gandarela tivessem alto requerimento por umidade e intolerância ao frio rigoroso, assim como apontam a distribuição ecológica moderna e fóssil deste grupo de Podocarpaceae tropical.

Pela presença de tricomas simples e pontos glandulares, os morfotipos FS12 e FS13 (Formação Fonseca) devem ser representantes neopaleógenos da tribo Myrteae (Myrtaceae). Devido à nervação e ao possível tricoma bibrâquiado, FS12 parece ser um membro do grupo ancestral que teria dado origem aos grupos *Myrcia* s.l., *Myrceugenia* e *Eugenia*. FS12 está no lugar e no tempo “certo” sugeridos pelos estudos moleculares e biogeográficos sobre o centro de origem de *Myrcia* s.l.: em florestas tropicais do leste atlântico sul-americano, onde hoje se encontra a sua maior diversidade (Mata Atlântica, Cerrado e Caatinga).

Diferentemente do anterior, FS13 parece estar acomodado em um dos gêneros vivos de Myrteae. Sua folha broquidódroma (sem nervura intramarginal), densamente glandular e com tricomas curtos e adpressos nas nervuras permitiu identificá-lo em *Curitiba* (grupo *Pimenta*, de possível origem australasiana), hoje uma linhagem monotípica e relictual, restrita à FOM de araucárias dos planaltos do Paraná e Santa Catarina. Chuvas abundantes e bem distribuídas, invernos brandos e predomínio de coníferas austrais no dossel são condições ambientais e ecológicas da atual FOM que possivelmente são análogas às que existiram em Fonseca. Porém, as florestas de Fonseca devem ter sido ainda mais úmidas e quentes do que a moderna FOM, conforme indica a própria fisionomia da folha fóssil: sua lâmina notófila longamente acuminada é 2× maior do que a atual *C. prismatica*. Então, a espécie fóssil de *Curitiba* indica a antiguidade do gênero nas florestas ombrófilas neopaleógenas do sudeste (e não apenas do sul do Brasil, como atualmente), além de também sugerir um alto requerimento fisiológico por umidade e calor.

Os diversificados conjuntos paleobotânicos de Fonseca e Gandarela permitem reconstruir uma formação florestal densa e multiestratificada, mantida por condições quentes e

úmidas, com: árvores de porte alto (p. ex. Arecaceae, Malvaceae e coníferas austrais, como Podocarpaceae e Araucariaceae) ocupando o dossel; arvoretas e arbustos como Fabaceae e Myrtaceae (p. ex. *Curitiba*, presente estudo) compondo o sub-bosque; Menispermaceae (*Chondrodendron brasiliense* Dolianiti) e Malpighiaceae (*Banisteria oblongifolia* Berry) como lianas; além de Cycadaceae e pteridófitas no chão da floresta.

Em adição, análises preliminares do indumento foliar e de indícios de ataque por herbívoros e/ou fungos revelaram: (1) mais da metade dos morfotipos da Formação Fonseca aqui descritos (13 morfotipos) com alta densidade de tricomas na lâmina e nervuras; e (2) frequência moderadamente alta de danos foliares em Fonseca + Gandarela (12,5% dos 64 espécimes aqui analisados). O risco de ser danificado por insetos herbívoros, que segundo as evidências, devem ter exercido grande pressão ecológica nas florestas tropicais de Fonseca e Gandarela, parece ser o principal fator que explica a alta densidade de tricomas (e glândulas) nas folhas da Formação Fonseca. Ao formar um denso indumento, estas estruturas ofereceriam proteção física e/ou química, funcionando como uma barreira de resistência àqueles fatores estressantes, bióticos (herbívoros) e abióticos (como radiação solar excessiva).

ANÁLISE DA MARGEM FOLIAR (LMA): IMPLICAÇÕES CLIMÁTICAS E AMBIENTAIS

O teste de aplicabilidade com 18 localidades modernas de Minas Gerais e Espírito Santo (florestas atlânticas ombrófilas e semidecíduas) revelou altas proporções de margens não denteadas ($pE = 0,78\text{--}0,87$, em média 0,84) como tipicamente verificado em diferentes vegetações neotropicais. Neste conjunto, a altitude pareceu não influenciar as pEs como teoricamente esperado: os valores ficaram próximos tanto em localidades baixas quanto

elevadas. Os 04 modelos sul-americanos selecionados no geral estimaram corretamente as temperaturas dos locais mais quentes e baixos ($\text{MAT} \geq 23^{\circ}\text{C}$) e a quantidade de erro foi maior justamente nos mais frios e elevados ($\text{MAT} \leq 22^{\circ}\text{C}$ e 610–890 m). Porém, na comparação final, os modelos TSA e SA geraram o maior número de estimativas dentro do erro padrão (88–94%).

Testou-se também se a inabilidade dos modelos em estimar as temperaturas dos locais mais frios era devido à presença “não esperada” de um grande número de linhagens obrigatoriamente com margens foliares lisas. A quantidade média de espécies das 5 famílias mais diversas foi de 43% por localidade, sendo que Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae e Rubiaceae (= FMLR) juntas representaram de 27–43% (em média 38%) das espécies de cada local (praticamente todas com margens lisas), não sendo detectadas diferenças entre as localidades quentes e frias. Removendo-se as espécies de FMLR, as superestimativas nos locais mais frios foram atenuadas, porém as subestimativas nos locais mais quentes foram intensificadas, enfraquecendo no geral a habilidade preditiva do modelo SA. A evolução geológica e geomorfológica do sudeste do Brasil ao longo do Neocretáceo e do Paleógeno parece indicar que o desenvolvimento de terras altas é anterior ao principal soerguimento dos Andes (Mio–Plioceno), inviabilizando a hipótese que invoca um tempo insuficiente de influência sobre a evolução de dentes foliares em angiospermas adaptadas às altitudes elevadas.

A avaliação da influência histórica sobre a incidência do tipo de margem em dois locais de floresta atlântica semidecídua (Rio Doce e Mariana, com baixa e elevada altitude, respectivamente) não detectou diferenças entre os grupos de afiliação fitogeográfica e nem entre as localidades quentes e frias. Os conjuntos mais expressivos (neotropical e pantropical) apresentaram incidências de margem lisa muito próximas tanto em Rio Doce (85% e 76%)

quanto em Mariana (83,6% e 77%). A limitação desta abordagem parece ser a baixa consistência dos conjuntos de afiliação baseados apenas na moderna distribuição dos gêneros, agrupando-se linhagens afetadas por distintos processos e taxas de origem, extinção e diversificação, e que por sua vez tiveram cenários paleoclimáticos também diferentes. A plasticidade torna-se então uma característica pouco previsível na evolução da margem foliar, uma vez que seu legado, imposto pela filogenia, pode (ou não) ser impactado pela variação ambiental/climática.

Para as assembleias fósseis de Fonseca (40 morfotipos de folhas) e de Gandarela (20) foram obtidas proporções (0,90 e 0,95, respectivamente) superiores às das atuais florestas atlânticas ombrófilas e semidecíduas aqui testadas, e tão altas quanto às de florestas amazônicas de igapó e de terra-firme, confirmando o caráter tropical já sugerido em estudos prévios. Porém, a comparação com outras floras fósseis pode indicar o caráter preliminar destes valores, como advertem os locais equatoriais com proporções inferiores (p. ex. Cerrejón com $pE = 0,78$), ou mesmo a presumível maior diversidade a ser conhecida em Fonseca e Gandarela (amostra avaliada pequena).

Aplicando-se os modelos de LMA selecionados (AMER, TSA, SA, e os extremos, AUST e WARM) em Fonseca e Gandarela, e como já era de se esperar devido às altas pEs , foram geradas estimativas megatérmicas tanto individualmente ($MATs > 24,7^{\circ}C$, ultrapassando $34^{\circ}C$ através do WARM) quanto em conjunto (média de todos os modelos: $26,9^{\circ}C$ e $28,3^{\circ}C$, respectivamente). A única exceção foi o modelo AUST, reconstruindo valores na faixa meso–megatérmica ($22,2^{\circ}C$ e $23,5^{\circ}C$). Todas as paleotemperaturas foram maiores do que as atualmente registradas em Fonseca ($20,1^{\circ}C$) e Gandarela ($17,4^{\circ}C$), localidades da região centro-sul de Minas Gerais com clima tropical de altitude ($MATs$ meso–megatérmicas, $18–22^{\circ}C$).

Temperaturas tão altas como as reconstruídas, são hoje registradas principalmente nas regiões norte e nordeste do Brasil (5°N–10°S) e no geral associadas a terras baixas (até 300 m).

Então, mesmo sendo possível que Fonseca e Gandarela estivessem em uma região ao menos submontanhosa, as condições térmicas aqui reconstruídas indicam maiores comparações com as registradas em terras baixas, no geral hoje concentradas na metade norte do Brasil. Estas estimativas parecem estar de acordo com o cenário de níveis superiores de CO₂ atmosférico durante o Neopaleógeno, motivando uma distribuição mais ampla de paleo MATs megatérmicas e limites máximos mais dilatados para cada faixa térmica.

Através da LMA, em Fonseca e Gandarela foram reconstruídas paleo MATs $\geq 24.7^{\circ}\text{C}$ que se ajustam ao contexto tropical inferido pelos dados taxonômicos e da fisionomia. Em conclusão, as evidências apontam para a existência de florestas neopaleógenas quentes e úmidas no sudeste do Brasil. Elas teriam abrigado linhagens antigas de angiospermas (como de Myrtaceae e Fabaceae) e de coníferas austrais (como de Podocarpaceae) que, milhões de anos mais tarde, imprimiriam singularidade às atuais florestas brasileiras da Mata Atlântica.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ab' Sáber, A.N. 2003. *Os domínios de natureza no Brasi: potencialidades paisagísticas*. Ateliê Editorial, Cotia, 159 p.
- Adams, J.M., Green, W.A., e Zhang, Y. 2008. Leaf margins and temperature in the North American flora: recalibrating the paleoclimatic thermometer. *Global and Planetary Change* 60: 523–534.
- Aizen, M.A. e Ezcurra, C. 2008. Do leaf margins of the temperate forest flora of southern South America reflect a warmer past? *Global Ecology and Biogeography* 17: 164–174.
- Alkmin, F.F. e Marshak, S. 1998. Transamazonian orogeny in the Southern São Francisco Craton region, Minas Gerais, Brazil: evidence for Paleoproterozoic collision and collapse in Quadrilátero Ferrífero. *Precambrian Research* 90: 29–58.
- Almeida, F.F.M. e Hasui, Y. 1984. *O Pré-Cambriano do Brasil*. São Paulo, Edgard Blücher, 378 pp.
- Almeida, F.F.M.de. e Carneiro, C.D.R. 1998. Origem e evolução da Serra do Mar. *Revista Brasileira de Geociências* 28(2): 135–150,
- Almeida-Abreu PA. 1995. O Supergrupo Espinhaço da Serra do Espinhaço Meridional (Minas Gerais): O Rifte, a Bacia e o Orógeno. *Geonomos* 3(1):1–18.
- Almeida-Abreu, P.A. e Renger, F.E. 2002. Serra do Espinhaço meridional: um orógeno de colisão do Mesoproterozóico. *Revista Brasileira de Geociências* 32(1): 1–14.
- Antonelli, A., Nylander, J.A.A., Persson, C. e Sanmartín, I. 2009. Tracing the impact of the Andean uplift on Neotropical plant evolution. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106(24): 9749–9754. doi:10.1073/pnas.0811421106
- APG III, The Angiosperm Phylogeny Group, 2009. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the order and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Ash, A., Ellis, B., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Wilf, P. e Wing, S.L. 1999. *Manual of leaf architecture: morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms*. Smithsonian Institution, Washington D.C., 65 pp. World Wide Web: <http://peabody.yale.edu/collections/pb/MLA> [acessado: Junho/2007].
- ATRP- Australian Tropical Rainforest Plants, 2010, Myrtaceae em Online Lucid keys, Edition 6, Version 6.1. World Wide Web: <http://keys.trin.org.au> [acessado: Junho/2011].
- Axelrod, D.I. e Raven, P.H. 1978. Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa. Em: M.J.A. Werger (ed.), *Biogeography and ecology of southern Africa*, The Hague, Netherlands, pp. 77–130,
- Azuma, H., García-Franco, J.G., Rico-Gray, V. e Thien, L.B. 2001. Molecular phylogeny of the Magnoliaceae: the biogeography of tropical and temperate disjunctions. *American Journal of Botany* 88: 2275–2285.
- Backes, A. 2009. Distribuição geográfica atual da floresta com Araucária: condicionamento climático. Em: C.R.D. Fonseca, A.F. Souza, A.M. Leal-Zanchet, T.L. Dutra, A. Backes, G. Ganade (orgs.). *Floresta com Araucária: ecologia, conservação e desenvolvimento sustentável*. Holos Editora, Ribeirão Preto, pp. 39–44.

- Bailey, I.W. e Sinnott, E.W. 1915. A botanical index of Cretaceous and Tertiary climates. *Science* 41: 831–834.
- Bailey, I.W. e Sinnott, E.W. 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *American Journal of Botany* 3: 24–39.
- Baltazar, O.F. e Zuchetti, M. 2007. Lithofacies associations and structural evolution of the Archean Rio das Velhas greenstone belt, Quadrilátero Ferrífero, Brazil: A review of setting of gold deposits. *Ore Geology Reviews* 32: 471–499.
- Barbosa, M.R., Zappi, D., Taylor, C. *et al.* 2010, Rubiaceae. Em: R.C. Forzza *et al.* (eds.). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, vol. 2: 1545–1590,
- Barclay, R., McElwain, J., Dilcher, D. e Sageman, B. 2007. The cuticle database: developing an interactive tool for taxonomic and paleoenvironmental study of the fossil cuticle record. *Cour Forschung-Inst. Senckenberg* 258: 39–55.
- Barker, N.P., Weston, P.H., Rutschmann, F. e Sauquet, H. 2007. Molecular dating of the “Gondwanan” plant family Proteaceae is only partially congruent with the timing of the break-up of Gondwana. *Journal of Biogeography* 34: 2012–2027.
- Barreda, V.D., Palazzesi, L., Tellería, M.C., Katinas, L., Crisci, J.V. *et al.*, 2010, Eocene Patagonia fossils of the daisy family- Brevia. *Science* 329: 1621. doi:10.1126/science.1193108.
- Barroso, G.M. e Peixoto, A.L. 1990, Espécies novas de *Myrcia* DC. e *Marlierea* Cambess. (Myrtaceae). *Acta Botanica Brasilica* 4(2): 3–19.
- Baser, K.H.C. e Buchbauer, G. 2010, *Handbook of essential oils: science, technology and applications*. CRC Press, Taylor & Francis group, New York, 980 pp.
- Bassinger, J.F., Greenwood, D.R., Wilson, P.G. e Christophel, D.C. 2007. Fossil flowers and fruits of capsular Myrtaceae from the Eocene of South Australia. *Canadian Journal of Botany* 85: 204–215.
- Beerling, D.J. e Woodward, F.I. 2001. *Vegetation and the terrestrial carbon cycle: modeling the first 400 million years*. Cambridge University Press, Cambridge, 405 pp.
- Beerling, D.J. e Royer, D.L. 2011. Convergent Cenozoic CO₂ history (Commentary). *Nature Geoscience* 4: 418–420,
- Behling, H., Negrelle, R.R.B., e Colinvaux, P.A. 1997. Modern pollen rain data from the tropical Atlantic rainforest, Reserva Volta Velha, South Brazil. *Review of Palaeobotany and Palynology* 97: 287–299.
- Bell, C.D., Soltis, D.E., e Soltis, P.S. 2010, The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97(8): 1296–1303.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Mandarim-de-Lacerda, A.F., Garcia, M.J. e Campos, C.C. 2002a. Fazenda Santa Fé, Tremembé, SP: a maior associação de fósseis do Terciário Brasileiro, SIGEP 078. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berberet-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Volume 1: 63–71.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., Mandarim-de-Lacerda, A.F., Garcia, M.J. e Campos, C.C. 2002b. Jazigo Rodovia Quiririm Campos do Jordão, km 11 (Tremembé), SP: macrofósseis vegetais do Terciário, SIGEP 087. Em: C.

- Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berberet-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Volume 1: 55–62.
- Berry, E.W. 1935. Tertiary plants from Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 75(7): 565–590, doi:jstor.org/stable/984809
- Berry, E.W. 1938. Tertiary flora from the Río Pichileufú, Argentina. *Geological Society of America Special Paper* 12: 1–149.
- Biffin, E., Lucas, E.J., Craven, L.A., da Costa, I.R., Harrington, M.G. e Crisp, M.D. 2010. Evolution of exceptional species richness among lineages of fleshy-fruited Myrtaceae. *Annals of Botany* 106: 79–93. doi:10.1093/aob/mcq088
- Biffin, E., Conran, J.G. e Lowe, A.J. 2011a. Podocarp evolution: a molecular phylogenetic perspective. Em: B.L. Turner e L.A. Cernusak (eds.) *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C., pp. 1–20,
- Biffin, E., Brodribb, T.J., Hill, R.S., Thomas, P. e Lowe, A.J. 2011b. Leaf evolution in Southern Hemisphere conifers tracks the angiosperm ecological radiation. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* (publicação online): 1–8. doi: 10.1098/rspb.2011.0559
- Bignell, D.E., Roisin, Y. e Lo, N. 2011. *Biology of termites: a modern synthesis*. Springer, London, 576 pp.
- Blackey, R. 2009. *Global paleogeography project (NAU Geology)*. Northern Arizona University, Flagstaff, USA. World Wide Web: <http://jan.ucc.nau.edu> [acessado: Agosto/2009].
- Boyce, C.K., Lee, J.E., Feild, T.S., Brodribb, T.J., e Zwieniecki, A. 2010. Angiosperms helped put the rain in the rainforests: the impact of plant physiological evolution on tropical biodiversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 527–540, doi:10.3417/2009143
- Bowen, G.J., Bralower, T.J., Delaney, M.L.,(...), Wing, S.L. e Zachos, J.C. 2006. Eocene hyperthermal event offers insight into greenhouse warming. *Eos* 87(17): 165–167.
- Brajnikov, B. 1947. Essai sur la tectonique de la region a l'est de Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. *Bulletin de la Société Géologique de France* 27(5): 321–335.
- Bremer B. e Manen, J.F. 2000. Phylogeny and classification of the subfamily Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematic and Evolution* 225: 43–72.
- Bremer, B. e Eriksson, T. 2009. Time tree of Rubiaceae: phylogeny and dating the family, subfamilies, and tribes. *International Journal of Plant Sciences* 170(6): 766–793. doi:10.1086/599077
- Brodribb, T.J. 2011. A functional analysis of Podocarp ecology. Em: B.L. Turner e L.A. Cernusak (eds.) *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C., pp. 165–174.
- Brown, B., Gaina, C., e Muller, R.D. 2006. Circum-antarctic palaeobathymetry: illustrated examples from Cenozoic to recent times. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 231: 158–168.
- Bruneau, A., Mercure, M., Lewis, G.P., Herendeen, P. 2008. Phylogenetic patterns and diversification in the caesalpinoid legumes. *Canadian Journal of Botany* 86: 697–718. doi:10.1139/B08-058

- Burnham, R.J. e Johnson, K.R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological Sciences* 359: 1595–1610, doi:10.1098/rstb.2004.1531
- Burnham, R.J. e Tonkovich, G.S. 2011. Climate, leaves, and the legacy of two giants – commentary, *Forum. New Phytologist* 190: 514–517.
- Burnham, R.J., Pitman, N.C.A., Johnson, K.R., e Wilf, P. 2001. Habitat-related error in estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest. *American Journal of Botany* 88: 1096–1102.
- Burnham, R.J., Ellis, B., e Johnson, K.R. 2005. Modern tropical forest taphonomy: does high biodiversity affect paleoclimatic interpretations? *Palaaios* 20: 439–451.
- Calvillo-Canadell, L., Gandolfo, M.A., Zamaloa, M.C., Cúneo, R.N., Wilf, P. e Johnson, K. 2007. Legume fossils from the early Eocene Laguna del Hunco paleoflora, Chubut, Patagonia, Argentina. *Geological Society of America Abstracts with Programs* 39(6): 585–586. GSA Annual Meeting, Denver, USA (October, 2007).
- Canny, M. 1990. What becomes of the transpiration stream? *New Phytologist* 114: 341–368.
- Cardoso, C.M.V. e Sajo, M.D.G. 2006. Nervação foliar em espécies brasileiras de Myrtaceae Adans. *Acta Botanica Brasílica* 20(3): 657–669.
- Cardoso, C.M.V. e Sajo, M.D.G. 2004. Vascularização foliar e a identificação de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) da bacia hidrográfica do Rio Tibagi, PR. *Revista Brasileira de Botânica* 27(1): 47–54.
- Carpenter, R.J., Jordan, G.J., e Hill, R.S. 2007. A toothed Lauraceae leaf from the early Eocene of Tasmania, Australia. *International Journal of Plant Sciences* 168(8): 1191–1198. doi:10.1086/520721
- Carvalho, M.R., Herrera, F.A., Jaramillo, C.A., Wing, S.L. e Callejas, R. 2011. *American Journal of Botany* 98(8): 1337–1355. doi:10.3732/ajb.1000539.
- Cavalcante, L.V.B., Valadão, R.C., e Salgado, A.A.R. 2010. Mapeamento das unidades do relevo da Serra do Caraça, MG: uma proposta baseada na interpretação de mapas temáticos. *Revista de Geografia – UFPE DCG/NAPA*, Volume Especial do 8º SINAGEO – Simpósio Nacional de Geomorfologia: 224–235.
- Chanderbali, A.S., van der Werff, H. e Renner, S.S. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 104–134.
- Chave, J., Comes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G., et al. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351–366.
- Chen, T., Luo, X., Zhu, H., Taylor, C.M. et al. 2011. Rubiaceae. Em: *Flora of China*, vol. 19: 57–368, publicado online: www.efloras.org [acessado: Dezembro/2011].
- Coelho, M.A.N., Soares, M.D.L., Sakuragui, C.S., Mayo, S., Andrade, I.M.D. e Temponi, L.G. 2010. Araceae. Em: Forzza, R.C. et al. (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 1*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 646–662. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2010].

- Conti, E., Litt, A., Wilson, P.G., Graham, S.A., Briggs, B.G., Johnson, L.A.S. e Sytsma, K.J. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Botany* 22: 629–647.
- Costa, D.P.D. Briófitas hepáticas (Balantiopsidaceae). Em: Forzza, R.C. *et al.* (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 1*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 454. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2010].
- Crawley, M.J. 1997. Life history and environment. Em: M.L. Crawley (ed.), *Plant Ecology*. Academic Press, New York, pp. 73–131.
- Crepet, W.L. 2008. The fossil record of angiosperms: requiem or renaissance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 3–33.
- Crisp, M.D., Arroyo, M.T.K., Cook, L.G., Gandolfo, M.A., *et al.* 2009. Phylogenetic biome conservatism on a global scale. *Nature* 458: 754–756. doi:10.1038/nature07764
- Culham, A. 2007. Quillajaceae. Em: V.H. Heywood *et al.* (eds.) *Flowering plant families of the world*, Royal Botanic Gardens, Kew, vol 1: 272–273.
- Curvello, W.S. 1955. Sobre um vegetal do linhão de Fonseca, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira Ciências* 27(3): 293–296.
- da Anunciação, E.A. 2010, *Molopanthera* (Rubiaceae). Em: R.C. Forzza *et al.* (eds.). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, vol. 2: 1570–1571.
- Dahlgren, R. e Thorne, R.F. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 633–699.
- Dalin, P., Ågren, J., Björkman, C., Huttunen, P. e Kärkkäinen, K. 2008. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory (chapter 4). Em: A. Schaller (ed.), *Induced Plant Resistance to Herbivory*. Springer Science+Business Media B.V. pp: 89–105.
- Dalling, J.W., Barkan, P., Bellingham, J., *et al.*, 2011. Ecology and distribution of Neotropical Podocarpaceae. Em: B.L. Turner e L.A. Cernusak (eds.), *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests*. Smithsonian Contributions to Botany, nº 95, Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C., pp. 43–56.
- Danehy, D.R., Wilf, P. e Little, S.A. 2007. Early Eocene macroflora from the Red Hot Truck Stop locality (Meridian, Mississippi, USA). *Palaeontologia Electronica* 10: 1–31 p. doi: http://palaeo-electronica.org/2007_3/132/
- Davis, C.C., Bell, C.D., Mathews, S. e Donoghue, M.J. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99: 6833–6837.
- Davis, C.C., Webb, C.O., Wurdack, J.W., Jaramillo, C.A. e Donoghue, M.J. 2005. Explosive radiation of Malpighiales supports a mid-Cretaceous origin of modern tropical rain forests. *The American Naturalist* 163(3): E36–E65.
- de Oliveira, M.I.U., Funch, L.S., dos Santos, F.D.A.R. e Landrum, L.R. 2011. Aplicação de caracteres morfoanatómicos foliares na taxonomia de *Campomanesia* Ruiz & Pavón (Myrtaceae). *Acta Botanica Brasilica* 25(2): 455–465.

- DER - MG. 2008. *Mapa rodoviário do Estado de Minas Gerais*. Departamento de Estradas de Rodagem de Minas Gerais, Quadro 19. World Wide Web: <http://www.der.mg.gov.br/mapa-rodoviario> [acessado: Dezembro/2008].
- Dilcher D.L. 1965. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B-Palaeophytologie* 116: 1–54.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperms leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1–158.
- Dilcher, D.L. 2001. Palaeobotany: some aspects of non-flowering and flowering plant evolution. *Taxon* 50: 697–711.
- DNMET. 1992. *Normais climatológicas do Brasil (1961–1990)*. Ministério da Agricultura, Departamento Nacional de Meteorologia, Brasília, 130 pp.
- Dolianiti E. 1948. A paleobotânica no Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 123: 24–87.
- Dolianiti, E. 1949. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais I, *Chondodendron brasiliense* n. sp. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 21(3): 239–244.
- Dolianiti, E. 1950, Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais II, *Luhea roxoi* n. sp. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22(3): 303–306.
- Dolph, G. e Dilcher, D.L. 1979. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Paleaeontographica Abteilung B* 170: 151–172.
- Doria, G., Jaramillo, C.A. e Herrera, F. 2008. Menispermaceae from the Cerrejón Formation, middle to late Paleocene, Colombia. *American Journal of Botany* 95(8): 954–973. doi:10.3732/ajb.2007216
- Dorr, J.V.N. 1969. Physiografic, stratigraphic and structural development of the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brazil. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 641-A: 1–110,
- Doyle, J.A. 2007. Systematic value and evolution of leaf architecture across the angiosperms in light of molecular phylogenetic analyses. *Cour Forschungsinst Senckenberg* 258: 21–37.
- Duarte, L. 1956. Melastomataceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 161: 7–32.
- Duarte, L. 1958. Annonaceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, Minas Gerais. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 178: 7–33.
- Duarte, L. 1972. *Flórula da Formação Pirabas, Estado do Pará, Brasil*. Tese Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 283 pp.
- Duarte L. 1974. Sobre uma Flor de Bombacaceae, da Bacia Terciária de Fonseca, MG. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 46(3/4): 407–411.
- Duarte, L. e Mello-Filha, M.D.C. 1980, Flórula cenozóica de Gandarela, MG I. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 52(1): 77–91.
- Duarte, L. e Mandarim-de-Lacerda, A.F. 1992. Flora cenozóica do Brasil, Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, São Paulo. I. Celastraceae, Loganiaceae e Thyphaceae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 62(2): 202–203.

- Dueñas, H. 1980, Palynology of Oligocene-Miocene strata of borehole Q-E-22, Planta Rica, Northern Colombia. *Review of Palaeobotany and Palynology* 30: 313–328.
- Dutra, G.M., Rubioli, E.L., e Horta, L.S. 2000, Gruta do Centenário, Pico do Inficionado (Serra do Caraça), MG – a maior e mais profunda caverna quartzítica do mundo, SIGEP 20, Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berbert-Born (eds.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*, vol. 1, CPRM, Brasília, p. 431–441.
- Dutra, T.L. e Stranz, A. 2003. História das Araucariaceae: a contribuição dos fósseis para o entendimento das adaptações modernas da família no Hemisfério Sul, com vistas a seu manejo e conservação. Em: Ronchi, L.H. e O.G.W. Coelho (orgs.), *Tecnologia, Diagnóstico e Planejamento Ambiental*, Editora UNISINOS, São Leopoldo, Vol. 1, p. 293–351.
- Edwards, E.J., Osborne, C.P., Strömberg, A.E., Smith, A.A., C4 Grasses consortium. 2010, The origins of C₄ grasslands: integrating evolutionary and ecosystem science. *Science* 328: 587–591.
- Einsele G. 2000, *Sedimentary basins: evolution, facies, and sediment budget*. Second edition. Berlin, Springer-Verlag. 792 pp.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. e Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. The New York Botanical Garden Press, Cornell University Press, New York, 190 pp.
- Emerson, A.E. 1965. A review of the Mastotermitidae (Isoptera), including a new fossil genus from Brazil. *American Museum Novitates* 2236: 1–46.
- Enright, N.J. e Jaffré, T. 2011. Ecology and distribution of the Malesian podocarps. Em: B.L. Turner e L.A. Cernusak (eds.) *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C., pp. 57–78.
- Fanton, J.C.M. 2007. Novas gimnospermas e possível angiosperma da paleoflora Crato, Eocretáceo da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. Dissertação mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 201 pp.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F. e Silva, A.M. 2012. *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Combretaceae) da Formação Fonseca (Eoceno/Oligoceno) de Minas Gerais, Brasil: morfologia foliar, fungos epifílicos associados e paleoclima. *Ameghiniana* 49(3): 273–288. doi:10.5710/AMGH.v49ie(344)
- Farias, V.D., Rocha, L.D., Preussler, K.H. e Maranhão, L.T. 2009. Organização estrutural da folha de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.R. Landrum, Myrtaceae. *Acta Botanica Brasilica* 23(3): 398–406.
- Feild, T.S. e Arens, N.C. 2005. Form, function and environments of the early angiosperms: merging extant phylogeny and ecophysiology with fossils. *New Phytologist* 166: 383–408.
- Feild, T.S., Sage, T.L., Czerniak, C., e Iles, W.J.D. 2005. Hydathodal leaf teeth of *Chloranthus japonicus* (Chloranthaceae) prevent guttation-induced flooding of the mesophyll. *Plant, Cell & Environment* 28: 1179–1190,
- Feild, T.S., Brodribb, T.J., Iglesias, A., Chatelet, D.S., Baresch, A., Upchurch, G.R., Gomez, B., Mohr, B.A.R., Coiffard, C., Kvacek, J., e Jaramillo, C. 2011. Fossil evidence for Cretaceous escalation in angiosperm leaf vein evolution.

- PNAS - *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* (Early Edition): 01–04.
www.pnas.org/cgi/doi:10.1073/pnas.1014456108
- Fiaschi, P. e Pirani, J.R. 2009. Review of plant biogeographic studies in Brazil. *Journal of Systematics and Evolution* 47(5): 477–496. doi:10.1111/j.1759-6831.2009.00046.x
- Fittipaldi, F.C. 2002. Primeira ocorrência de briófitas na bacia de São Paulo (Cenozóico). *Revista do Instituto Geológico, São Paulo* 23(2): 19–22.
- Fittipaldi, F.C., Simões, M.G., Giulietti, A.M. e Pirani, J.R. 1989. Fossil plants from the Itaquaquecetuba Formation (cenozoic of the São Paulo basin) and their possible paleoclimatic significance. *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo IG-USP (Publicação Especial)* 7: 183–203.
- Forzza, R.C., Baumgratz, J.F.A., Bicudo, C.E.M., Carvalho Jr., A.A., et al. (eds.). 2010, *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, vols. 1 e 2, 1.702 pp.
- Frakes, L.A., Francis, J.E. e Syktus, J.I. 1992. *Climate models of the Phanerozoic*. Cambridge University Press, Cambridge, 274 pp.
- Frame, D. 2004. Winteraceae. Em: N. Smith, S.A. Mori, A. Henderson, D.W. Stevenson e S.V. Heald (eds.), *Flowering Plants of the Neotropics*. The New York Botanical Garden, Princeton University Press, Princeton, pp. 398–399.
- Franco-Delgado, S.G. 2002. *Tafoflora paleógena da Formação Entre-Córregos, bacia de Aiuruoca, Estado de Minas Gerais, Brasil*. CPPE, Universidade de Guarulhos, Dissertação de Mestrado, 131 pp.
- Franco-Delgado, S.G. e Bernardes-de-Oliveira, M.E. 2004. Annonaceae e Lauraceae da Formação Entre-Córregos (Paleógeno) na Bacia de Aiuruoca: implicações paleoclimáticas. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7(2): 117–126.
- Freitas, M.D.F e Carrijo, T.T. 2010, *Myrsine* (Myrsinaceae). Em: Forzza, R.C. et al. (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 2*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 1002. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2010].
- Freitas, M.D.F. e Kinoshita, L.S. 2005. Novas espécies de *Myrsine* L. (Myrsinaceae) para o Brasil. *Rodriguésia* 56(87): 67–72.
- Fricke, H.C. e Wing, S.L. 2004. Oxygen isotope and paleobotanical estimates of temperature and $\delta^{18}\text{O}$ -latitude gradients over North America during the early Eocene. *American Journal of Science* 304: 612–635.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R., e Crane, P.R. 2005. When Earth started blooming: insights from the fossil record. *Current Opinion in Plant Biology* 8: 5–12.
- Fuchs, C.H. 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology* 38(3): 141–144.
- Gandolfo, M.A., Hermsen, E.J., Zamaloa, M.C., Nixon, K.C. et al., 2011. Oldest known *Eucalyptus* macrofossil are from South America. *PLoS ONE* 6(6): e21084. doi:10.1371/journal.pone.0021084

- Garcia, M.J., Santos, M. e Hasui, Y. 2000. Palinologia da parte aflorante da Formação Entre-Córregos, Bacia de Aiuruoca, Terciário do Estado de Minas Gerais, Brasil. *Revista Universidade de Guarulhos-Geociências* 5: 259–273.
- Garzione, C.N., Hoke, G.D., Libarkin, J.C., et al. 2008. Rise of the Andes. *Science* 320: 1304–1307.
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. Em: F.E. Putz e H.A. Mooney (eds.), *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 03–51.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Em: S.H. Bullock, H.A. Mooney e E. Medina (eds.), *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 146–194.
- Germeraad, J.H. 1979. Fossil remains of fungi, algae and other organisms from Jamaica. *Scripta Geologica* 52: 1–39.
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A. e Muller, J. 1968. Palynology of tertiary sediments from tropical areas. *Review of Palaeobotany and Palynology* 6: 189–348.
- Givnish, T., Barfuss, M., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P., Jabaily, R., (...) e Sytsma, K. 2011. Origin, phylogeny, adaptative radiation and geographic diversification of Bromeliaceae. Em: *XVIII International Botanical Congress (IBC 2011) Meulborne, Australia- Abstracts Book* 1: 187–188.
- Gomes, S.M., Somavilla, N.S.D.N., Gomes-Bezerra, K.M., Miranda, S.D.C.D., De-Carvalho, P.S. e Graciano-Ribeiro, D. 2009. Anatomia foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia. *Acta Botanica Brasilica* 23(1): 223–238.
- Gorceix, H. 1876. Note sur la roche connue vulgairement au Brésil sous le nom de Canga, et sur le bassin d'eau douce de Fonseca (province de Minas Geraës). *Bulletin de la Société Géologique de la France* 3(4): 321–323.
- Gorceix, H. 1884. Bacia terciária d água doce nos arredores de Ouro Preto (Gandarela e Fonseca), Minas Geraes, Brasil. *Anais da Escola de Minas* 3: 75–92.
- Graham, A. 2009. Fossil record of the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 96: 90–108. doi:10.3417/2006165
- Graham, A. 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany* 98(3): 336–351. doi:10.3732/ajb.1000353
- Greenwood, D.R. 2005a. Leaf margin analysis: taphonomic constraints. *Palaaios* 20: 499–506.
- Greenwood, D.R. 2005b. Leaf form and the reconstruction of past climates. *New Phytologist* 166: 355–357.
- Greenwood, D.R. 2007. Fossil angiosperm leaves and climate: from Wolfe and Dilcher to Burnham and Wilf. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 258: 95–108.
- Greenwood, D.R., e Wing, S.L. 1995. Eocene continental climates and latitudinal temperature gradients. *Geology* 23: 1044–1048.
- Greenwood, D.R., Wilf, P., Wing, S.L. e Christophel, D.C. 2004. Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different? *Palaaios* 19: 129–142.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000a. Uplift history of the central and northern Andes: a review. *Geological Society of America Bulletin* 112: 1091–1105.

- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000b. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26: 668–688.
- Gregory-Wodzicki, K.M., McIntosh, W.C. e Velasquez, K. 1998. Climatic and tectonic implications of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplan. *Journal of South American Earth Sciences* 11: 533–560,
- Gustafsson, A.L.S., Verola, C.F. e Antonelli, A. 2010, Reassessing the temporal evolution of orchids with new fossils and a Bayesian relaxed clock, with implications for the diversification of the rare South American genus *Hoffmannseggella*. *BMC Evolutionary Biology* 10: 177. doi:biomedcentral.com/1471-2148/10/177
- Hackspacher, P.C. 2003. A origem da Serra do Mar: termocronologia por traços de fissão em apatita. *Resumos do 8º Simpósio de Geologia do Sudeste*, Sociedade Brasileira de Geologia (SBG), São Pedro, pp. 38.
- Hackspacher, P.C., Godoy, D.F., Ribeiro, L.F.B., Hadler-Neto, J.C., e Franco, A.O.B. 2007. Modelagem térmica e geomorfologia da borda sul do Cráton do São Francisco: termocronologia por traços de fissão em apatita. *Revista Brasileira de Geociências* 37(4): 76–86.
- Hackspacher, P.C., Saad, A.R., Ribeiro, M.C.S., Godoy, D.F., e Hadler-Neto, J.C. 2008. Tectonic reactivation of the south-atlantic margin, southeastern Brazil, during the Paleogene time: apatite fission track analysis and (U-Th)/He systematics. Em: J.I. Garver e M.J. Montario (eds.) *Proceedings from the 11th International Conference on Thermochronometry*, Anchorage Alaska, p. 114–116.
- Handley, R., Ekblom, B., Ågren, J. 2005. Variation in trichome density and resistance against a specialist insect herbivore in natural populations of *Arabidopsis thaliana*. *Ecological Entomology* 30: 284–292.
- Hansen, J., Sato, M., Kharecha, P., Beerling, D., et al. 2008. Target atmospheric CO₂: where should humanity aim? *The Open Atmospheric Science Journal* 2: 217–231.
- Hasui, Y. 1990, Neotectônica e aspectos fundamentais da tectônica ressurgente no Brasil. Em: Sociedade Brasileira de Geologia (SBG, Núcleo Minas Gerais), Primeiro Workshop sobre Neotectônica e sedimentação cenozóica continental no Sudeste Brasileiro. *Boletim da Sociedade Brasileira de Geologia* 11: 1–31.
- Head, J.J., Bloch, J.I., Hastings, A.K., Bourque, J.R. (...) e Jaramillo, C.A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveal hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457: 715–717.
- Hepper, F.N. 1994. Flora of West Tropical Africa- Ericaceae-Labiatae, Volume 2. 2nd edition. The Royal Botanic Gardens press, Kew, 544 pp.
- Herendeen, P.S., Bruneau, A. e Lewis, G.P. 2003. Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a preliminary analysis based on morphological and molecular data. Em: B.B. Klitgaard e A. Bruneau (eds.), *Advances in Legume Systematics, Higher Level Systematics, Part 10*, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 37–62.
- Hermesen, E.J., Gandolfo, M.A. e Zamaloa, M.D.C. 2012. The fossil record of *Eucalyptus* in Patagonia. *American Journal of Botany* 99(8): 1356–1374. doi:10.3732/ajb.1200025
- Hernández, R.M., Jordan, T.E., Farjat, A.D., et al. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranaense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19(4): 495–512.

- Herrera, H.A.R., Rosot, N.C., Rosot, M.A.D., de Oliveira, Y.M.M. 2008. Análise florística e fitossociológica do componente arbóreo da floresta ombrófila mista presente na reserva florestal Embrapa/Epagri, Caçador, SC–Brasil. *Floresta-Curitiba-PR* 39(3): 485–500,
- Hickey, L.J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledons leaves. *American Journal of Botany* 60(1): 17–33.
- Hickey, L.J. 1979. A revised classification of the architecture of dicotyledons leaves, Chapter 4. Em: C.R. Metcalfe e L. Chalk (eds.) *Anatomy of the Dicotyledons*, Clarendon Press, Oxford, 235 pp.
- Hickey, L.J. e Wolfe, J.S. 1975. The basis of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 538–589.
- Hinojosa, L.F. e Villágran, C. 2005. Did South American mixed paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217: 1–23.
- Hinojosa, L.F., Pesce, O., Yabe, A., Uemura, K. e Nishida, H. 2006. Physiognomical analysis and paleoclimate of the Ligorio Márquez fossil flora, Ligório Márques Formation, 46°45'S, Chile. Em: H. Nishida (ed.) *Post Cretaceous floristic changes in southern Patagonia, Chile*. Chuo University, Tokyo, pp. 45–55.
- Hinojosa, L.F., Pérez, F., Gaxiola, A. e Sandoval, I. 2010. Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, doi: 10.1111/j.1466-8238.2010.00595.
- Hollick, A. e Berry, E.W. 1924. A late tertiary flora from Bahia, Brazil. *The Johns Hopkins University Studies in Geology*, n. 5: 1–137.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 267–309.
- Hoorn, C. Guerrero, J., Sarmiento, G.A., e Lorente, M.A. 1995. Andean tectonics as a cause of changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology* 23: 237–240,
- Hoorn, C., Wesselingh, F.P., ter Steege, H., et al., 2010. Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330: 927–931. DOI: 10.1126/science.1194585
- Huff, P.M., Wilf, P., e Azumah, E.J. 2003. Digital future for paleoclimate estimation from fossil leaves? Preliminary results. *Palaaios* 18: 266–274.
- Hunt, R.J. e Poole, I. 2003. Paleogene West Antarctic climate and vegetation history in light of new data from King George Island. Em: S.L. Wing, P.D. Gingerich, B. Schmitz e E. Thomas (eds.) *Causes and consequences of globally warm climates in the early Paleogene. Geological Society of America Special Paper* 369: 395–412.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2006. Mapas de Climas e de Relevos do Brasil (Escala 1: 5.000,000) – série de Mapas Murais (Produtos em Geociências). Disponível online: www.ibge.gov.br/home/geociencias [acessado: Junho/ 2011].

- Inda, H.A.V., Schorscher, H.D., Dardenne, M.A., *et al.* 1984. O Cráton do São Francisco e a faixa de dobramentos Araçuaí. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, G.R. Derze, H.E. Asmus (eds.) *Geologia do Brasil*. DNPM, Brasília, 501 pp.
- Inmet – Instituto Nacional de Meteorologia. 1992. *Normais climatológicas do Brasil (período: 1961–1990)*, incluindo-se a temperatura média anual compensada (°C). Publicado online: www.inmet.gov.br/html/clima.php [acessado: Junho/2011].
- Irion, G., Buchas, H., Junk, W.J., Nunes da Cunha, C., *et al.* 2011. Aspects of geological and sedimentological evolution of the Pantanal plain. Em: W.J. Junk, C.J. da Silva, C.N. da Cunha e K.M. Wantzen (eds). *The Pantanal: ecology, biodiversity and sustainable management of a large neotropical seasonal wetland*. Pensoft Publishers, Bulgaria, pp. 47–70,
- Iturralde-Vinent, M.A. e MacPhee, R.D.E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1–95.
- Jacobs, B.F. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 145: 231–250,
- Jacobs, B.F. 2002. Estimation of low-latitude paleoclimates using fossil angiosperm leaves: examples from the Miocene Tugen Hills, Kenya. *Paleobiology* 28: 399–421.
- Jansen, E., Overpeck, J., Briffa, K.R., *et al.*, 2007. Paleoclimate, chapter 6. Em: S. Solomon, D. Qin, M. Manning, *et al.* (eds.). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, RU e New York, EUA, pp. 433–497.
- Janzen, D.H. 1981. Patterns of herbivory in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 13: 271–282.
- Japsen, P., Green, P.F., Cobbold, P.R., Sant’Anna, L.G., e Bonow, J. 2011. Cenozoic burial and exhumation of the interior highlands of Brazil: Palaeo-thermal evidence from the Eocene Fonseca Formation, Minas Gerais. *Geophysical Research Abstracts, Special volume of European Geosciences Union (EGU), General Assembly 2011*, p. 14207.
- Japsen, P., Bonow, J., Green, P.F., Cobbold, P.R., Chiossi, D., Lilletveit, R., Magnavita, L.P. e Pedreira, A. 2012. Episodic burial and exhumation in NE Brazil after opening of the South Atlantic. *Geological Society of America Bulletin*, Publicado online (13/01/2012). doi:10.1130/B20515.1
- Jaramillo, C., Rueda, M.J., e Mora, G. 2006. Cenozoic plant diversity in the Neotropics. *Science* 311: 1893–1896.
- Jie, C. e Turland, N.J. 2007. *Combretaceae*. Em: Flora of China, vol. 13: 309–320, publicado online: www.efloras.org [acessado: Junho/2011].
- Jordan, G.J. 1997. Uncertainty in paleoclimatic reconstructions based on leaf physiognomy. *Australian Journal of Botany* 45: 527–547.
- Kalgutkar, R.M. e Jansonius, J. 2000, Synopsis of fossil fungal spores, mycelia, and frutifications. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series* 39, 423 pp.

- Kawasaki, M.L. 1989. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Myrtaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 11: 121–170,
- Keller, R. 2004. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers, a field guide*. 2nd edition. Birkhäuser Verlag. Basel, 294 pp.
- Kiyama, C.Y. e Bianchini, R.S. 2002. Rosaceae. Em: M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti, T.S. Melhem, V. Bittrich, e C.Y. Kiyama (eds.). *Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo*. FAPESP: Hucitec, São Paulo, vol. 3: 285–293.
- Klitgaard, B. e Lewis, G.P. 2010, Neotropical Leguminosae. Em: W. Milliken, B. Klitgaard e A. Baracat, A. (eds.). *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. World Wide Web: www.kew.org/neotropikey [acessado: Junho/2011].
- Klucking, E.P. 1988. *Leaf venation patterns, Myrtaceae*, vol. 3, J.Cramer, Berlin, 189 pp.
- Klucking, E.P. 1989. *Leaf venation patterns, Melastomataceae*, vol. 4, J.Cramer, Berlin, 283 pp.
- Kowalski, E.A. 2002. Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology (Palaeo)* 188: 141–165.
- Kowalski, E.A. e Dilcher, D.L. 2003. Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100(1): 167–170, doi:10.1073/pnas.232693599
- Kunzig, R. 2011. Ponto de ebulição (artigo traduzido do original: *World without ice*). Em: M. Shirts e R. Ribeiro (eds.), edição especial - CO₂, o gás que vai escrever a história do século 21. *National Geographic Brasil* 139: 48–65 (ano 12, Outubro de 2011).
- Labandeira, C.C., Wilf, P., Johnson, K.R. e Marsh, F. 2007. *Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils*, version 3.0, Smithsonian Institution, Washington D.C., 25 pp.
- Ladiges, P. 1984. A comparative study of trichomes in *Angophora* Cav. e *Eucalyptus* L'Herit. – a question of homology. *Australian Journal of Botany* 32: 561–574.
- Ladiges, P.Y., Udovicic, F. e Nelson, G. 2003. Australian biogeographical connections and the phylogeny of large genera in the plant family Myrtaceae. *Journal of Biogeography* 30: 989–998.
- Landrum, L.R. 1981. The phylogeny and geography of *Myrceugenia* (Myrtaceae). *Brittonia* 33: 105–129.
- Landrum, L.R. e Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia* 49(4): 508–536.
- Lavin, M. e Luckow, M. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80: 1–14.
- Lavin, M., Schrire, B.D., Lewis, G.P., et al. 2004. Metacommunity process rather than continental history better explains geographically structured phylogenies in legumes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences* 359: 1509–1522. doi:10.1098/rstb.2004.1536

- Lavin, M., Herendeen, P.S. e Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during the tertiary. *Systematic Biology* 54: 575–594. doi:10.1080/10635150590947131
- Lawver, L.A. e Gahagan, L.M. 2003. Evolution of Cenozoic seaways in the circum-Antarctic region. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198: 11–37.
- Levizou, E., Drilias, P., Psaras, G., e Manetas, Y. 2004. Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist* 165: 463–472.
- Lewis, G.P. 2010, *Caesalpinia* L. (Leguminosae). Em: Forzza, R.C. et al. (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 2*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 1002. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2010].
- Lima, M.R. e Salard-Cheboldaëff, M. 1981. Palynologie des Bassins de Gandarela et Fonseca (Eocène de l'Etat de Minas Gerais, Brésil). *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo IG-USP* 12: 33–54.
- Lima, M.R., Melo, M.S.D. e Coimbra, A.M. 1991. Palinologia de sedimentos da bacia de São Paulo, Terciário do estado de São Paulo, Brasil. *Revista do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo* 12(1/2): 07–20,
- Lima, M.R., Salard-Cheboldaëff, M. e Suguio, K. 1985. Étude palynologique de la Formation Tremembé, Tertiaire du Bassin de Taubaté (État de São Paulo, Brésil) d'après les échantillons du sondage n°42 du CNP. *Série Geologia do Museu de Mineralogia e Estratigrafia-DNPM (Paleontologia/Estratigrafia)* 27(2): 379–393.
- Lima, D.F., Goldenberg, R. e Sobral, M. 2011. O gênero *Campomanesia* (Myrtaceae) no estado do Paraná, Brasil. *Rodriguésia* 62(3): 683–693.
- Linder, H.P. e Crisp, M.D. 1995. *Nothofagus* and Pacific biogeography. *Cladistics* 11: 5–32.
- Lipski, M. 2002. *Tectonismo cenozóico no Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais*. Dissertação Mestrado. Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 171 pp.
- Little, S.A., Kembel, S.W. e Wilf, P. 2010, Paleotemperatures proxies from leaf fossils reinterpreted in light of evolutionary history. *PLoS ONE* 5(12): e15161. doi: 10.1371/journal.pone.0015161.
- Lobato, L.M. e Pedrosa-Soares, A.C. 1993. Síntese dos recursos minerais do Cráton do São Francisco e faixas marginais em Minas Gerais. *Geonomos* 1(1): 39–50,
- Lucas, E.J. e Jennings, L. 2010, Neotropical Myrtaceae. Em: W. Miliken, B. Klitgard e Baracat, A. Neotropikey – interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics. World Wide Web: www.kew.org/neotropikey [Acessado: Junho/2011].
- Lucas, E.J., Belsham, S.R., Nic Lughadha, E.M., Orlovich, D.A., Sakuragui, C.M., Chase, M.W. e Wilson, P.G. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae- preliminary molecular evidence. *Plant Systematic and Evolution* 251: 35–51.

- Lucas, E.J., Harris, S.A., Mazine, F.F., Belsham, S.R., Lughadha, E.M.N., Telford, A., Gasson, P.E. e Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetics of Myrteae, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). *Taxon* 56(4): 1105–1128. doi: <http://jstor.org/stable/25065906>
- Lucas, E.J., Matsumoto, K., Harris, S.A., Lughadha, E.M.N., Benardini, B., e Chase, M.W. 2011. Phylogenetics, morphology, and evolution of the large genus *Myrcia* s.l. (Myrtaceae). *International Journal of Plant Sciences* 172(7): 915–934. doi: <http://jstor.org/stable/10.1086/660913>
- Maas, P.J.M. e Kamer, H.M.V.D. 2010, Neotropical Griselinaceae. Em: W. Milliken, B. Klitgaard e A. Baracat, A. (eds.). *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. World Wide Web: www.kew.org/neotropikey [acessado: Junho/2011].
- Maizatto, J.R. 1997. *Análise paleoecológica e bioestratigráfica dos sedimentos cenozóicos da bacia do Gandarela, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos e sedimentares*. Dissertação mestrado, Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 183 pp.
- Maizatto, J.R. 2001. *Análise bioestratigráfica, paleoecológica e sedimentológica das bacias terciárias de Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos e sedimentares*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Ouro Preto, Ouro Preto, 333 pp.
- Maizatto, J.R. e Castro, P.T.A. 1992. Origem e evolução da Bacia do Gandarela, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *4º Simpósio Nacional de Estudos Tectônicos da Sociedade Brasileira de Geologia (SBG, Núcleo Minas Gerais), Anais*, 1: 325–329.
- Maizatto, J.R. e Castro, P.T.A. 2008. Identificação de parâmetros paleolimnológicos dos depósitos sedimentares terciários das bacias de Gandarela e Fonseca com base em variações morfológicas das colônias de *Botryococcus*. *12º Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia (Florianópolis), Boletim de Resumos* 1: 132.
- Maizatto, J.R., Regali, M.S.P. e Castro, P.T.A. 2008. Análise biocronoestratigráfica e paleoclimática das bacias paleógenas e neógenas do Gandarela e Fonseca- Quadrilátero Ferrífero- Minas Gerais, Brasil. *12º Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia (Florianópolis), Boletim de Resumos* 1: 133.
- Malabarba, M.C.S.L. 2004. On the paleoichthyofauna from the Aiuruoca Tertiary Basin, Minas Gerais State, Brazil. *Ameghiniana* 41(4): 515–519.
- Manchester, S.R. 1999. Biogeographical relationships of North American Tertiary floras. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 472–522.
- Manchester, S.R., Dilcher, D.L. e Wing, S.L. 1998. Attached leaves and fruits of myrtaceous affinity from the middle Eocene of Colorado. *Review of Palaeobotany and Palynology* 102: 153–163.
- Mansano, V.F., Azevedo Tozzi, A.M.G., e Lewis, G.P. 2004. A revision of the South American genus *Zollernia* Wied. & Nees (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae). *Kew Bulletin* 59: 497–520,

- Marazzi, B. e Sanderson, M.J. 2010, Large-scale patterns of diversification in the widespread legume genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution* 64: 3570–3592. doi:10.1111/j.1558-5646.2010.01086.x
- Margis, R., Turchetto-Zolet, A., Cruz, F., Salgueiro, F., Vendramin, G., Simon, M., Caver, S. e Margis-Pinheiro, M. 2011. Phylogeography of the disjunct *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-Caesalpinioideae). *BioMed Central-BMC Proceedings* 5(Suppl 7):P12. doi:10.1186/1753-6561-5-S7-P12
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 2010, Combretaceae. Em: Forzza, R.C. *et al.* (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 1*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 864–866. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2010].
- Martins Neto, R.G. 2005. Estágio atual da paleoartropodologia brasileira: hexápodes, miriápodes, crustáceos (Isopoda, Decapoda, Eucrustacea e Copepoda) e quelicerados. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63(3): 471–494.
- Mauricio, R. 1998. Costs of resistance to natural enemies in field populations of the annual plant *Arabidopsis thaliana*. *The American Naturalist* 151: 20–28.
- Maxwell, C.H. 1972. Geology and ore deposits of the Alegria District, Minas Gerais, Brazil. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 341-J: 1–72.
- McIver, E.E. e Basinger, J.F. 1999. Early Tertiary floral evolution in the Canadian high arctic. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 523–545.
- McLoughlin, S. 2001. The breakup history of Gondwana and its impact on pre-Cenozoic floristic provincialism. *Australian Journal of Botany* 49: 271–300,
- McNeill, J., Barrie, F.R., Burdet, H.M., Demoulin, V., Hwksworth, D.L., (...), Wiersema, J.H. e Turland, N.J. (eds.). 2006. *International Code of Botanical Nomenclature (Vienna Code)*. Adopted by the Seventeenth International Botanical Congress Vienna, Austria (July, 2005). Regnum Vegetabile 146, ARG Gantner Verlag KG, 568 pp.
- McVaugh, R. 1968. The genera of American Myrtaceae - an interim report. *Taxon* 17: 354–418.
- Mello, C.L., Bergqvist, L.P. e Sant'Anna, L.G. 2002. Sítio Paleontológico de Fonseca, Minas Gerais (Vegetais fósseis do Terciário Brasileiro). SIGEP 086. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berbert-Born (eds.) *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, Vol. 1, DNPM-CPRM, Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos, Brasília, pp. 73–79. World Wide Web: <http://sigep.cprm.gov.br/sitio086/sitio086english.htm> [acessado: Junho/2010].
- Metcalfe, C.R. e Chalk, L. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. Vol. 1, 2nd edition. Clarendon Press, Oxford.
- Molina-Montenegro, M.A., Ávila, P., Hurtado, R., Valdivia, A.I. e Gianoli, E. 2006. Leaf trichome density may explain herbivory patterns of *Actinote* sp. (Lepidoptera: Acraeidae) on *Liabum mandonii* (Asteraceae) in a montane humid forest (Nor Yungas, Bolivia). *Acta Oecologica* 30: 147–150,
- Morley, R.J. 2000, *Origin and evolution of tropical rainforests*. Wiley, New York, 362 pp.

- Morley, R.J. 2003. Interplate dispersal routes for megathermal angiosperms. *Perspectives on Plant Ecology, Evolution and Systematic* 6: 5–20,
- Morley, R.J. 2011. Dispersal and paleocology of tropical podocarps. Em: B.L. Turner e L.A. Cernusak (eds.) *Ecology of the Podocarpaceae in tropical forests*. Smithsonian Institution Scholarly Press, Washington D.C., pp. 21–42.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology* 51: 467–494.
- Muellner, A.N., Savolainen, V., Samuel, R. e Chase, M.W. 2006. The mahogany family “out-of-Africa”: divergence time estimation, global biogeography patterns inferred from plastid *rbcl* DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 236–250,
- Murillo, J.A., Ruiz, E.P., Landrum L.R., Stuessy, T.F. e Barfuss, M.H. 2012. Phylogenetic relationships in *Myrceugenia* (Myrtaceae) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62: 764–776. doi:10.1016/j.ympev.2011.11.021
- Nicotra, A.B., Leigh, A., Boyc, C.K., Jones, C.S., Niklas, K.J., Royer, D.L., Tsukaya, H. 2011. The evolution and functional significance of leaf shape in the angiosperms. *Functional Plant Biology* 38: 535–552. doi:10.1071/FP11057
- Noce, C.M. 1995. *Geocronologia dos eventos magmáticos, sedimentares e metamórficos na região do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais*. Tese Doutorado. Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 128 pp.
- ODSN - Ocean Drilling Stratigraphic Network, 2011. *Plate tectonic reconstruction service*. GEOMAR (Kiel) and Universität Bremen. World Wide Web: <http://odsn.de/odsn/services/paleomap/paleomap.html> [acessado: Junho/2010].
- Oliveira-e-Silva, M.I.M.N. 1982. *Flórula da Bacia de Fonseca, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação mestrado. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 175 pp.
- Oliveira-Filho, A.T. 2006. Catálogo de árvores nativas de Minas Gerais – Mapeamento e inventário da flora nativa e dos reflorestamentos. Editora UFLA, Lavras, 423 pp.
- Oliveira-Filho, A.T. e Fontes, M.A. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of Climate. *Biotropica* 32(4b): 793–810,
- Oliveira-Filho, A.T., Vilela, E.A., Carvalho, D.A. e Gavilanes, M.L. 1994. Effects of soils and topography on the distribution of tree species in a tropical riverine forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 10: 483–508.
- Oliveira-Filho, A.T., Curi, N., Vilela, E., Carvalho, D. 1997. Tree species distributions along soil catenas in a riverside semideciduous forest in southeastern Brazil. *Flora* 192: 47–64.
- Oliveira-Filho, A.T., Tameirão-Neto, E., Carvalho, W.A.C., Werneck, M., Brina, A.E., Vidal, C.V., Rezende, S.C., e Pereira, J.A.A. 2005. Análise florística do compartimento arbóreo de áreas de floresta atlântica *sensu lato* na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguésia* 56(87): 185–235.

- Olmstead, R.G., Zjhra, M.L., Lohmann, L.G., Grose, S.O. e Eckert, A.J. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. *American Journal of Botany* 96(9): 1731-1743. doi:10.3732/ajb.0900004.
- Pan, A.D., Jacobs, B.F. e Herendeen, P.S. 2010, Detarieae sensu lato (Fabaceae) from the Late Oligocene (27.23 Ma) Guang River flora of north-western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 163: 44–54.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L., e McMahon, T.A. 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences* 11: 1633–1644.
- Peixoto, A.L. 2010, Monimiaceae. Em: R.C. Forzza *et al.* (eds.). *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, vol. 2: 1286–1287.
- Pennington, R.T. e Dick, C.W. 2004. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B* 359: 1611–1622.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. e Pendry, C.A. 2000, Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261–273.
- Pennington, R.T., Lavin, M. e Oliveira-Filho, A. 2009. Woody Plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 437–57. doi:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120327
- Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., *et al.* 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, doi: 10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x
- Pereira-Carvalho, R.C., Sepúlveda-Chavera, G., Armando, E.A.S., Inácio, C.A. e Dianese, J.C. 2009. An overlooked source of fungal diversity: novel hyphomycete genera on trichomes of Cerrado plants. *Mycological Research* 113(2): 261–274.
- Pigg, K.B., Stockey, R.A. e Maxwell, S.L. 1993. *Paleomyrtinaea*, a new genus of permineralized myrtaceous fruits and seeds from the Eocene of British Columbia and Paleocene of North Dakota. *Canadian Journal of Botany* 71: 01–09.
- Pindell, J.L. e Tabbutt, K.D. 1995. Mesozoic–cenozoic Andean paleogeography and regional controls on hydrocarbon systems. Em: A.J. Tankard, S. Suares e H.J. Welsink (eds.) *Petroleum basins of South America*. *American Association of Petroleum Geologists Memoir* 62: 101–128.
- Pinto, A.D.P. e Regali, M.S.P. 1990, Palinoestratigrafia dos sedimentos terciários da Bacia de Gandarela, Minas Gerais- Brasil. *Revista da Escola de Minas Ouro Preto - REM* 44(1): 10–15.
- Punyasena, S.W. 2008. Estimating Neotropical paleotemperature and paleoprecipitation using plant family climatic optima. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 265: 226–237. doi:10.1016/j.palaeo.2008.04.025
- Raine, J.I., Mildenhall, D.C. e Kennedy, E.M. 2011. *New Zealand fossil spores and pollen: an illustrated catalogue*. 4th edition, GNS Science miscellaneous series, n° 4. World Wide Web: <http://data.gns.cri.nz/sporepollen/index.htm> [acessado: Junho/2011].
- Rambo, B. 1956. A flora fanerogâmica dos Aparados Riograndenses. *Sellowia* 7: 235–298.

- Ramos, A.C.S., Lemos-Filho, J.P., Ribeiro, R.A., Santos, F.R. e Lovato, M.B. 2007. Phylogeography of the tree *Hymenaea stagnocarpa* (Fabaceae: Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the brazilian cerrado. *Annals of Botany* 100: 1219–1228. doi:10.1093/aob/mcm221
- Ramos, A.C.S., Lemos-Filho, J.P.D. e Lovato, M.B. 2009. Phylogeographical structure of the neotropical forest tree *Hymenaea courbaril* (Leguminosae: Caesalpinioideae) and its relationship with the vicariant *Hymenaea stagnocarpa* from cerrado. *Journal of Heredity* 100: 206–216. doi:10.1093/jhered/esn092
- Raven, P.H. e Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 39–67.
- RNA - Rede Nacional de Agrometeorologia. 2004. *Normais climatológicas e balanços hídricos para Minas Gerais*. Dados atualmente disponibilizados pelo Sistema de Monitoramento Agrometeorológico (Agritempo, Embrapa e Cepagri, ©2009) do Ministério de Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA). Disponível online: <http://agritempo.gov.br> [acessado: Janeiro/2011].
- Regali, M.S.P. 1992. Bacia de Gandarela - Gênese e evolução do paleolago. *Revista da Escola de Minas Ouro Preto - REM* 45(1/2): 123–124.
- Regali, M.S.P., Uesugui, N. e Silva-Santos, A. 1974a. Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil-I. *Boletim Técnico da Petrobrás* 17: 177–191.
- Regali, M.S.P., Uesugui, N. e Silva-Santos, A. 1974b. Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil-II. *Boletim Técnico da Petrobrás* 17: 263–301.
- Renner, S.S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *International Journal of Plant Sciences* 165 (Suppl.): S23–S33.
- Renner, S.S. 2005. Variation and diversity among Laurales, Early Cretaceous to present. *Biologiske Skrifter* 55: 441–458.
- Renner, S.S. e Hausner, G. 2005. Siparunaceae. *Flora Neotropica monograph number 95*. The New York Botanical Garden, New York, 254 pp.
- Renner, S.S., Clausen, G. e Meyer, K. 2001. Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany* 88(7): 1290–1300,
- Renner, S.S., Strijk, J.S., Strasberg, D. e Thébaud, C. 2010. Biogeography of the Monimiaceae (Laurales): a role for East Gondwana and long-distance dispersal, but not West Gondwana. *Journal of Biogeography* 37: 1227–1238. doi:10.1111/j.1365-2699.2010.02319.x
- Ribeiro, R.A., Lemos-Filho, J.P., Ramos, A.C.S. e Lovato, M.B. 2011. Phylogeography of the endangered rosewood *Dalbergia nigra* (Fabaceae): insights into the evolutionary history and conservation of the brazilian atlantic forest. *Heredity* 106: 46–57. doi:10.1038/hdy.2010.64
- Ribeiro-Rodrigues, L.C. 1992. *O contexto geológico estrutural do Parque Natural do Caraça e adjacências, Quadrilátero Ferrífero, MG*. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, 173 pp.

- Ricardi-Branco, F., Branco, F.C., Garcia, R.J.F., Faria, R.S., Pereira, S.Y. e Portugal, R. 2009. Plant accumulations along the Itanhaém River basin, southern coast of São Paulo state, Brazil. *Palaios* 24: 416–424.
- Riccomini, C. 1989. *O rifte continental do sudeste do Brasil*. Tese Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 256 pp.
- Riccomini, C., Sant'Anna, L.G. e Ferrari, A.L. 2004. Evolução geológica do Rift Continental do Sudeste do Brasil. Em: V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C.D.R. Carneiro, B.B. Brito-Neves (orgs.) *Geologia do Continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*. Editora Beca, São Paulo, p. 383–405.
- Richardson, J.E., Chatrou, L.W., Mols, J.B., Erkens, R.H.J. e Pirie, M.D. 2004. Historical biogeography of two cosmopolitan families of flowering plants: Annonaceae and Rhamnaceae. *Philosophical Transactions of the Royal Society London, Series B: Biological Sciences* 359: 1495–1508.
- Rizzini, C.T. 1997. *Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos*. Âmbito Cultural Edições Ltda, 2ª edição, Rio de Janeiro, 747 pp.
- Romero, E.J. 1986. Paleogene phytogeography and climatology of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 73: 449–461.
- Romero, E.J. 1993. South American paleofloras. Em: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University press, New Haven, pp. 62–85.
- Romero, R. e Goldenberg, R. 1999. A new species of *Miconia* (Melastomataceae) from Serra da Canastra National Park, Minas Gerais, Brazil. *Novon* 9: 98–100,
- Roth, A., Mosbrugger, V., Belz, G., e Neugebauer. 1995. Hydrodynamic modelling study of angiosperm leaf venation types. *Botanica Acta* 108: 121–126.
- Royer, D.L. e Wilf, P. 2006. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences* 167: 11–18.
- Royer, D.L., Wilf, P., Janesko, D.A., Kowalski, E.A., e Dilcher, D.L. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany* 92(7): 1141–1151.
- Royer, D.L., Kooyman, R.M., Little, S.A., e Wilf, P. 2009. Ecology of leaf teeth: a multi-site analysis from an Australian subtropical rainforest. *American Journal of Botany* 96(4): 738–750,
- Royer, D.L., Peppe, D.J., Wheeler, E.A. e Niinemets, Ü. 2012. Roles of climate and functional traits in controlling toothed vs. untoothed leaf margins. *American Journal of Botany* 99(5): 915–922. doi:10.3732/ajb.1100428
- Saad, A. 1993. Neotectônica da Plataforma Brasileira: esboço e interpretação preliminares. *Geonomos* 1(1): 1–15.
- Saad, A. 1995. A geomorfologia da Serra do Espinhaço em Minas Gerais e de suas margens. *Geonomos* 3(1): 41–63.
- Saad, A., Bezerra, F.H.R, Costa, R.D., Igreja, H.L.S. e Franzinelli, E. 2005. Neotectônica da Plataforma Brasileira. Em: C.R.G. Souza, K. Suguio, M.A.S. Oliveira e De-Oliveira, P.E. (eds.) *Quaternário do Brasil*, Holos Editora, Ribeirão Preto, pp. 211–230,

- Safford, H.D. 2007. Brazilian páramos IV. Phytogeography of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 34: 1701–1722.
- Salgado, A.A.R., Braucher, R., Colin, F., Nalini-Jr., H.A., Varajão, A.F.D.C. e Varajão, C.A.C. 2006. Denudation rates of the Quadrilátero Ferrífero (Minas Gerais, Brasil): preliminary results from measurements of solute fluxes in rivers and in situ-produced cosmogenic ^{10}Be . *Journal of Geochemical Exploration* 88: 313–317.
- Salywon, A.M. e Landrum, L.R. 2007. *Curitiba* (Myrtaceae): a new genus from the planalto of southern Brazil. *Brittonia* 59(4): 301–307.
- Sampaio, D., Souza, V.C., Oliveira, A.A., Paula-Souza, J. e Rodrigues, R.R. *Árvores da restinga: guia ilustrado para identificação das espécies de Ilha do Cardoso*. Editora Neotrópica, São Paulo, 182 pp.
- Sanmartín, I. e Ronquist, F. 2004. Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. *Systematic Biology* 53(2): 216–243. doi:10.1080/10635150490423430
- Sant’Anna, L.G. 1994. *Mineralogia das argilas e evolução geológica da Bacia de Fonseca, Minas Gerais*. Dissertação Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo, 151 pp.
- Sant’Anna, L.G. e Schorscher, H.D. 1997. Estratigrafia e mineralogia dos depósitos cenozoicos da região da Bacia de Fonseca, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69(2): 211–226.
- Sant’Anna, L.G., Schorscher, H.D., e Riccomini, C. 1997. Cenozoic tectonics of the Fonseca Basin region, Eastern Quadrilátero Ferrífero, MG, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 10(3/4): 275–284.
- Saueressig, D. 2012. *Levantamento dendrológico na floresta ombrófila mista e implementação de um sistema de identificação “online”*. Dissertação Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 117 p. Publicado online: www.florestaombrofilamista.com.br [acessado: Junho/2012].
- Scheer, M.B. e Mochinski, A.Y. 2009. Florística vascular da Floresta Ombrófila Densa Altomontana de quatro serras no Paraná. *Biota Neotropica* 9(2): 51–70.
- Scher, H.D. e Martin, E.E. 2006. Timing and climatic consequences of the opening of Drake passage. *Science* 312: 428–430,
- Schrire, B.D., Lavin, M. e Lewis, G.L. 2005a. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recente phylogenies. Em: I. Friis e H. Balslev (eds.) *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions*. *Biologiske Skrifter* 55: 375–422.
- Schrire, B.D., Lewis, G.L. e Lavin, M. 2005b. Biogeography of the Leguminosae. Em: G.L. Lewis *et al.* (eds.) *Legumes of the world*, Royal Botanic Gardens Kew, p. 21–54.
- Scotese, C.R., Gahagan, L.M. e Larson, R.L. 1988. Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenozoic ocean basins. *Tectonophysics* 155: 27–48.
- Sgarbi G.N.C., Fantinel, L.M. e Masotti, F.S. 1992. Geologia dos sedimentos lacustres da Bacia terciária de Gandarela, MG. *Revista Escola de Minas Ouro Preto - REM* 45(1/2): 118–122.
- Shi, G., Zhou, Z. e Xie, Z. 2010. A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161: 179–195.

- Silva, T.P.da e Mello, C.L. 2011. Reativações neotectônicas na zona de cisalhamento do Rio Paraíba do Sul (Sudeste do Brasil). *Geologia USP – Série científica* 11(1): 95–111.
- Simon, M.F., Grether, R., Queiroz, L.P.de, *et al.* 2009. Recent assembly of the Cerrado, a neotropical plant diversity hotspot, by in situ evolution of adaptations to fire. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 20359–20364.
- Snow, N., Guymer, G.P. e Sawvel, G. 2003. Systematics of *Austromyrtus*, *Lenwebbia*, and the Australian species of *Gossia* (Myrtaceae). *Systematic Botany Monographs* 65: 1–95.
- Sobral, M., Proença, C., Souza, M., Mazine, F. e Lucas, E. 2010, Myrtaceae. Em: Forzza, R.C. *et al.* (eds.), *Catálogo de plantas e fungos do Brasil, Volume 2*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, pp. 1002. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br> [acessado: Junho/2011].
- Sobral, M., Proença, C., Souza, M., Mazine, F. e Lucas, E. 2012. Myrtaceae. Em: Forzza, R.C. *et al.* (orgs.), Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/2012> [acessado: Janeiro/2012].
- Sommer, F.W. e Lima, C.D. 1967. Contribuição à paleoflora de Fonseca, Minas Gerais (resumo). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 39(3/4): 537R.
- Spicer, R.A., Herman, A.B. e Kennedy, E.M. 2005. The sensitivity of CLAMP to taphonomic loss of foliar physiognomic characters. *Palaios* 20: 429–438. doi:10.2110/palo.2004.P04-63
- Spicer, R.A., Valdes, P.J., Spicer, T.E.V., Craggs, H.J., Srivastava, G., *et al.* 2009. New developments in CLAMP: calibration using global gridded meteorological data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 283: 91–98.
- Spier, C.A., Vasconcelos, P.M., e Oliveira, S.M.B. 2006. Ar-40/Ar-39 geochronological constraints on the evolution of laterite iron deposits in the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brazil. *Chemical Geology* 234(1/2): 79–104.
- Stace, C.A. 2007. Combretaceae. Em: K. Kubitzki (ed.), *The Families and Genera of Vascular Plants - Flowering Plants, Eudicots*. Vol. IX, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 67–82.
- Stear, D.C., Boon, P.I., Greenwood, D.R., e Diamond, N.T. 2002. Transport of leaf litter in upland streams of *Eucalyptus* and *Nothofagus* forests in south-eastern Australia. *Archiv für Hydrobiologie* 156: 43–61.
- Stear, D.C., Boon, P.I., e Greenwood, D.R. 2006. Overland transport of leaves in two forest types in southern Victoria, Australia and its implications for palaeobotanical studies. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 118(1): 65–74.
- Stehmann, J.R., Forzza, R.C., Salino, A., Sobral, M. *et al.* (eds.) 2009. *Plantas da Floresta Atlântica*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), 516 pp.
- Styles, B.T. 1981. Subfamily Swietenioideae (Meliaceae). Em: T.D. Pennington (ed.) *Meliaceae. Flora Neotropica Monograph number 28*. The New York Botanical Garden, New York, 399 pp.
- Su, T., Xing, Y.W., Liu, Y.S.C., Jacques, F.M.B., Chen, W.Y., Huang, Y.J. e Zhou, Z.K. 2010, Leaf margin analysis: a new equation from humid to mesic forests in China. *Palaios* 25: 234–238.

- Suguio, K. e Mussa, D. (1978). Madeiras fósseis dos aluviões antigos do Rio Tietê, São Paulo. *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo-IG, USP* 9: 25–45.
- Sytsma, K.J., Litt, A., Zjhra, M.L., Pires, C., *et al.* 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 165(4 Suppl.): S85–S105. doi:1058-5893/2004/1650S4-0007
- Swenson, U., Hill, R.S. e McLoughlin, S. 2001. Biogeography of *Nothofagus* supports the sequence of Gondwana break-up. *Taxon* 50: 1–17.
- Tello-Saenz, C.A., Hackspacher, P.C., Hadler, N.J.C., Iunes, P.J. *et al.* 2003. Recognition of Cretaceous, Paleocene and Neogene activities, through AFTA, in Precambrian areas of the southeast Brazil: association with the South Atlantic Ocean opening. *Journal of South American Earth Sciences* 15: 765–774.
- Torsvik, T.H., Gaina, C., e Redfield, T.F. 2008. Antarctica and global paleogeography: from Rodinia, through Gondwanaland and Pangea, to the birth of the southern ocean and the opening of gateways. Em: A.K. Cooper, P.J. Barret, H. Stagg, H., *et al.* (eds.). *Antarctica: a keystone in a changing World. Proceedings of the 10th International Symposium on Antarctic Earth Sciences, The National Academies Press, Washington, DC*, pp. 125–140,
- Turchetto-Zolet, A.C. 2009. *Filogeografia e sistemática molecular de Schizolobium parahyba (Vell.) Blake (Guapuruvu) através do sequenciamento de regiões cloroplásticas e nucleares*. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 138 pp.
- Upchurch Jr., G.R., e Wolfe, J.A. 1993. Cretaceous vegetation of the western interior and adjacent regions of North America. *Geological Association of Canada Special Paper* 39: 243–281.
- van der Werff, H. 1991. A key to the genera of Lauraceae in the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 377–387.
- VanHoeken-Klinkenberg, P.M.J. 1966. Maastrichtian, Paleocene and Eocene pollen and spores from Nigeria. *Leidse Geologische Mededelingen* 38: 37–48.
- Varajão, C.A.C. 1991. A questão da correlação das superfícies de erosão do Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais. *Revista Brasileira de Geociências* 21(2): 138–145.
- Varajão, C.A.C., Salgado, A.A.R., Varajão, A.F.D.C., Braucher, R., Colin, F. e Nalini-Jr., H.A. 2009. Estudo da evolução da paisagem do Quadrilátero Ferrífero (Minas Gerais, Brasil) por meio da mensuração das taxas de erosão (¹⁰Be) e da pedogênese. *Revista Brasileira de Ciências do Solo* 33: 1409–1425.
- Vasconcelos, M.F. 2011. O que são campos rupestres e campos de altitude nos topos de montanhas do leste do Brasil? *Revista Brasileira de Botânica* 34(2): 241–246.
- Veevers, J.J., Powell, C.M. e Roots, S.R. 1991. Review of seafloor spreading around Australia. 1. Synthesis of the patterns of spreading. *Australian Journal of the Earth Sciences* 38: 373–389.
- Vicentini, A. 2007. *Pagamea* Aubl. (Rubiaceae), from species to processes, building the bridge. PhD. Dissertation, University of Missouri Saint Louis, 233 pp.

- Yamamoto, I.T. 1995. *Palinologia das bacias tafrogênicas do sudeste (bacias de Taubaté, São Paulo e Resende): análise bioestratigráfica integrada e interpretação ambiental*. Dissertação Mestrado, inédita, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho-UNESP, Rio Claro, 217 pp.
- Wagner, G.J. 1991. Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiology* 96: 675–679.
- Wagner, W.L. e Hoch, P.C. 2005. Onagraceae, the evening primrose family website. <http://botany.si.edu/onagraceae/index.cfm> [acessado: Dezembro/2011].
- Walkama, E., Salminen, J.P., Koricheva, J. e Pihlaja, K. 2003. Comparative analysis of leaf trichomes structure and compositions of epicuticular flavonoids in Finnish Birch species. *Annals of Botany* 91: 643–655.
- Wang, H., Moore, M.J., Soltis, P.S., Bell, C.D., Brockington, S.F., Alexandre, R., Davis, C.C., Latvis, M., Manchester, S.R. e Soltis, D.E. 2009. Rosid radiation and the rapid rise of angiosperm-dominated forests. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106(10): 3853–3858. doi:10.1073/pnas.0813376106
- Warwick, M.C., Lewis, G.P. e de Lima, H.C. 2008. A reappraisal of *Barnebydendron* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Detarieae). *Kew Bulletin* 63: 143–149.
- Webb, S.D. 1991. Ecogeography and the Great American Interchange. *Paleobiology* 17(3): 266–280.
- Webster, G.L. 1995. The panorama of Neotropical cloud forests. Em: S.P. Churchill, H. Balslev, E. Forero e J.L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of neotropical montane forests*. New York Botanical Garden, pp. 53–77.
- Weeks, A., Daly, D.C. e Simpson, B.B. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 85–101.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in Botanical Research* 31: 1–35.
- Wiemann, M.C., Dilcher, D.L. e Manchester, S.R. 2001. Estimation of mean annual temperature from leaf and wood physiognomy. *Forest Science* 47(2): 141–149.
- Wiemann, M.C., Manchester, S.R., Dilcher, D.L., Hinojosa, L.F. e Wheeler, E.A. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 85: 1796–1802.
- Wier, A., Dolan, M., Grimaldi, D., Guerrero, R., Wagensberg, J. e Margulis, L. 2002. Spirochete and protist symbionts of a termite (*Mastotermes electrodominus*) in Miocene amber. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 99(3): 1410–1413. doi:10.1073/pnas.022643899
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis. *Paleobiology* 23: 373–390,
- Wilf, P. 2008. Fossil angiosperm leaves: paleobotany's difficult children proves themselves. *Paleontological Society Papers* 14: 319–333.
- Wilf, P. 2012. Rainforest conifers of Eocene Patagonia: attached cones and foliage of the extant Southeast Asian and Australasian genus *Dacrycarpus* (Podocarpaceae). *American Journal of Botany* 99(3): 562–584. doi:10.3732/ajb.1100367

- Wilf, P., Wing, S., Greenwood, D.R. e Greenwood, C.L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology* 26: 203–206.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, K.R., Hicks, J.F., Wing, S.L. e Obradovich, J.D. 2003a. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300: 122–125. doi:10.1126/science.1080475
- Wilf, P., Johnson, K.R., e Huber, B.T. 2003b. Correlated terrestrial and marine evidence for global climate changes before mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100: 599–604.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S. e Gandolfo, M.A. 2005a. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634–650,
- Wilf, P., Labandeira, C.C., Johnson, K.R., e Cúneo, N.R. 2005b. Richness of plant-insect association in Eocene Patagonia: a legacy for South American biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 102: 8944–8948. www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.0500516102
- Wilf, P., Little, S.A., Iglesias, A., Zamaloa, M.C., Gandolfo, M.A., Cúneo, N.R. e Johnson, K.R. 2009. *Papuacedrus* (Cupressaceae) in Eocene Patagonia, a new fossil link to Australasian rainforests. *American Journal of Botany* 96: 2031–2047.
- Wilson, P.G. 2011. Myrtaceae. Em: K. Kubitzki (ed.) *The families and genera of vascular plants*, Flowering Plants Eudicots – Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, volume X, p. 212–271. doi:10.1007/978-3-642-14297-7
- Wilson, P.G., O’Brien, M.M., Heslewood, M.M., e Quinn, C.J. 2005. Relationships within Myrtaceae sensu lato based on a *matK* phylogeny. *Plant Systematics & Evolution* 251: 3–19.
- Wing, S.L. 1996. Global warming and plant species richness: a case study of the Paleocene/Eocene boundary. Em: M.L. Reaka-Kudla, D.E. Wilson, e E.O. Wilson (eds.). *Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources*. Joseph Henry Press book, Washington, DC, pp. 163–185.
- Wing, S.L. e Greenwood, D.R. 1993. Fossils and fossils climates: the case for equable Eocene continental interiors. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London series B* 341: 243–252.
- Wing, S.L., Harrington, G.J., Smith, F.A., Bloch, J.I., Boyer, D.M. e Freeman, K.H. 2005. Transient floral change and rapid global warming at the Paleocene/Eocene boundary. *Science* 310: 993–996.
- Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C.A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P. e Labandeira, C.C. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest. *PNAS - Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 106: 18627–18632. doi:10.1073/pnas.0905130106 [with Supporting information online: www.pnas.org/cgi/content/full/0905130106/DCSupplemental]
- Wojciechowski, M.F. 2006. Papilionoideae. Em: *The Tree of Life Web Project*. Version 12 July 2006. Publicado online: <http://tolweb.org/Papilionoideae/60240/2006.07.12> [Acessado: Dezembro/2011].
- Wolfe, J.A. 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 9: 27–57.

- Wolfe, J.A. 1978. A paleobotanical interpretation of tertiary climates in the northern hemisphere. *American Science* 66: 694–703.
- Wolfe, J.A. 1979. Temperature parameters of humid to mesic forests of Eastern Asia and relation to forests of other regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *U.S. Geological Survey Professional Paper* 1106: 1–37.
- Wolfe, J.A. 1985. Distribution of major vegetational types during the Tertiary. *Geophysical Monograph* 32: 357–375.
- Wolfe, J.A. 1993. A method of obtaining climate parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin* 2040: 1–73.
- Wolfe, J.A. 1995. Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Annual Review of Earth and Planetary Science* 23: 119–142.
- Xiwen, L., Jie, L., Puhua, H., Fa'nan, W., Hongbin, C. e van der Werff, H. 2008. Lauraceae. Em: *Flora of China*, Volume 7, p. 102–254. World Wide Web: <http://www.flora.ac.cn/> [acessado: Junho/2011].
- Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E., e Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.
- Zachos, J.C., Röhl, U., Schellenberg, A.S., Sluijs, A., Hodell, D.A., (...), McCarren, H. e Kroon, D. 2005. Rapid acidification of the ocean during the Paleocene-Eocene thermal maximum. *Science* 308: 1611–1615.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R. e Zeebe, R.E. 2008. An early cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279–283.
- Zalán, P.V. 2004. Evolução fanerozoica das bacias sedimentares brasileiras. Em: V. Mantesso-Neto, A. Bartorelli, C. Dal-Ré-Carneiro e B.B. Brito-Neves (orgs.), *Geologia do Continente Sul-Americano: evolução da obra de Fernando Flávio Marques de Almeida*, Beca editora, São Paulo, pp. 595–612.
- Zalán, P.V. e Oliveira, J.A.B.de. 2005. Origem e evolução estrutural do Sistema de Riftes Cenozóicos do Sudeste do Brasil. *Boletim de Geociências Petrobras - Rio de Janeiro* 13(2): 269–300,
- Zappi, D. 2010, Neotropical Rubiaceae. Em: W. Milliken, B. Klitgaard e A. Baracat, A. (eds.). *Neotropikey – Interactive key and information resources for flowering plants of the Neotropics*. World Wide Web: www.kew.org/neotropikey [acessado: Junho/2011].
- Zerega, N.J.C., Clement, W.L., Datwyler, S.H. e Weiblen, G.D. 2005. Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 402–416.
- Ziegler, A.M., Eshel, G., McAllister Rees, P., Rothfus, T.A., Rowley, D.B. e Sunderlin, D. 2003. Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia* 36: 227–254. doi:10.1080/00241160310004657



JEAN CARLO MARI FANTON

VOLUME II – APÊNDICES

**RECONSTRUINDO AS FLORESTAS TROPICAIS ÚMIDAS DO EOCENO–OLIGOCENO
DO SUDESTE DO BRASIL (BACIAS DE FONSECA E GANDARELA, MINAS GERAIS)
COM FOLHAS DE FABACEAE, MYRTACEAE E OUTRAS ANGIOSPERMAS: ORIGENS
DA MATA ATLÂNTICA.**

CAMPINAS

2013

SUMÁRIO

(Páginas)

VOLUME II (APÊNDICES)

APÊNDICE 1. MANUSCRITO (PRIMEIRA VERSÃO) SOBRE O MORFOTIPO FS01 (FABACEAE).	01–50
APÊNDICE 2. ARTIGO PUBLICADO SOBRE O MORFOTIPO FS08 (COMBRETACEAE).	01–16
APÊNDICE 3. LISTA DAS 817 ESPÉCIES DE ANGIOSPERMAS ARBÓREAS MODERNAS UTILIZADAS NA LMA.	01–25
APÊNDICE 4. RELAÇÕES FILOGENÉTICAS ENTRE GRUPOS E ORDENS DE APG III (2009).	01

**LEGUMINOSA “CAESALPINIOIDEAE” (FABACEAE) DO INTERVALO EOCENO–OLIGOCENO
(FORMAÇÃO FONSECA) DO SUDESTE BRASILEIRO**

“CAESALPINIOIDEAE” LEGUME (FABACEAE) FROM THE EOCENE–OLIGOCENE INTERVAL
(FONSECA FORMATION) OF SOUTH-EASTERN BRAZIL

Jean Carlo Mari FANTON¹ e Fresia RICARDI-BRANCO²

1. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Estadual
de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. Email: jeanfanton@gmail.com

2. Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade
Estadual de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. Email:
fresia@ige.unicamp.br

Número total de páginas (texto e referências) = 40 + 5 ilustrações (figuras com legendas).

Proposta de cabeçalho: Leguminosa do Eoceno–Oligoceno, Brasil.

Autor para correspondência. Email: jeanfanton@gmail.com

Resumo. Folhas fósseis da espécie de leguminosa *Caesalpinia echinataformis* do Eoceno–Oligoceno (Formação Fonseca) do sudeste brasileiro foram aqui analisadas, resultando na reavaliação de sua posição sistemática. O táxon exhibe folhas 1-vez pinadas, paripinadas e multifolioladas, raque canaliculada sem asas ou glândulas, folíolos oblongos opostos com base desigual e assimétrica, peciólulo com pulvino estriado enrugado-cruzado, ápice variável, nervura primária próxima da margem proximal, epiderme hipoestomática, paredes anticlinais adaxiais retas a pouco curvadas e bases largas de tricoma. Tais características foliares ocorrem comumente, em diferentes combinações, em certos gêneros atuais (especialmente aqueles neotropicais e/ou africanos, como por exemplo, *Macrolobium* e *Tamarindus*) ou extintos (*Podocarpium*) da tribo Detarieae s.l., ou ainda do clado Peltophorum (*Schizolobium*), embora este tenha folhas bipinadas. Os resultados desta análise contradizem estudos prévios que concluíram que o fóssil seria muito relacionado às atuais espécies *Caesalpinia echinata* (tribo Caesalpinieae) e *Senna multijuga* (tribo Cassieae), ambas nativas do Brasil. Indicam também que o seu conjunto de caracteres não permite acomodá-lo em nenhum dos gêneros detarioides descritos até então. Assim, um novo gênero fóssil (*Detarieaephyllum* gen. nov.) e uma nova combinação (*Detarieaephyllum echinataformis* comb. nov.) são aqui propostos. A ocorrência desta leguminosa na Formação Fonseca mais a distribuição do pólen fóssil *Striatopollis catatumbus* evidenciam a presença da tribo Detarieae na América do Sul, em amplo âmbito, já durante o Paleógeno. Além disso, o restante do registro fóssil e os atuais padrões biogeográficos da tribo dão suporte a uma história paleogeográfica e evolutiva consideravelmente compartilhada entre África e América do Sul.

Palavras-chave. Leguminosae. “Caesalpinioideae”. Angiospermas fósseis. Morfologia foliar.
Epiderme. Eoceno–Oligoceno.

Abstract. Fossil leaves of the legume species *Caesalpinia echinataformis* E.W. Berry from the Eocene–Oligocene (Fonseca Formation) of south-eastern Brazil have been analyzed and its systematic position re-evaluated. This taxon shows leaves pinnately organized, paripinnate and multifoliolate, rachis grooved without wings or glands, opposite oblong leaflets with unequal and asymmetrical base, striated and cross-wrinkled pulvinate petiolule, apex variable, midvein near proximal margin, hypostomatic epidermis, adaxial anticlinal walls straight to slightly curved and enlarged trichome bases. Such leaf characteristics are commonly found, in different combinations, in some genera of the caesalpinoid tribe Detarieae s.l., extant (especially the Neotropical and/ or African ones, e.g. *Macrolobium* and *Tamarindus*) and extinct (*Podocarpium*), and also, in a particular genus of the Peltophorum clade (*Schizolobium*), although it is bipinnate. The reappraisal presented here contradicts the earlier studies in which this fossil was considered to be more related to the modern species *Caesalpinia echinata* (tribe Caesalpinieae) and *Senna multijuga* (tribe Cassieae), both native to Brazil. It also indicates that the set of fossil features do not conform to any single detarioid genus previously recognized. Thus, a new fossil genus (*Detarieaephyllum* gen. nov.) and a new combination (*Detarieaephyllum echinataformis* comb. nov.) are proposed here. The record of this legume in the Fonseca Formation and the distribution of the pollen taxon *Striatopollis catatumbus* document the presence of the tribe Detarieae covering a wide area in South America during the Paleogene. In addition, the fossil record and the current biogeographic patterns of Detarieae

provide further evidence of a significant paleogeographic and evolutionary history shared between Africa and South America.

Keywords. Leguminosae. “Caesalpinioideae”. Fossil angiosperms. Leaf morphology. Epidermis. Eocene–Oligocene.

INTRODUÇÃO

SEGUINDO o padrão detectado no registro fóssil mundial a partir do final do Paleoceno (Herendeen e Dilcher, 1992; Lavin *et al.*, 2005), as leguminosas também foram um componente abundante e diverso (representando as três subfamílias) na Formação Fonseca, por sua vez datada no intervalo Eoceno–Oligoceno (Lima e Salard-Chebouldaeff, 1981; Maizatto, 2001).

Leguminosas da Formação Fonseca

A presença de Fabaceae Lindl. nesta assembleia foi prenunciada por Gorceix (1876, 1884) ao observar folhas parecidas com as de leguminosas nativas do sudeste brasileiro, como *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake. Com base em folíolos incompletos e organicamente destacados, Berry (1935) descreveu formalmente *Cassia fonsecana*, *Cassia obtusatafolia* e *Triptolemea tertiaria*. *Caesalpinia echinataformis* foi a única descrita através de folíolos conectados às raques. Oliveira-e-Silva (1982), por sua vez, reconheceu folhas em *Cassia*, além de uma Mimosoideae indeterminada e de um fruto alado de Papilionoideae.

Análises palinológicas revelaram grãos de pólen de “Caesalpinioideae” (*Striatopollis bellus*, *Striatricolpites catatumbus* e *Margocolporites vanwijhei*), Mimosoideae e Papilionoideae (Lima e Salard-Chebouldaeff, 1981; Maizatto, 2001). Também foi descrito o lenho *Leguminoxylon piptadenoides* (Curvello, 1955).

As folhas de *Caesalpinia echinataformis* parecem ser o tipo de Fabaceae mais abundante nas camadas da Formação Fonseca, conforme observaram Dolianiti (1948) e Mello *et al.* (2002). Tal morfoespécie tornou-se importante após a publicação de Berry (1935) porque supostamente representaria a evidência mais antiga dos ancestrais do pau-brasil (*Caesalpinia echinata* Lam.), árvore moderna cuja denominação popular deu nome ao país.

***Caesalpinia echinataformis* e *Cassia mirandae* (histórico nomenclatural)**

Berry descreveu *Caesalpinia echinataformis* no protólogo como folhas compostas provavelmente bipinadas, embora ressaltasse que era impossível determinar sua organização conclusivamente. Suas folhas eram paripinadas e multifolioladas, com 17–21 pares de folíolos opostos, proximamente espaçados, nanófilos (os distais e proximais, menores), oblongo-ovados, de margens lisas e quase sésseis ou com um peciólulo curto (Berry, 1935).

Berry (1935) enfatizou também o caráter diagnóstico da base dos folíolos: arredondadas de modo inequilateral (= assimétrico, com o lado distal mais largo). Já os ápices, praticamente simétricos, eram arredondados ou quase “emarginados”. Quanto à nervação, as secundárias foram ditas camptódromas e as terciárias, segundo o autor, não puderam ser distinguidas.

Apontando similaridades com *Enterolobium* Mart. (Mimosoideae) e *Caesalpinia* L., Berry argumentou a favor do último por reconhecer maior homologia com *C. echinata*, árvore endêmica da costa atlântica do Brasil, com tronco, ramos e legumes espinhosos (Lewis, 1998). Revelou ainda que a única diferença era o número menor de foliólulos na forma moderna, nomeando então o fóssil de acordo com esta suposta afinidade. Mesmo tendo apresentado a fotografia de dois espécimes mais dois desenhos (figs. 1–4, plate 2, Berry, 1935), o autor não designou um tipo nomenclatural, não forneceu o número de registro do material e nem a

instituição depositária (mencionou apenas que tal coleção, antes acumulada no “*Museum at Rio de Janeiro*”, foi transmitida pelo “*Geological Survey of Brazil*” ao autor, Berry, 1935, pg. 565). O referido material ficou depositado na coleção paleobotânica do National Museum of Natural History (Smithsonian Institution, Washington, DC) até 1971, quando foi devolvido ao Brasil, possivelmente passando a integrar o acervo do Museu de Ciências da Terra (MCTer, DNPM-Rio de Janeiro). Além de não constarem números de registro para localização, os espécimes fotografados por Berry estão desaparecidos.

Outra leguminosa muito semelhante foi descrita por Oliveira-e-Silva (1982) e nomeada como *Cassia mirandae* sp. nov. através de um holótipo (DGM-Pb-1718, MCTer-DNPM-Rio de Janeiro). Entretanto, o novo nome não foi efetivamente publicado (dissertação de Mestrado inédita, Oliveira-e-Silva, 1982) gerando-se um nome nu. A autora comparou-a com a atual *Cassia multijuga* Rich. (basiônimo de *Senna multijuga* (Rich.) H.S. Irwin e Barneby), nativa do Brasil, mas, surpreendentemente, não apontou relações com *Caesalpinia echinataformis*.

Para *Cassia mirandae* (Oliveira-e-Silva, 1982) foram listadas praticamente as mesmas características distintivas de *Caesalpinia echinataformis* Berry (1935). Divergiram apenas quanto aos termos empregados e por características da nervação não conhecidas, como secundárias camptódroma-broquidódromas e terciárias em “reticulado ortogonal” (Oliveira-e-Silva, 1982).

Espécimes inéditos da Formação Fonseca foram aqui examinados e também revelaram folhas muito compatíveis com aquelas descritos anteriormente. A análise revelou ainda a preservação de características morfológicas e epidérmicas até então desconhecidas.

O presente estudo teve como objetivos preliminares: (1) comparar entre si, e com os espécimes inéditos, *Caesalpinia echinataformis* e *Cassia mirandae*, verificando a sobreposição

de suas circunscrições; e (2) investigar a validade das propostas sistemáticas de Berry (1935) e de Oliveira-e-Silva (1982), respectivamente.

Por comparação, notou-se que muitas das características diagnósticas de *Caesalpinia echinata* confrontavam-se com as de *C. echinataformis*, tais como os poucos pares (até 10) de foliólulos alternos peculiarmente trapeziformes (oblíquos e oblongo-romboidais) em raques com acúleos de disposição espiralada (Lewis, 1998). Assim, rejeitou-se aqui a proposição de (Berry, 1935) de que *C. echinataformis* seria proximamente relacionada à *C. echinata*.

Da mesma forma, questionou-se que *Cassia mirandae* seria aparentada à *Senna multijuga* (Oliveira-e-Silva, 1982), sobretudo pela ausência de nectários extraflorais na raque, considerados uma sinapomorfia do subclado moderno que congrega as espécies de *Senna* mais comparáveis ao fóssil, além de outras inconsistências epidérmicas discutidas mais adiante.

Com base na atual investigação, o presente estudo: (1) admite que os espécimes de *Cassia mirandae*, assim como o novo material aqui analisado, pertencem a *Caesalpinia echinataformis*; (2) rejeita a proposta original de Berry (1935) e de Oliveira-e-Silva (1982), descartando-se afinidades às tribos Caesalpinieae e Cassieae; (3) revela caracteres taxonômicos informativos para sua inclusão em Detarieae s.l.; e (4) propõe uma nova combinação para o nome *Caesalpinia echinataformis* E.W. Berry (basiônimo), a partir da descrição de um novo gênero extinto que melhor acomoda esta leguminosa fóssil, descrevendo-se um neótipo mais parátipos. Em adição, são discutidas as implicações paleobiogeográficas e paleoecológicas desse possível registro de leguminosa detarioide para o Eoceno–Oligoceno do sudeste brasileiro.

MATERIAL E MÉTODOS

A paleoflora Fonseca é uma assembleia parautóctone dominada por folhas de angiospermas como Fabaceae, Myrtaceae, Lauraceae, Melastomataceae, Annonaceae e Menispermaceae, entre outras (Berry, 1935; Dolianiti, 1949, 1950; Duarte, 1956, 1958; Oliveira-e-Silva, 1982; Fanton *et al.*, 2012). Uma floresta tropical úmida existiu próxima às planícies de inundação associadas ao paleoambiente fluvial meandrante de Fonseca, conforme indicam as evidências: abundância, em análises palinológicas, de *Botryococcus*, esporos de fungos e pteridófitas, além de grãos de pólen de Arecaceae, Fabaceae e Podocarpaceae (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto, 2001); alta proporção de folhas notófilas–mesófilas com margens lisas (Oliveira-e-Silva, 1982; Burnham e Johnson, 2004); e preservação em níveis de granulometria fina (siltitos e argilitos, Sant’Anna e Schorscher, 1997; Maizatto, 2001).

Tal assembleia encontra-se preservada na Formação Fonseca, unidade que preenche a Bacia de Fonseca aflorante no distrito homônimo (município de Alvinópolis), estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil (Mello *et al.*, 2002). Litologicamente constituída por conglomerados, arenitos, argilitos e linhitos com intercalações de siltito, a Formação Fonseca foi depositada em um sistema fluvial meandrante (Sant’Anna e Schorscher, 1997; Maizatto, 2001) durante o intervalo Eoceno–Oligoceno, conforme dados palinológicos (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto, 2001). Para detalhes da localização e geologia, ver Fanton *et al.* (2012).

Os espécimes fósseis estão preservados em folhelhos cinza-claros, como impressões e/ou carbonificações contendo raques completas a incompletas, além de folíolos isolados. O material foi fotografado com câmera digital *OptioPentax* e estereomicroscópio *C. Zeiss Stemi SV6* (câmera *AxioCam MRC 5C*), e desenhado em câmara-clara. Folíolos com superfície

epidérmica bem preservada sobre matriz fina (UFRJ-DG-Pb-0274 verso) foram mecanicamente extraídos, montados em *stubs* e metalizados (*Au*) para análise sob microscópio eletrônico de varredura (MEV). Os procedimentos foram realizados nos laboratórios do Instituto de Geociências da UNICAMP.

Os fósseis foram comparados com espécimes atuais de Fabaceae, depositados nos herbários da Universidade Estadual de Campinas (UEC) e da Prefeitura Municipal de São Paulo (PMSP), além daqueles digitalizados disponíveis *online* em: Tropicos® Missouri Botanical Garden, <http://tropicos.org/>, JSTOR Plant Science, <http://plants.jstor.org/> e The Field Museum NHS, <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/> (preferencialmente tipos, acessados até Maio/2012). Para estudos morfológicos, espécimes selecionados tiveram seus folíolos desenhados (quando a nervação era conspícua) e/ ou clarificados; ou ainda metalizados para comparações da epiderme em MEV. Amplo conjunto comparativo, a partir da literatura e/ou observação direta de espécimes, cobrindo os 171 gêneros modernos de Caesalpinioideae (Lewis *et al.*, 2005) e seguindo a filogenia molecular de Bruneau *et al.* (2008) permitiu avaliar as relações sistemáticas do fóssil. A terminologia da arquitetura foliar segue Ellis *et al.* (2009), e de leguminosas (e micromorfologia epidérmica) está de acordo com Herendeen *et al.* (2003).

O material fóssil está depositado nas coleções do Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (sob numeração UFRJ-DG-Pb, coletores: C. Limeira e L.P. Bergqvist, 1998) e do MCTer-DNPM 9º distrito, Rio de Janeiro (DGM-Pb, coletores: J. Miranda, A.N. Cunha e E. Dolianiti, 1942/1943).

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

Família **FABACEAE** Lindl., 1836

Subfamília **CAESALPINIOIDEAE** DC., 1825

Tribo **DETARIEAE** DC. *sensu lato* (*sensu* Mackinder, 2005)

Detariaeaphyllum J.C.M. Fanton et F. Ricardi-Branco gen. nov.

Detariaeaphyllum echinataformis (E.W. Berry) J.C.M. Fanton et F. Ricardi-Branco comb. nov.

Fig. 1.1–1.8, Fig. 2.1–2.6, Fig. 3.1–3.6, e Fig. 4.10

Espécie tipo. *Detariaeaphyllum echinataformis* (E.W. Berry) J.C.M. Fanton et F. Ricardi-Branco

Basiônimo. *Caesalpinia echinataformis* E.W. Berry (1935: 576–577, plate 2, fig. 1–4)

Nomem nudum. *Cassia mirandae* M.I.M.N. Oliveira-e-Silva, nom. nud. (1982: 24–25, estampa 2, fig. 3, 4, 6 e 9)

Sinônimo. *Schizolobium inaequilaterum* F.C. Fittipaldi, M.G. Simões, A.M. Giulietti et J.R. Pirani (1989: 189–202, plate 1, fig. 5, plate 3, fig. 20, Holótipo GP/3T-1812)

Etimologia. Junção de “*Detarieae*” (nome da tribo caesalpinioídea *Detarieae sensu lato* à qual a folha fóssil deve ser mais relacionada) mais “*phyllum*” (que significa folha).

Material. Neótipo: UFRJ-DG-Pb 0269 (Fig. 1.1–1.4). **Parátipos:** UFRJ-DG-Pb 0246, 0259, 0264 (Fig. 1.8), 0274 (frente, Fig. 1.5, e verso, Fig. 1.6–1.7, Fig.3.1–3.6), 0276, 0278a, b (parte, Fig.2.1–2.2, e contra-parte); DGM-Pb-0114 (frente, Fig. 2.3–2.4, e verso, Fig. 2.5–2.6), 0723, 0742, 1072.

Localidade tipo. Cabeceira dos córregos da Chácara e Carvão de Pedra, ± 2 km a noroeste do distrito de Fonseca, município de Alvinópolis, estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil (20°09′21″S lat., 43°18′44″W long.).

Procedência estratigráfica. Folhelhos e linhitos com intercalações de siltito (*sensu* Maizatto, 2001) da Formação Fonseca, Bacia de Fonseca (Eoceno Superior–Oligoceno Inferior).

216 **Repositórios.** Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ-DG-
217 Pb) e Museu de Ciências da Terra – DNPM 9º distrito, RJ (DGM-Pb).

218 **Diagnose genérica.** Folha pinadamente (?) composta, paripinada, até 17(22) pares de folíolos
219 inseridos opostamente. Raque adaxialmente canaliculada, não alada e sem nectários. Pecíolo
220 pulvinado na base, estriado. Folíolos oblongos, assimétricos, com margens inteiras, nanófilos (a
221 leptófilos nas extremidades). Peciólulos curtos, robustos, pulvinulados, estriados e enrugados
222 (em padrão cruzado). Bases dos folíolos desiguais, fortemente assimétricas (acentuada
223 curvatura na margem distal, que é mais larga que a proximal), agudas, convexas a quase
224 arredondadas. Ápices agudos, pouco retusos a arredondados, raro mucron diminuto. Nervura
225 primária reta a pouco curvada, posicionada perto da margem proximal. Nervuras basais, 2–3.
226 Nervação secundária predominantemente broquidódroma, numerosos pares (12–18 ou mais).
227 Nervuras intersecundárias frequentes. Nervação terciária reticulada poligonal irregular.
228 Tricomas simples recobrimdo raques, peciólulos e lâminas (superfícies pubérulas). Folíolo
229 hipoestomático. Epiderme adaxial com células tetra a poligonais e paredes anticlinais retas a
230 pouco curvadas, e abundantes bases de tricomas em roseta, largas, com 7–10 células radiais
231 basais pouco diferenciadas. Estômatos adaxiais ausentes. Características da epiderme abaxial
232 desconhecidas.

233 **Generic diagnosis.** Compound leaf once pinnate (?), paripinnate, until 17(22) pairs of leaflets
234 that are oppositely inserted. Rachis grooved adaxially, not winged and without glands. Striated
235 pulvinus at base of petiole. Oblong leaflets, asymmetric, entire-margined, nanophyllous (to
236 leptophyllous in lower and uppermost pairs). Petiolules short, robust, pulvinate, striated and
237 wrinkled (cross-hatching pattern). Leaflet bases unequal, strongly asymmetric (accentuated

curvature in the distal margin, which is wider than the proximal one), acute, convex to almost rounded. Apices acute, slightly retuse to rounded, not often with a minute mucro. Midvein straight to slightly curved, located closer to the proximal margin. Basal veins, 2–3. Secondary venation mostly brochidodromous, with numerous pairs of veins (12–18 or more). Strong intersecondaries frequent. Tertiary venation irregular polygonal reticulate. Simple trichomes cover rachis, petiolule and lamina (puberulous surfaces). Leaflet hypostomatic. Adaxial epidermis with tetra to polygonal cells having anticlinal walls straight to slightly rounded, and abundant trichome bases enlarged, in rosette-like appearance, with 7–10 radial basal cells poorly differentiated. Adaxial stomata are absent. Characteristics of the abaxial epidermis are unknown.

Descrição. Folhas compostas 1-vez pinadas (?), paripinadas, multifolioladas, com até 17–22 pares de folíolos inseridos opostamente e proximamente espaçados numa raque adaxialmente canaliculada, não alada, sem nectários, com pecíolo pulvinado e estriado. Folíolos oblongo estreitos, ligeiramente assimétricos na lâmina, com margens inteiras, medindo c. 11–28 mm em comprimento e 3,5–8,0 mm em largura, nanófilos (exceto os pares mais apicais e basais, leptófilos), c. 33–117 mm² em área foliolar, e c. 2,0–4,5:1 em proporção laminar. Peciólulos curtos, c. 0,7–1,5 mm em comprimento, robustos, c. 0,4–1,0 mm em largura, pulvinulados, transversalmente estriados (até 10 estrias proeminentes) e enrugados em padrão cruzado. Bases dos folíolos desiguais, fortemente assimétricas (curvatura acentuada na margem distal, que é mais larga que a proximal), agudas (60°–80°), convexas a ligeiramente arredondadas. Ápices agudos (65°–90°), variáveis, comumente pouco retusos a arredondados, às vezes com um mucron diminuto (c. 0,15 mm). Nervura primária reta a pouco curvada, posicionada perto

da margem proximal. Nervuras basais recurvadas, 2–3, emergindo em ângulos mais agudos (40°–50°) que as demais e sem formar arcos secundários marginais de curvatura pronunciada. Nervação secundária predominantemente broquidódroma, numerosos pares de secundárias (12–18 ou mais), opostos, subopostos a alternados, irregularmente espaçados, emergindo em ângulos agudos (55°–75°). Nervuras intersecundárias frequentes, comumente confundidas com as secundárias. Nervuras terciárias de curso reto a sinuoso traçando uma rede poligonal irregular.

Indumento. Tricomas simples, espessos (0,01–0,02 mm), curtos a longos (0,1–0,5 mm), isolados ou em tufo de dois, retos a curvados, frequentes a muito frequentes (35–200/ mm²), recobrimo raques, peciólulos e lâminas (inclusive margens), conferindo superfícies pubérulas.

Superfície epidérmica. Face adaxial. Células epidérmicas tetra a poligonais, a maioria 4–6 lados, curtas a alongadas (8–25 µm em eixo maior), com paredes anticlinais retas a pouco curvadas, relativamente espessas (3–5 µm). Bases de tricomas em roseta, largas (círculo central com 10–20 µm em diâmetro), com 7–8 (às vezes 9–10) células radiais basais pouco diferenciadas das demais, tetra a poligonais, curtas a alongadas (15–35 µm em eixo maior). Bases de tricomas abundantes por toda a lâmina, proximamente espaçadas (0,15–0,35 em média), organizadas em cordões que acompanham paralelamente a nervura primária, e exmedialmente, a nervação secundária e intersecundária, além dos arcos marginais. Estômatos adaxiais ausentes. Folíolo hipoestomático. Características da face epidérmica abaxial e micromorfologia desconhecidas.

Comparações

O fóssil do presente estudo é prontamente reconhecido como uma folha de leguminosa por apresentar: (1) organização composta (Fig. 1.1, 1.8, Fig. 2.1); (2) pulvino alargado e estriado

presente na base do pecíolo e peciólulos (Fig. 1.1); (3) lâmina assimétrica; (4) margem inteira (Fig. 1.5–1.6, Fig. 2.1); e (5) nervação secundária broquidódroma (Fig. 2.2, 2.5–2.6); características que em conjunto diagnosticam vegetativamente a família Fabaceae (Herendeen, 1992a; Lavin *et al.*, 2005).

Comparações com leguminosas modernas. Além daquelas características chave, o fóssil exibe ainda em sua organização morfológica básica: (1) folhas uma vez pinadas (Fig. 1.1); (2) raque canaliculada adaxialmente, sem glândulas (nectários extraflorais) ou asas (Fig. 1.2, 1.5, 1.8, Fig. 2.1); (3) pinação tipo paripinada (Fig. 1.2); e (4) estrutura multifoliolada com até 17(22) pares de folíolos nanófilos (Fig. 1.1, 1.5, 1.8, Fig. 2.1), mas leptófilos nas extremidades (Fig. 1.2). Não há evidência preservada nos espécimes de que a folha composta seja organizada de maneira bipinada como supôs Berry (1935) na descrição original de *Caesalpinia echinataformis*. Os folíolos, por sua vez, exibem peciólulos curtos, robustos e também pulvinulados (com estrias proeminentes e padrão enrugado cruzado, Fig. 1.3–1.4, 1.7, Fig. 3.1–3.2), além da forma oblonga e inserção oposta (Fig. 1.1–1.2, 1.5–1.6, 1.8, Fig. 2.1, 2.5–2.6). Embora não sejam conhecidos os estômatos (apenas a face adaxial estava preservada no espécime analisado, sendo não estomática), a epiderme foliolar parece ser hipoestomática, exibindo células adaxiais de 4–6 lados e paredes retas a pouco curvadas, e bases largas de tricoma alinhadas em cordões, sobretudo na nervação secundária (Fig. 3.3–3.6).

Devido à grande diversidade foliar encontrada nas atuais Fabaceae, sobretudo na assembleia heterogênea de táxons de Caesalpinioideae (Herendeen *et al.*, 2003; Redden *et al.*, 2010), o conjunto morfológico básico do fóssil descrito acima, é detectado paralelamente em pelo menos dezessete diferentes gêneros distribuídos em quatro grandes linhagens desta

parafilética subfamília: Detarieae s.l., Dialiinae, clado *Cassia* e clado *Peltophorum* (seguindo-se a filogenia molecular associada às estimativas de tempo de diversificação de Caesalpinioideae, por Bruneau *et al.*, 2008).

A seguir, avaliamos as possibilidades de afinidades do fóssil a cada uma das quatro linhagens citadas. Os autores reconhecem que algumas das características do fóssil podem também estar presentes isoladamente nas outras subfamílias e que, portanto, mais estudos comparativos com Mimosoideae ou Papilionoideae são necessários. Mas ainda assim, o conjunto de evidências do fóssil sugere que a presente hipótese de afinidades caesalpinioídeas é robusta, visto que a maioria das folhas em Mimosoideae é bipinada e portadora de notáveis glândulas no pecíolo e na raque (Gentry, 1996), e em Papilionoideae, mesmo sendo uma vez pinada, são majoritariamente imparipinadas e uni ou trifolioladas (Keller, 2004; Seigler, 2004).

Detarieae sensu lato. Dotada de ampla diversidade morfológica, esta tribo tropical majoritariamente africana é composta pelos clados monofiléticos *Prioria*, Detarieae s.s. e Amherstieae (Mackinder, 2005; Bruneau *et al.*, 2008). Superficialmente, a estrutura básica da folha fóssil parece estar presente em ao menos dez gêneros incluídos nos clados Detarieae s.s. (*Gilletiodendron* Vermeesen, *Baikiaea* Benth., *Tessmannia* Harms e *Detarium* Juss.) e Amherstieae (*Tamarindus* L., *Plagiosiphon* Harms, *Hymenostegia* Harms, *Cynometra* L., *Talbotiella* Baker f. e *Macrolobium* Schreb.).

Detarieae sensu stricto. As espécies africanas aqui confrontadas pertencem ao subclado *Detarium*: *Gilletiodendron glandulosum* (Portères) J.Léonard, *G. mildbraedii* (Harms) Vermeesen, *Tessmannia lescrauwaetii* (De Wild.) Harms, e *Detarium senegalense* J.F.Gmel. podem ser excluídas desta comparação por apresentarem pinção do tipo folíolo distal sub-

terminal, inserção foliolar alterna ou variável entre folhas do mesmo ramo e mucron foliolar totalmente ausente (Herendeen *et al.*, 2003; Fougère-Danezan *et al.*, 2010), características não encontradas no fóssil. *Baikiaea plurijuga* Harms mesmo sendo paripinada com folíolos opostos, tem lâminas micrófilas, craspedódromas, com nervura intramarginal (Fougère-Danezan *et al.*, 2010).

Amherstieae. Cinco gêneros da África tropical e *Macrolobium* (incluído no clado Brownea, endêmico do Novo Mundo, Bruneau *et al.*, 2008) representam os táxons de Amherstieae comparados. *Plagiosiphon gabonensis* J.Léonard, *Hymenostegia mundungu* (Pellegr.) Léonard e *Talbotiella batesii* Baker f. podem ser excluídos da comparação pela raque estreitamente alada e base foliolar complexa, com um lobo distal pronunciado. *Cynometra lujae* De Wild apresenta nervura primária localizada próxima à margem proximal do folíolo, assim como o fóssil do presente estudo (Fig. 1.5–1.6, Fig. 2.1, 2.5–2.6). Porém, a espécie moderna diverge pela raque alada e número inferior (≈ 8) de pares de folíolos mais amplamente espaçados (Pan *et al.*, 2010).

Tamarindus indica L., originária das savanas africanas, é muito convergente devido aos 12–15 pares de folíolos proximamente espaçados, base claramente assimétrica e desigual e ápice variável (obtusos, arredondados a retusos). Porém, em maior detalhe, seu folíolo é distinto pelas nervuras basais acródromas, das quais uma se destaca alongando-se em sentido apical (Herendeen, 1992b) e unindo os suaves arcos broquidódromos dos pares de secundárias superiores até metade ou mais do comprimento da lâmina (Fig. 4.1). O retículo terciário apesar de irregular é pouco denso (Fig. 4.1) em comparação ao do fóssil (Fig. 4.10). Epidermicamente, o folíolo de *T. indica* contrapõem-se por ser glabro e anfiestomático (Herendeen *et al.*, 2003).

Dentro do gênero diverso *Macrolobium*, as espécies amazônicas paripinadas e multifolioladas (Ducke, 1941; Cowan, 1953) são as que guardam maiores semelhanças com o fóssil: *M. flexuosum* Spruce ex Benth., *M. froesii* R.S.Cowan, *M. furcatum* Ducke, e *M. huberianum* var. *huberianum* Ducke apresentam 9–15(até 27) pares de folíolos, e tanto raques quanto lâminas pubescentes a pubérulas, com um indumento muito comparável àquele observado na raque, peciólulos e lâminas do fóssil (Fig. 2.3–2.4). Apresentam também proeminentes estrias transversais (especialmente *M. flexuosum* e *M. furcatum*), bases assimétricas e desiguais (com marcada curvatura na margem foliolar distal), ápices variáveis (arredondados a pouco retusos, às vezes pouco mucronados em *M. huberianum* var. *huberianum* e *M. furcatum*), e nervura primária localizada próxima da margem proximal (Fig. 4.2–4.3). Tais características foliulares são amplamente encontradas no fóssil (Fig. 1.5–1.6, Fig. 2.1, 2.6, Fig. 3.1–3.2). Em adição, na epiderme de *Macrolobium* parecem ser comuns estômatos localizados na face abaxial (folíolo hipoestomático) e células epidérmicas adaxiais com paredes retas a pouco curvadas (Watson e Dallwitz, 1993; Herendeen *et al.*, 2003).

Apesar das similaridades listadas acima, as asas presentes na raque de *Macrolobium* (estreitas a amplas, e muitas vezes involutas), as nervuras basais foliulares arranjadas em um conspícuo leque proximal (Fig. 4.2–4.3), e os ápices quase emarginados (p. ex. em *M. flexuosum*) discordam da morfologia do fóssil. Naquelas espécies viventes, é marcante a abundância de nervuras secundárias e intersecundárias (exceto em *M. froesii* de nervação inconspícua) delimitando numerosas áreas intercostais muito estreitas e paralelas, por sua vez preenchidas por um retículo terciário irregular que tende a ser estreito, paralelo e alongado no

sentido do eixo da largura foliolar (Fig. 4.2–4.3), o que difere do retículo não alongado do fóssil (Fig. 4.10).

Dialiinae. Neste clado apenas o gênero neotropical *Poeppigia* C. Presl é similar ao fóssil. As folhas de *P. procera* var. *conferta* Benth., endêmica da Caatinga e Mata Atlântica do Brasil, exibem 12–30 pares de folíolos com ápice arredondado a pouco retuso e às vezes mucronado (Queiroz, 2009). Difere pelos folíolos menores ($\sim 50 \text{ mm}^2$) e pelos poucos pares de nervuras secundárias (6–8) traçando largos e irregulares espaços intercostais, preenchidos por uma rede terciária frouxa e pouco organizada (Fig. 4.4). Apesar de morfologicamente destoantes do fóssil e de *P. procera*, os folíolos da africana *Dialium dinklagei* Harms, além de hipoestomáticos, têm células epidérmicas adaxiais tetra a poligonais, com paredes anticlinais retas a pouco curvadas, e bases de tricomas largas ($\sim 15 \mu\text{m}$) com 10–13 células radiais basais pouco diferenciadas (Sheteolu e Ayodele, 1997), relativamente similares à epiderme fóssil (Fig. 3.5–3.6).

Clado Cassia. Compõe um clado essencialmente do Novo Mundo incluindo 6 gêneros com folhas uma vez pinadas (Bruneau *et al.*, 2008), dos quais apenas *Cassia* L. e *Senna* Mill. são comparáveis ao fóssil. As espécies de *Cassia* de morfologia análoga à do fóssil distinguem-se pela base foliolar assimétrica, porém nunca desigual (p. ex. *Cassia cowanii* H.S.Irwin e Barneby e *C. rubriflora* Ducke), Irwin e Barneby (1982), sendo, portanto descartadas desta comparação.

Senna é um dos maiores gêneros de Caesalpinioideae (>300 espécies) que, mesmo apresentando morfologia foliar muito diversa, tem sua divisão em clados baseada na presença de nectários extraflorais (Marazzi e Sanderson, 2010). Dentre as espécies incluídas nos subclados mais basais (nos quais nectários extraflorais estão ausentes, Marazzi e Sanderson, 2010), a asiática *S. siamea* (Lam.) H.S. Irwin e Barneby e a africana *S. didymobotrya* (Fresen.)

H.S. Irwin e Barneby são as mais similares ao fóssil em aparência já que também carecem de nectários na raque canaliculada. Em *S. siamea*, contudo, as extremidades foliolares apresentam ângulos muito agudos, e a forma da base é cuneada a ligeiramente oblíqua (Rodrigues *et al.*, 2005), contrastando com a marcante base desigual do fóssil. Já os folíolos de *S. didymobotrya* diferem pelo tamanho micrófilo além de exibirem um mucron bem desenvolvido (Irwin e Barneby, 1982).

Dentre as espécies que compõem os subclados mais derivados de *Senna*, as sul-americanas *S. acuruensis* (Benth.) H.S. Irwin e Barneby e *S. multijuga* (Rich.) H.S. Irwin e Barneby (muito proximamente relacionadas, Marazzi e Sanderson, 2010) e também *S. incarnata* (Pav. ex Benth.) H.S. Irwin e Barneby, convergem com o fóssil em alguns aspectos morfológicos e epidérmicos. Por exemplo, *S. acuruensis* e *S. multijuga* ambas apresentam numerosos pares de nervuras secundárias broquidódromas (por sua vez frequentemente confundidas com as intersecundárias) e uma rede terciária densa e irregular (Fig. 4.5–4.7). Esta configuração da nervação secundária e terciária (especialmente a de *S. multijuga* (Rich.) H.S. Irwin e Barneby subsp. *multijuga*, Fig. 4.7) é muito comparável àquela presente no folíolo fóssil (Fig. 2.2, 2.5–2.6, Fig. 4.10). A epiderme adaxial de *S. multijuga* subsp. *lindleyana* (Gardner) H.S. Irwin e Barneby apresenta muitos tricomas (e bases) sobre ou contíguos à nervação secundária e marginal (Fig. 5.1–5.3), células epidérmicas (maioria 4–5 lados) com paredes anticlinais espessas, retas a pouco curvadas, e bases largas de tricoma (até 20 µm de diâmetro) com quase dez células radiais pouco diferenciadas das demais (Fig. 5.2). Estas características epidérmicas adaxiais são amplamente compartilhadas com o folíolo fóssil (Fig. 3.3–3.6).

Apesar destas semelhanças morfológicas e epidérmicas listadas, o folíolo fóssil não apresenta os seguintes caracteres sinapomórficos que permitiriam incluí-lo convincentemente neste grupo de *Senna*: nectários extraflorais na raque (diagnósticos do “subclado NEF”, Marazzi e Sanderson, 2010) e epiderme foliolar anfiestomática. Por exemplo, *S. incarnata* e *S. multijuga* exibem respectivamente, um (proximal) a vários nectários ovoides a fusiformes (proximais e distais), Rodrigues *et al.* (2005), enquanto que *S. acuruensis* leva tal condição ao extremo apresentando numerosas glândulas, praticamente entre todos os pares de folíolos da raque (Queiroz, 2009). Ressalta-se que em todos os espécimes de *S. multijuga* e *S. acuruensis* aqui analisados (herborizados ou frescos), foram notados nectários nas raques mesmo após manipulação por coleta, secagem e montagem das exsicatas (herborização). Isto indica que tais estruturas, à primeira vista delicadas, na verdade são resistentes e muito persistentes. Assim, é pouco provável que, os nectários ausentes nos espécimes fósseis, teriam sido destacados das raques durante transporte e deposição das folhas.

Embora Watson (1981) pondere que na maioria das Caesalpinioideae os estômatos sejam usualmente abaxiais (sendo adaxialmente escassos e/ ou confinados às zonas imediatamente contíguas às nervuras), segundo Herendeen *et al.* (2003), o clado formado por *Chamaecrista* + *Senna* tem como sinapomorfia estômatos em ambas as faces do folíolo, situação não suportada pela epiderme fóssil, que na face adaxial carece de estômatos, sendo portanto hipoestomática.

No mais, há outras características destas espécies comparadas (*S. acuruensis*, *S. multijuga* e *S. incarnata*) que não ocorrem no fóssil: (1) mucron esguio e bem desenvolvido, presente em todos os ápices foliolares (Fig. 4.5–4.7, Fig. 5.1), em contraste ao diminuto mucron

dos folíolos fósseis, às vezes presente (Fig. 2.3); (2) base desigual, mas apenas ligeiramente assimétrica (Fig. 4.5–4.7); e (3) peciólulo esguio que ao invés de estriado, é transversalmente costelado (Fig. 5.3). Outro argumento que também vai contra tais afinidades decorre de evidências moleculares. O subclado contendo as espécies de *Senna* mais comparáveis parece ter se diversificado mais recentemente (no Mioceno, segundo estimativas de Marazzi e Sanderson, 2010).

Clado *Peltophorum*. Deste grupo formado por 8 gêneros endêmicos da África ou América do Sul (Haston *et al.*, 2005), espécies de *Bussea* Harms e *Schizolobium* Vogel apresentam pinas e folíolos especialmente similares ao fóssil, inclusive epidermicamente (no caso do último). A grande dificuldade em atribuir tais afinidades à leguminosa fóssil reside no fato do presente estudo estar baseado na ausência de uma evidência da organização foliar: como já discutido, os espécimes aparentemente preservam a organização 1-vez pinada, o que não necessariamente exclui a possibilidade da condição bipinada existir, já que não sabemos, com segurança, se os eixos portadores de folíolos, na verdade corresponderiam à ráquias por sua vez conectadas a uma raque principal não preservada. Mesmo assim, os folíolos da africana *Bussea massaiensis* subsp. *rhodesica* Brenan apesar de terem forma, simetria, e nervação secundária/terciária similares (Fig. 4.8), apresentam um número muito inferior (8–10) de pares de folíolos (Brenan, 1963), indicando que este não representa o táxon moderno mais relacionado ao fóssil. Já *Schizolobium parahyba* (Vell.) S.F. Blake, apresenta 20 (ou mais) pares de folíolos oblongos opostos, com nervação broquidódroma, e conectados a ráquias canaliculadas adaxialmente (esta última característica foi considerada diagnóstica do grupo *Peltophorum*, Polhill e Vidal, 1981). Sua epiderme foliolar tem estômatos restritos à face abaxial, além de bases de tricomas

455 simples e largas, mas não com diâmetro substancialmente maior do que o do próprio tricoma
456 (Herendeen *et al.*, 2003). Todas aquelas características também foram observadas no fóssil,
457 inclusive o formato aparente “em roseta” das bases dos tricomas na face adaxial de *S. parahyba*
458 (Herendeen, comunicação pessoal). Pelo exposto, continua sendo muito pertinente a
459 constatação de Gorceix (1884) sobre a presença em Fonseca de leguminosas parecidas com
460 *Schizolobium*, mas a ausência de evidência preservada da organização bipinada no fóssil se
461 choca com a identificação taxonômica dentro do clado Peltophorum. Recentes dados
462 moleculares adicionam ainda mais dúvidas ao tópico: análises filogenéticas e filogeográficas
463 indicam que o ancestral de *Schizolobium* parece ter divergido em algum tempo entre o início e
464 meio do Mioceno (Turchetto-Zolet, 2009; Margis *et al.*, 2011). Assumindo-se que tais tempos de
465 diversificação sejam verdadeiros, e supondo-se que sejam encontradas evidências da
466 organização bipinada para a leguminosa fóssil, então o ancestral de *Schizolobium* teria vivido
467 alguns milhares de anos antes daquelas estimativas miocenas (no Eoceno–Oligoceno).
468 Consequentemente, isto colocaria em cheque tanto a validade da presente hipótese sobre
469 afinidades detarioides como a idade atribuída às camadas da Formação Fonseca. Interessante
470 notar que há um registro paleógeno assinalado à *Schizolobium*, proveniente de siltitos arenosos
471 da Formação Itaquaquetuba no estado de São Paulo (Fittipaldi *et al.*, 1989), por sua vez
472 também datada no intervalo Eoceno–Oligoceno, através de dados palinológicos (Lima *et al.*,
473 1991). Entretanto, o morfotáxon *S. inaequilaterum* está baseado em um único folíolo isolado.

474
475 **Comparações com leguminosas fósseis.** O táxon fóssil *Podocarpium* A.Braun ex Stizenberger
476 baseado em folhas e legumes, representa um possível gênero extinto do complexo Detarieae-

Amherstieae, segundo Herendeen (1992b, c). *Podocarpium podocarpum* (A.Braun) Herendeen compartilha as folhas paripinadas, com folíolos nanófilos oblongos, assimétricos e desiguais na base, vários pares (até 10) inseridos opostamente e espaçados proximamente na raque não alada e sem glândulas. O caráter variável da forma dos ápices foliolares, a nervação intersecundária numerosa e confundida com a secundária, a nervação terciária reticulada poligonal irregular (Fig. 4.9), além dos caracteres epidérmicos (tais como células de paredes anticlinais retas a ligeiramente onduladas e bases de tricomas pobremente diferenciadas adaxialmente, e estômatos abaxiais), Herendeen (1992b), são também concordantes. Apesar do grande número de similaridades (possivelmente indicando algum grau de relacionamento detarioide entre tais formas comparadas), os folíolos deste estudo (Fig. 4.10) carecem de 2–3 nervuras basais proeminentes que emergem em ângulos agudos e correm paralelas à margem proximal, sendo que a nervura basal mais distal se estende até o meio da lâmina (Fig. 4.9), característica apontada por Herendeen (1992b) como crucial na identificação de *Podocarpium*. De qualquer maneira, o registro estratigráfico dessa espécie é mais novo do que a idade da paleoflora Fonseca, estendendo-se do Oligoceno Superior ao início do Pleistoceno (especialmente abundante no Mioceno) e restrito às localidades da Europa e Ásia (Wang *et al.*, 2007).

Outros macrofósseis detarioides de idade paleógena foram descritos principalmente em localidades da África e Américas, contudo representam folíolos com morfologia muito diferenciada, relacionada a gêneros modernos tais como *Afzelia* Sm., *Aphanocalyx* D. Oliver, *Crudia* Schreb, *Cynometra* L. e *Hymenaea* L. (Herendeen e Dilcher, 1990; Herendeen e Jacobs, 2000; Pan *et al.*, 2010).

499 Numerosos folíolos foram reportados frequentemente como *Cassia* L. na literatura, em
500 várias localidades do continente americano, em sua maioria para o Eoceno dos Estados Unidos
501 (p. ex. Berry, 1916). Contudo a maior parte deles exibe características que são típicas de vários
502 gêneros de leguminosas, e que, portanto, não são nitidamente identificados em *Cassia* ou
503 mesmo em outro membro deste clado (Herendeen *et al.*, 1992; Bruneau *et al.*, 2008). Além
504 disso, várias destas espécies foram descritas através de folíolos organicamente destacados (sem
505 base ou peciólulos preservados) e baseadas na morfologia superficial, como é o caso de *Cassia*
506 *marahiana* (Plioceno da Bahia, Hollick e Berry, 1924), *C. fonssecana* e *C. obtusatafolia* (Formação
507 Fonseca, Berry, 1935), além de *C. adumbrata* (Eoceno–Mioceno, bacia de Gandarela, Duarte e
508 Mello-Filha, 1980). Isto impede maiores comparações com a folha do presente estudo.
509 Herendeen (1992a) reportou folíolos não identificados caracteristicamente oblongos e
510 assimétricos (para a Formação Claiborne, Bacia do Mississippi, Estados Unidos) que são muito
511 similares, inclusive exibindo adaxialmente bases de tricomas largas (~ 20 µm, com até 7 células
512 radiais basais) e estômatos abaxiais. Embora o autor tenha apontado similaridades com *Cassia*,
513 ele enfatizou o caráter preliminar desta identificação e a necessidade de maiores comparações.

514 Quanto aos gêneros *Senna* Mill. e *Chamaecrista* Moench, apesar de alguns folíolos
515 duvidosos identificados na literatura, seu registro fóssil inequívoco é escasso e representado
516 apenas por legumes (Herendeen, 1992a; Calvillo-Canadell e Cevallos-Ferriz, 2005), como
517 também é o caso de *Caesalpinia* L. (Herendeen e Dilcher, 1991).

518 O morfotáxon *Schizolobium inaequilaterum* da Formação Itaquaquetuba (Eoceno–
519 Oligoceno, Bacia de São Paulo) foi descrito através de um folíolo organicamente desconectado,
520 oblongo, notófilo, com nervação broquidódroma (secundárias emergindo em ângulos de 80°),

além de uma base peculiarmente inequilateral e assimétrica (Fittipaldi *et al.* 1989). Apesar de não preservar maiores detalhes da nervação ou epiderme (ou mesmo a organização e arranjo dos folíolos no eixo), aquelas características preservadas são suficientes para se afirmar que *S. inaequilaterum* de Itaquaquetuba é exatamente equivalente à leguminosa de Fonseca aqui estudada. Como também não há evidência de que o folíolo pertencia a uma folha bipinada, restam dúvidas se o fóssil de Itaquaquetuba pode ser identificado em *Schizolobium*.

DISCUSSÃO

Resumindo toda a análise comparativa com as leguminosas modernas e fósseis, chega-se à conclusão de que nenhum dos gêneros modernos (ou fósseis) já estabelecidos, selecionados em Caesalpinioideae, acomoda satisfatoriamente a espécie fóssil aqui tratada. Assim como *Podocarpium* (Herendeen, 1992c), o presente táxon possivelmente representa um gênero de leguminosa extinto.

O seu conjunto de caracteres morfológicos (folhas 1-vez (?) pinadas, paripinadas, raque adaxialmente canaliculada, não alada e sem glândulas, com numerosos folíolos oblongos, opostos e hipostomáticos, peciólulos marcadamente estriados, nervura média mais próxima da margem proximal, bases assimétricas desiguais, com margem distal marcada por ampla curvatura, e ápices variáveis, arredondados a retusos, raros ligeiramente mucronados) permite posicioná-lo apropriadamente em Detarieae *sensu lato*. Esta linhagem moderna, dentre as Caesalpinioideae, congrega o maior número de membros vivos (10 gêneros comparáveis) que podem compartilhar, em diferentes combinações, os mesmos caracteres morfológicos e epidérmicos presentes no fóssil. Infelizmente, pela desconexão orgânica das pinas fósseis, não pudemos confirmar a presença de estípulas intrapeciolares diagnósticas de Detarieae

(Herendeen *et al.*, 2003). Em adição, pelo mesmo motivo, não se pode descartar, de maneira absoluta, a possibilidade de afinidades ao clado Peltophorum (especialmente *Schizolobium*) somente porque não há evidência preservada da organização bipinada.

Evidências palinológicas e implicações paleoecológicas

O pólen fóssil *Striatopollis* (*Striatricolpites*) *catatumbus* (González Guzmán) Takahashi e Jux, com amplitude estratigráfica do Paleoceno ao Mioceno (ocorrendo principalmente no norte da África, América Central, do Sul e Caribe) fornece pistas da presença remota de Detarieae s.l. nessas regiões. Tricolpado e grosseiramente estriado, este grão de pólen vem sendo considerado como muito similar aos gêneros modernos *Crudia* e *Macrolobium* Schreb., além de *Anthonotha* P.Beauv. e outros gêneros africanos afins (*Didelotia* Baill., *Berlinia* Sol. ex Hook f. e *Isoberlinia* Craib e Stapf ex Holland), Muller (1981), Rull (1999), Vincens *et al.* (2007), representando assim, um possível membro fóssil detarioide.

No Brasil, *S. catatumbus* foi detectado do Eoceno ao Oligoceno em bacias da margem continental (do norte ao sudeste), Regali *et al.* (1974), e também em bacias interiores do sudeste desde o intervalo Eoceno–Oligoceno até o Mioceno (Yamamoto, 1995; Santos *et al.*, 2010), incluindo-se aqui as bacias de Fonseca (Formação Fonseca) e Gandarela (Maizatto, 2001). Esta evidência palinológica dá suporte à identificação da folha fóssil do presente estudo em Detarieae s.l..

Ecologicamente, espécies atuais de *Crudia*, *Macrolobium* e *Anthonotha* frequentemente ocorrem em margens de rios e florestas ripárias (p. ex. *Crudia gabonensis* Pierre ex Harms e *Anthonotha nigerica* (Baker f.) J. Léonard, ambas da África, Keay, 1989; Breteler e Nguema Miyono, 2008), ou ainda em solos úmidos e pantanosos de florestas periodicamente inundáveis

(associadas ou não a estuários) como *Crudia amazonica* Spruce ex Benth., *Macrolobium acaciifolium* (Benth.) Benth., *M. bifulium* (Aubl.) Pers., *M. huberianum* Ducke var. *huberianum* e *M. multijugum* (DC.) Benth., na região da Amazônia (Cowan, 1953; Junk *et al.*, 2010). Coincidentemente, as assembleias palinológicas nas quais *Striatopollis catatumbus* vêm sendo descrito (p. ex. na Colômbia, Jaramillo e Dilcher, 2001 e no Brasil, Santos *et al.*, 2010) bem como os macrofósseis de folhas e legumes identificados em *Crudia* (Formação Claiborne da Bacia do Mississippi, Estados Unidos, Herendeen e Dilcher, 1990) integram camadas sedimentares eocenas a miocenas interpretadas como depósitos predominantemente fluviais geralmente associados a planícies de inundação, como também é o caso da Formação Fonseca (Sant’Anna e Schorscher, 1997; Maizatto, 2001).

Origens de Fabaceae e Detarieae s.l.: implicações filogenéticas e biogeográficas

Schrire *et al.* (2005a) enunciaram que as terras eurásianas às margens do Mar de Tethys teriam sido o provável cenário da origem e diversificação de Fabaceae durante o início do Paleógeno (c. 60–55 Ma). Esta região predominantemente seca e de ambientes abertos, fazia parte de um cinturão tethyano árido a semi-árido no Paleoceno. Evidências morfológicas e ecológicas (folhas compostas, deciduidade, alto metabolismo do nitrogênio e legumes alados anemocóricos), e filogenéticas/ biogeográficas (considerável quantidade de táxons atuais restritos a ambientes semi-áridos, ou bioma “suculento”, diagnosticando os nós críticos das ramificações basais em Fabaceae) seriam consistentes com essa origem seca tethyana, em contraposição a uma origem megatérmica-úmida, e equatorial gondwânica ocidental, defendida por Morley (2000).

Diferentemente, Pan *et al.* (2010) sugeriram que ao invés de ser o local definitivo da origem das leguminosas (a Eurásia tethyana), as margens do Mar de Tethys teriam sido um corredor ideal para as dispersões que já estavam em curso durante o Paleoceno (haja vista a existência de fósseis de leguminosas já amplamente distribuídos na África, Europa, América do Norte e América do Sul, p. ex. a paleoflora Cerrejón na Colômbia, Wing *et al.*, 2009) indicando uma origem ainda mais antiga da família (Neocretáceo) ou então, uma diversificação inicial e dispersões muito rápidas já no início do Paleoceno, mas não necessariamente a partir da Eurásia (Pan *et al.*, 2010).

Recentes dados moleculares filogenéticos (Bruneau *et al.*, 2008) indicaram que o clado Detarieae, junto com Cercideae e o gênero *Duparquetia*, representariam as primeiras ramificações dentre as linhagens mais basais de Fabaceae. Paralelamente, métodos moleculares de datação com calibração fóssil permitiram estimar quão antigo seria o clado: sua diversificação inicial (*crown node* da tribo Detarieae *s.l.*) teria ocorrido há 53.6 Ma (Ypresiano, Eoceno), Bruneau *et al.* (2008).

Através de dados biogeográficos, Schrire *et al.* (2005b) diagnosticou também os nós mais basais de Detarieae *s.l.* como típicos de biomas secos (o clado *Schotia*), indicando que os táxons restritos a florestas úmidas pertenceriam apenas a ramos claramente derivados na filogenia desta tribo, relacionando-a também a uma gênese evolutiva seca. Porém, a distribuição biogeográfica (e de habitats) e os relacionamentos filogenéticos de outras leguminosas basais parecem contrapor esta interpretação. Apesar de *Schotia* Jacq. ser adaptado a ambientes secos e abertos do sul da África, intrigantemente, seus gêneros mais afins (*Barnebydendron* J.H. Kirkbr. e *Goniorrhachis* Taub., monoespecíficos) têm como habitat predominante as florestas

úmidas brasileiras da América do Sul (Mata Atlântica, Amazônia, além de florestas sazonalmente secas na América Central, Warwick *et al.*, 2008; e Mata Atlântica e Caatinga, Queiroz, 2009, respectivamente). Juntos, *Schotia*, *Barnebydendron* e *Goniorrhachis* formam os ramos mais basais de Detarieae *s.l.* (Bruneau *et al.*, 2008). Nessa mesma linha, *Duparquetia* Baill. representa uma liana monotípica restrita às florestas úmidas tropicais da África ocidental (da costa da Libéria à República do Congo, passando pela Nigéria). Apesar de sua posição sistemática incerta, vem sendo considerado um representante dos nós mais profundos na filogenia de Fabaceae (Bruneau *et al.*, 2008; Prenner e Klitgaard, 2008).

Há também evidências no registro fóssil de que alguns táxons de leguminosas associados a ambientes não necessariamente secos e abertos já estariam presentes muito cedo na história evolutiva da tribo Detarieae *s.l.* ou mesmo da família. Por exemplo, o registro mais antigo do pólen detarioide *Striatopollis catatumbus* é do Paleoceno da Formação Kerri-Kerri (Nigéria) com uma assembleia que reflete uma comunidade florestal úmida preservada em depósitos flúvio-deltaicos (Adegoke *et al.*, 1978). A paleoflora da Formação Cerrejón (norte da Colômbia) é outro exemplo da antiga associação entre leguminosas e ambientes úmidos. Depositada em um mosaico de ambientes fluviais, lacustres e estuarinos durante o Paleoceno médio (c. 58 Ma), esta assembleia dominada por Arecaceae, Fabaceae, Araceae e Malvaceae *s.l.* é o registro megafóssil mais antigo de uma floresta úmida neotropical, Wing *et al.* (2009). Embora ainda não identificadas, as abundantes e diversas leguminosas estão representadas por 13 morfotipos, dentre folhas e legumes preservados (Wing *et al.*, 2009).

O registro de *Striatopollis catatumbus* em depósitos eocenos a miocenos no norte da África (Nigéria, Sudão e Egito, Takahashi e Jux, 1989; El Beialy *et al.*, 2005), Anatólia (Turquia,

Akkiraz *et al.*, 2008), Oriente Médio (Omã e Qatar, El Beialy, 1998), América Central (Panamá, Graham, 1985), Caribe (Germeraad *et al.*, 1968) e América do Sul (Colômbia, Venezuela e Brasil, Muller *et al.*, 1987; Rull, 1999, 2001; Jaramillo e Dilcher, 2001) indica uma distribuição disjunta predominantemente anfi-atlântica (entre a África e o Novo Mundo), coincidente, em sua maior parte, com a amplitude dos cinturões tropicais úmidos que cobriam aquelas localidades no final do Paleógeno (Scotese, 2008). Isto significa que, ao invés de ter utilizado o corredor árido a semi-árido tethyano, este representante detarioide talvez se dispersasse muito mais através de corredores úmidos (especialmente pelo cinturão austrotropical), já que naquelas localidades que registram *S. catatumbus* frequentemente são encontrados depósitos de carvão ou linhito que corroboram o contexto tropical úmido desta zona austral.

No Brasil, a presença de *S. catatumbus* em bacias da margem continental (Regali *et al.*, 1978) e em bacias interiores do sudeste (Yamamoto, 1995; Maizatto, 2001; Santos *et al.*, 2010), além do registro das folhas de *Detarieaephyllum echinataformis* na Formação Fonseca (presente estudo) e possivelmente na Formação Itaquaquacetuba, sugerem que tais leguminosas detarioides estavam distribuídas pela faixa contígua à costa atlântica pelo menos até o limite atual do trópico de Capricórnio. Ali possivelmente compunham as comunidades florestais com certa umidade associada (próximas a lagos, rios ou fozes), paisagens que se ajustam ao âmbito úmido daquele cinturão austrotropical até o intervalo Eoceno–Oligoceno.

A presença do folíolo nomeado *Schizolobium inaequilaterum* na Formação Itaquaquacetuba da Bacia de São Paulo (Fittipaldi *et al.*, 1989), aqui sendo tratado como equivalente à *Detarieaephyllum echinataformis*, além de ampliar o âmbito desta leguminosa

fóssil, confirma aquele cenário paleoflorístico compartilhado em nível regional: florestas tropicais úmidas habitando ambientes flúvio-lacustres em boa parte do sudeste do Brasil.

Endemismos, disjunções e história evolutiva de Detarieae s.l.

Atualmente 75% das espécies de Detarieae s.l. do globo (de um total de aproximadamente 747 em 82 gêneros) são encontradas em biomas de florestas úmidas (Schrire *et al.*, 2005a). As terras africanas (incluindo Madagascar) representam o maior centro de diversidade das leguminosas detarioides, com nada menos que 53 gêneros (dos quais 48 são endêmicos), contabilizando 345 espécies, bem representadas tanto em florestas úmidas tropicais quanto em formações vegetais abertas (Mackinder, 2005). De fato, esta tribo é um dos poucos grupos angiospérmicos cuja diversidade na África supera largamente a das regiões neotropicais ou asiáticas. Na América do Sul são encontradas quase 251 espécies em 21 gêneros nativos, dos quais apenas 10 são endêmicos, subindo para 16 o número de endemismos se considerado todo o Novo Mundo (Mackinder, 2005; Schrire *et al.*, 2005a; Ulibarri, 2008).

Embora haja em Detarieae um elevado nível de endemismos genéricos para um só continente (92% do total genérico, sugerindo subseqüentes diversificações após a deriva gondwânica), há também considerável número de agrupamentos de gêneros afins cuja distribuição é disjunta, anfi-atlântica (entre o Novo Mundo e África) ou pantropical (Novo Mundo, África e Ásia). Tais disjunções intergenéricas são exemplificadas pelos grupos: (1) *Barnebydendron-Goniorrhachis-Schotia*; (2) *Prioria-Gosweilerodendron-Kingiodendron-Oxystigma*; (3) *Guibourtia-Hymenaea-Peltogyne*; (4) *Copaifera-Detarium-Sindora-Tessmannia*; (5) *Eperua-Eurypetalum*; (6) *Brodriguesia-Intsia-Afzelia*; (7) *Dicymbe-Polystemonanthus*; (8) *Crudia-Neochevalierodendron*; e (9) *Cynometra-Maniltoa* (Schrire *et al.*, 2005a; Bruneau *et al.*,

2008; Ulibarri, 2008), o que torna evidente o compartilhamento da história evolutiva de Detarieae entre os dois maiores continentes austrais, assim como algumas disjunções intragenéricas (p. ex. *Copaifera*, *Crudia*, *Cynometra*, *Hymenaea* e *Guibourtia*).

O registro fóssil de leguminosas indica que, assim como hoje, as Américas, mas, sobretudo a África, foram consideráveis centros de diversidade de Detarieae *s.l.* durante boa parte do Paleógeno e início do Neógeno (Herendeen e Jacobs, 2000; Pan *et al.*, 2010). Os próprios gêneros que hoje exemplificam o padrão de distribuição disjunta intergenérica entre África e Novo Mundo (e/ou Ásia), ou ainda, outros gêneros proximamente relacionados, são frequentemente registrados em estado fóssil nestas mesmas regiões ou arredores, tais como: flores eocenas a miocenas de *Prioria* e *Hymenaea* em âmbar da República Dominicana e México (Hueber e Langenheim, 1986; Poinar e Poinar, 1999), folhas oligocenas de *Afzelia* e *Cynometra* na paleoflora Guang River da Etiópia (Pan *et al.*, 2010), pólen paleoceno a oligoceno de *Maniltoa* em sedimentos do Caribe e África (Germeraad *et al.*, 1968; Muller, 1981), folhas eocenas de *Aphanocalyx* e relacionadas a *Cynometra* na paleoflora Mahenge da Tanzânia (Herendeen e Jacobs, 2000), pólen paleoceno a mioceno de *Striatopollis catatumbus* (relacionado a *Crudia*) do norte da África, Ásia (Anatolia e Oriente Médio) e continente americano (El Beialy *et al.*, 2005), além de folhas e frutos eocenos de *Crudia* no sul estadunidense (Herendeen e Dilcher, 1990).

O caráter destas distribuições fósseis pode ser explicado por vicariância (origem gondwânica), por migração através de sistemas de ilhas no Atlântico que supostamente perduraram até o início do Cenozoico (Raven e Axelrod, 1974; Morley, 2000), ou ainda por dispersões via correntes oceânicas (argumento análogo ao de Herendeen, 1992a sobre o

potencial de migração de alguns grupos sul-americanos de leguminosas até o sul dos Estados Unidos durante o Eoceno). Embora estes eventos ainda não tenham sido elucidados e claramente ponderados, o fato é que tanto o registro fóssil quanto os modernos dados biogeográficos e filogenéticos concordam a respeito do importante papel desempenhado por ambos os continentes meridionais (África e América do Sul) na história paleogeográfica e evolutiva das leguminosas, especialmente das Detarieae, durante o Paleógeno.

AGRADECIMENTOS

Pelo apoio institucional agradecemos ao IG (UNICAMP, SP), Departamento de Geologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro e Museu de Ciências da Terra (DNPM), RJ. Aos paleontólogos Drs. Lílian P. Bergqvist, Ismar de S. Carvalho e Rita C.T. Cassab pelo acesso às coleções do DG (UFRJ) e MCTer (DNPM). Aos botânicos doutores R.J.F. Garcia (Herbário PMSP) pela coleta e identificação de material comparativo, A.M.G. Azevedo-Tozzi (UNICAMP) e A.P. Fortuna-Perez (UFOP) pelo auxílio bibliográfico e nomenclatural, e P.S. Herendeen (CBG) pelas contribuições valiosas na revisão das questões nomenclaturais, comparações epidérmicas e interpretações. Este trabalho é parte da tese de Doutorado de J.C.M. Fanton, com bolsa financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (nº 07/04489-3). Contribuição ao projeto auxílio-pesquisa FAPESP nº 07/03449-8, “*As paleofloras Fonseca e Gandarela revisitadas: Paleógeno do Sudeste Brasileiro*”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adegoke, O.S., JanduChene, R.E., Agumano, A.E., e Ajayi, P.O. 1978. Palynology and age of the Kerri-Kerri Formation, Nigeria. *Revista Española de Micropaleontología* 10: 267–283.

- 716 Akkiraz, M.S., Kayseri, M.S. e Akgün, F. 2008. Palaeocology of coal-bearing Eocene sediments in central
717 Anatolia (Turkey) based on quantitative palynological data. *Turkish Journal of Earth Sciences*, 17:
718 317–360.
- 719 Berry, E.W. 1916. The lower Eocene floras of Southeastern North America. *U. S. Geological Survey*
720 *Professional Paper* 91: 1–481.
- 721 Berry, E.W. 1935. Tertiary plants from Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 75(7):
722 565–590.
- 723 Brenan, J.P.M. 1963. Notes on African Caesalpinioideae. *Kew Bulletin* 17(2): 197–218.
- 724 Breteler, F.J. e Nguema Miyono, N.S. 2008. Revision of the African species of *Crudia* (Leguminosae,
725 Caesalpinioideae). *Systematic Geography of Plants* 78: 81–110.
- 726 Bruneau, A., Mercure, M. Lewis, G.P. e Herendeen, P.S. 2008. Phylogenetic patterns and diversification in
727 the caesalpinoid legumes. *Botany* 86: 697–718.
- 728 Burnham, R.J. e Johnson, K.R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical
729 rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences*
730 359: 1595–1610.
- 731 Calvillo-Canadell, L. e Cevallos-Ferriz, S.R.S. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene
732 Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 166(4): 671–692.
- 733 Cowan, R.S. 1953. Revision of *Macrolobium* Schreb. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 8: 257–
734 342.
- 735 Curvello, W.S. 1955. Sobre um vegetal do linhito de Fonseca, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira*
736 *de Ciências* 27(3): 293–296.
- 737 Dolianiti, E. 1948. A paleobotânica no Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia- DNPM, Rio de*
738 *Janeiro* 123: 24–87.
- 739 Dolianiti, E. 1949. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 1. *Anais da Academia*
740 *Brasileira de Ciências* 21(3): 239–244.
- 741 Dolianiti, E. 1950. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 2. *Anais da Academia*
742 *Brasileira de Ciências* 22(3): 303–306.
- 743 Duarte, L. 1956. Melastomataceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de*
744 *Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 161: 7–32.
- 745 Duarte, L. 1958. Annonaceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e*
746 *Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 178: 7–33.

- 747 Duarte, L. e Mello-Filha, M.D.C. 1980. Flórlula cenozóica de Gandarela, MG, I. *Anais da Academia*
748 *Brasileira de Ciências* 52(1): 77–91.
- 749 Ducke, A. Revision of the *Macrolobium* species of the Amazonian Hylaea. *Tropical Woods- School of*
750 *Forestry, Yale University* 65: 21–31.
- 751 El Beialy, S.Y. 1998. Stratigraphic and palaeoenvironmental significance of Eocene palynomorphs from
752 the Rusayl Shale Formation, Al Khawd, northern Oman. *Review of Palaeobotany and Palynology*
753 192: 249–258.
- 754 El Beialy, S.Y., Mahmoud, M.S. e Ali, A.S. 2005. Insights on the age, climate and depositional
755 environments of the Rudeis and Kareem Formations, GS-78-1 Well, Gulf of Suez, Egypt: a
756 palynological approach. *Revista Española de Micropaleontología* 37(2): 273–289.
- 757 Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. e Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf*
758 *Architecture*. The New York Botanical Garden Press, Cornell University Press. New York, 190 pp.
- 759 Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F., e Silva, A.M. 2012. *Terminalia palaeopubescens* sp. nov.
760 (Combretaceae) da Formação Fonseca (Eoceno/Oligoceno) de Minas Gerais, Brasil: morfologia foliar,
761 fungos epifílicos associados e paleoclima. *Ameghiniana* 49(3): 273–288.
762 doi:10.5710/AMGH.v49i3(344)
- 763 Fittipaldi, F.C., Simões, M.G., Giuliatti, A.M. e Pirani, J.R. 1989. Fossil plants from the Itaquaquecetuba
764 Formation (cenozoic of the São Paulo basin) and their possible paleoclimatic significance. *Boletim*
765 *do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo IG-USP* 7: 183–203.
- 766 Fougère-Danezan, M., Herendeen, P.S., Maumont, S. e Bruneau, A. 2010. Morphological evolution in the
767 variable resin-producing Detarieae (Fabaceae): do morphological characters retain a
768 phylogenetic signal? *Annals of Botany* 105: 311–325.
- 769 Gentry, A.W. 1996. *A field guide to the families and genera of woody plants of northwest South America*
770 *(Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. The University of
771 Chicago Press. Chicago, 895 pp.
- 772 Germeraad, J.H., Hopping, C.A., e Muller, J. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas.
773 *Review of Palaeobotany and Palynology* 6: 189–348.
- 774 Gorceix, H. 1876. Note sur la roche connue vulgairement au Brésil sous le nom de Canga, et sur le bassin
775 d’eau douce de Fonseca (province de Minas Geraës). *Bulletin de la Société Géologique de la*
776 *France* 3(4): 321–323.
- 777 Gorceix, H. 1884. Bacia terciária d’água doce nos arredores de Ouro Preto (Gandarela e Fonseca), Minas
778 Geraes, Brasil. *Anais da Escola de Minas* 3: 75–92.

- 779 Graham, A. 1985. Studies on neotropical paleobotany. IV. The Eocene communities of Panama. *Annals of*
780 *the Missouri Botanical Garden* 72: 504–534.
- 781 Halston, E.M., Lewis, G.P. e Hawkins, J.A. 2005. A phylogenetic reappraisal of the *Peltophorum* group
782 (Caesalpinieae: Leguminosae) based on the chloroplast trnL-F, rbcL and rps16 sequence data.
783 *American Journal of Botany* 92: 1359–1371.
- 784 Herendeen, P.S. 1992a. The fossil history of the Leguminosae from the Eocene of southeastern North
785 America. Em: P.S. Herendeen e D.L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics, The Fossil*
786 *Record, Part 4*, The Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 85–160.
- 787 Herendeen, P.S. 1992b. A reevaluation of the fossil genus *Podogonium* Heer. Em: P.S. Herendeen e D.L.
788 Dilcher (Eds.). *Advances in Legume Systematics, The Fossil Record, Part 4*. The Royal Botanic
789 Gardens, Kew, pp. 3–18.
- 790 Herendeen, P.S. 1992c. *Podocarpium podocarpum* comb. nov., the correct name for *Podogonium knorrii*
791 Heer, nom. illeg. (fossil *Fabaceae*). *Taxon* 41(4): 731–736.
- 792 Herendeen, P.S. e Dilcher, D.L. 1990. Reproductive and vegetative evidence for the occurrence of *Crudia*
793 (Leguminosae, Caesalpinioideae) in the Eocene of southeastern North America. *Botanical*
794 *Gazette* 151(3): 402–413.
- 795 Herendeen, P.S. e Dilcher, D.L. 1991. *Caesalpinia* subgenus *Mezoneuron* (Leguminosae, Caesalpinioideae)
796 from the Tertiary of North America. *American Journal of Botany* 78(1): 1–12.
- 797 Herendeen, P.S. e Dilcher, D.L. 1992. *Advances in Legume Systematics, The Fossil Record, Part 4*. The
798 Royal Botanic Gardens. Kew, 326 pp.
- 799 Herendeen, P.S. e Jacobs, B.F. 2000. Fossil legumes from the middle Eocene (46.0 Ma) Mahenge flora of
800 Singida, Tanzania. *American Journal of Botany* 87(9): 1358–1366.
- 801 Herendeen, P.S., Bruneau, A. e Lewis, G.P. 2003. Phylogenetic relationships in caesalpinoid legumes: a
802 preliminary analysis based on morphological and molecular data. Em: B.B. Klitgaard e A. Bruneau
803 (eds.), *Advances in Legume Systematics, Higher Level Systematics, Part 10*, Royal Botanic
804 Gardens, Kew, pp. 37–62.
- 805 Herendeen, P.S., Crepet, W.L. e Dilcher, D.L. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic
806 and biogeographic implications. Em: P.S. Herendeen e D.L. Dilcher (Eds.). *Advances in Legume*
807 *Systematics, The Fossil Record, Part 4*. The Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 303–316.
- 808 Hollick, A. e Berry, E.W. 1924. A Late Tertiary flora from Bahia, Brazil. *The Johns Hopkins University*
809 *Studies in Geology* 5: 1–137.
- 810 Hueber, F.M. e Langenheim, J. 1986. Dominican amber tree had african ancestors. *Geotimes* 31: 8–10.

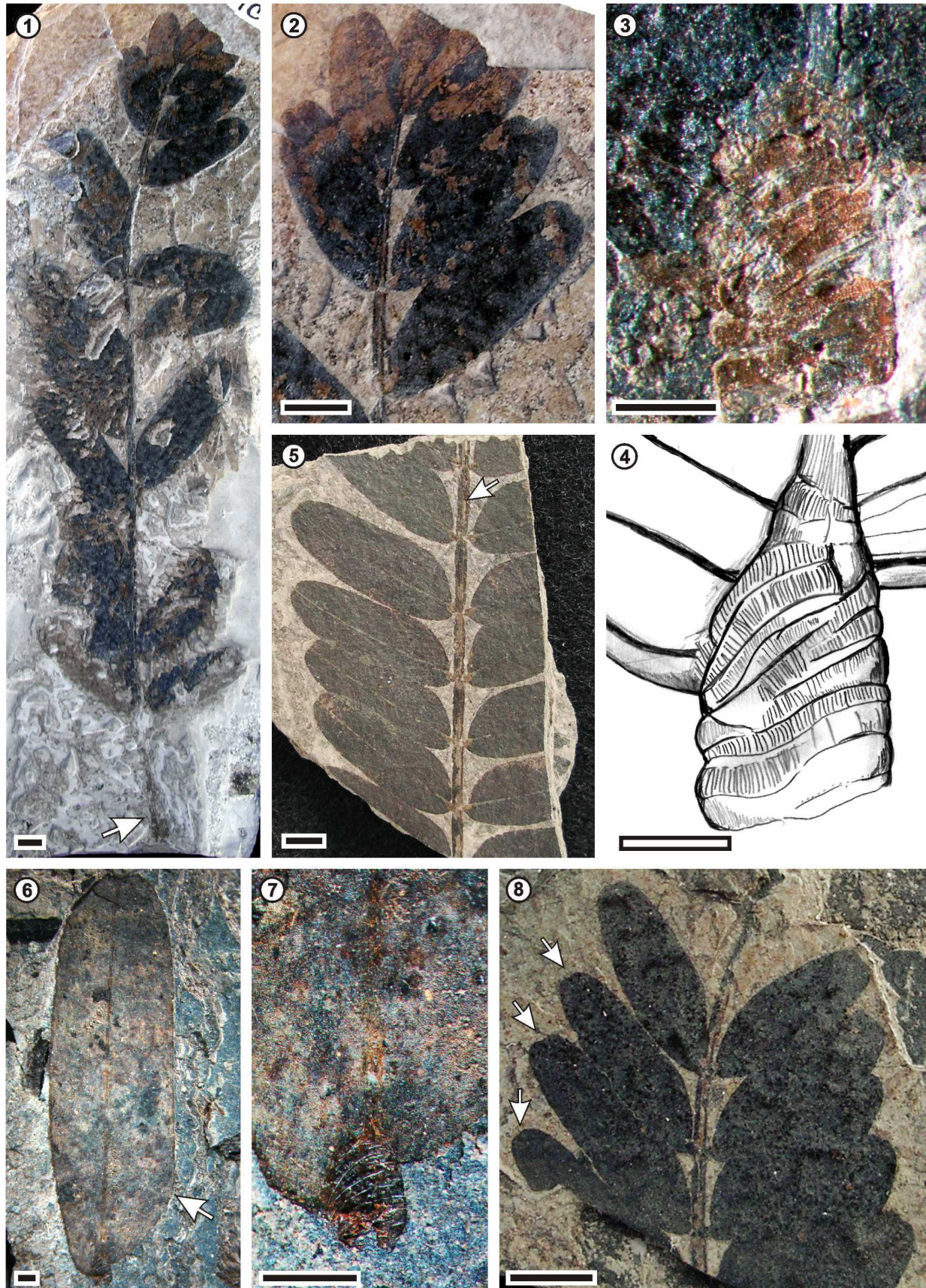
- 811 Irwin, H.S. e Barneby, R.C. 1982. The American Cassinae, a synoptical revision of Leguminosae tribe
812 Cassieae subtribe Cassinae in the New World. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 35: 1–
813 918.
- 814 Jaramillo, C.A. e Dilcher, D.L. 2001. Middle Paleogene palynology of Central Colombia, South America: a
815 study of pollen and spores from tropical latitudes. *Palaeontographica B*, 258: 87–213.
- 816 Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Wittmann, F., Schöngart, J. e Parolin, P. 2010. Amazonian floodplain forests:
817 ecophysiology, biodiversity and sustainable management. *Ecological Studies*, vol. 210, Springer,
818 New York, 632 pp.
- 819 Keay, R.W. 1989. *The trees of Nigeria*. Oxford University Press, Oxford, 476 pp.
- 820 Keller, R. 2004. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers, a field guide*. Second
821 edition, Birkhäuser Verlag, Berlin, 294 pp.
- 822 Lavin, M., Herendeen, P.S. e Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae
823 implicates a rapid diversification of lineages during the Tertiary. *Systematic Botany* 54(4): 575–
824 594.
- 825 Lewis, G., Schrire, B., Mackinder, B. e Lock, M. 2005. *Legumes of the World*. The Royal Botanic Gardens,
826 Kew, 592 pp.
- 827 Lewis, G.P. 1998. *Caesalpinia*. A revision of the *Poincianella-Erythrostemon* group. Royal Botanic
828 Gardens, Kew, 233 pp.
- 829 Lima, M.R. de e Salard-Chebouldaef, M. 1981. Palynologie des Bassins de Gandarela et Fonseca (Eocène
830 de l'Etat de Minas Gerais, Brésil). *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São*
831 *Paulo IG-USP* 12: 33–54.
- 832 Lima, M.R. de, Melo, M.S. e Coimbra, A.M. 1991. Palinologia de sedimentos da bacia de São Paulo,
833 terciário do estado de São Paulo. *Revista do Instituto de Geociências - IG, São Paulo* 12(1/2): 7–
834 20.
- 835 Mackinder, B. 2005. Tribe Detarieae. Em: G. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder e M. Lock, *Legumes of the*
836 *World*, The Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 69–109.
- 837 Maizatto, J.R. 2001. *Análise bioestratigráfica, paleoecológica e sedimentológica das bacias terciárias de*
838 *Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos*
839 *e sedimentares*. Tese de Doutorado, inédito, Universidade Federal de Ouro Preto, 333 pp.
- 840 Marazzi, B. e Sanderson, M.J. 2010. Large-scale patterns of diversification on the widespread legume
841 genus *Senna* and the evolutionary role of extrafloral nectaries. *Evolution* 64: 3570–3592.

- 842 Margis, R., Turchetto-Zolet, A., Cruz, F., Salgueiro, F., Vendramin, G., Simon, M., Caver, S. e Margis-
843 Pinheiro, M. 2011. Phylogeography of the disjunct *Schizolobium parahyba* (Fabaceae-
844 Caesalpinioideae). *BioMed Central-BMC Proceedings* 5(Suppl 7): P12. doi:10.1186/1753-6561-5-
845 S7-P12
- 846 Mello, C.L., Bergqvist, L.P. e Sant'Anna, L.G. 2002. Sítio Paleontológico de Fonseca, Minas Gerais
847 (Vegetais fósseis do Terciário Brasileiro). SIGEP 086. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T.
848 Queiroz, M. Winge e M. Berbert-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, Vol. 1,
849 DNPM/ CPRM Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos, Brasília, pp. 73–79.
850 World Wide Web (English version): <http://sigep.cprm.gov.br/sitio086/sitio086english.htm>
- 851 Morley, R.J. 2000. *Origin and evolution of tropical rain forests*. John Wiley & Sons, West Sussex, 378 pp.
- 852 Muller, J. 1981. Fossil pollen records of extant angiosperm. *The Botanical Review* 47: 1–142.
- 853 Muller, J., DiGiacomo, E. e VanErve, A. 1987. A palynologic zonation for the Cretaceous, Tertiary and
854 Quaternary of Northern South America. *American Association of Stratigraphic Palynologists*,
855 *Contribution Series* 19: 7–76.
- 856 Oliveira-e-Silva, M.I.M.N. 1982. *Flórula da Bacia de Fonseca, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação Mestrado,
857 inédito, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 105 pp.
- 858 Pan, A.D., Jacobs, B.F. e Herendeen, P.S. 2010. Detarieae *sensu lato* (Fabaceae) from the Late Oligocene
859 (27.23 Ma) Guang River flora of north-western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society*
860 163: 44–54.
- 861 Polhill, R.M. e Vidal, J.E. 1981. Caesalpinieae. Em: R.M. Polhill e P.H. Raven (eds.) *Advances in Legume*
862 *Systematics*, Part 1. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 81–96.
- 863 Poinar, G. e Poinar, R. 1999. The amber forest, a reconstruction of a vanished world. Princeton University
864 Press, Princeton, 122 pp.
- 865 Prenner, G. e Klitgaard, B.B. 2008. Towards unlocking the deep nodes of Leguminosae: floral
866 development and morphology of the enigmatic *Duparquetia orchidacea* (Leguminosae,
867 Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 95: 1349–1365.
- 868 Queiroz, L.P.de. 2009. *Leguminosas da caatinga*. Universidade Estadual de Feira de Santana. Feira de
869 Santana, 467 pp.
- 870 Raven, P.H. e Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of*
871 *the Missouri Botanical Garden* 61: 39–67.

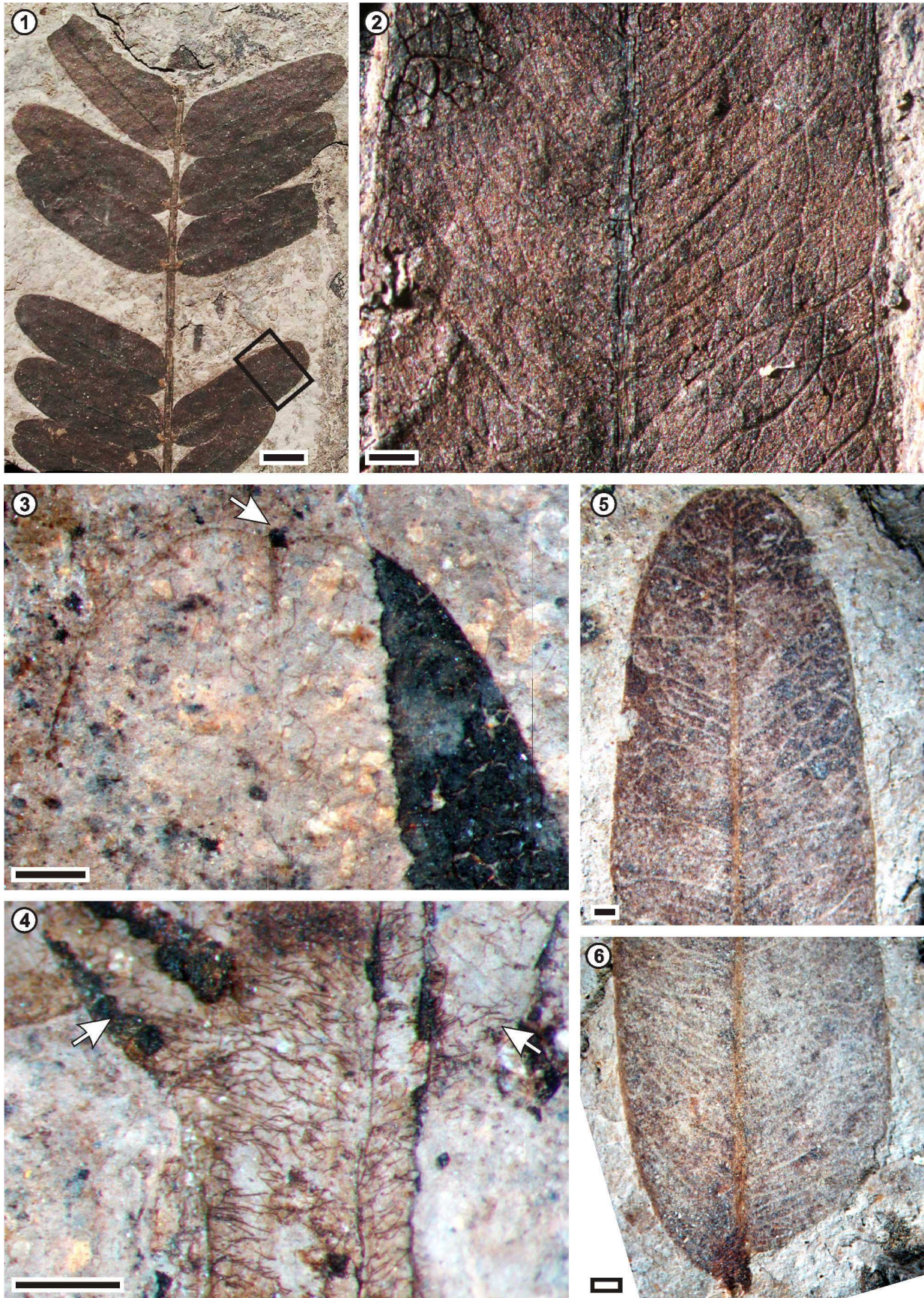
- 872 Redden, K.M., Herendeen, P.S., Wurdack, K.J. e Bruneau, A. 2010. Phylogenetic relationships of the
873 Northeastern South American Brownea clade of tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae)
874 based on morphology and molecular data. *Systematic Botany* 35(3): 524–533.
- 875 Regali, M.S.P., Uesugui, N. e Santos, A.S. 1974. Palinologia dos sedimentos meso-cenozóicos do Brasil (I).
876 *Boletim Técnico da Petrobrás*, 17(3): 177–191.
- 877 Rodrigues, R.S., Flores, A.S., Miotto, S.T.S. e Baptista, L.R.M. 2005. O gênero *Senna* (Leguminosae,
878 Caesalpinioideae) no Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 19: 1–16.
- 879 Rull, V. 1999. Paleofloristic and paleovegetational changes across the Paleocene-Eocene boundary in
880 northern South America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 107: 83–95.
- 881 Rull, V. 2001. A quantitative palynological record from the Early Miocene of western Venezuela with
882 emphasis on mangroves. *Palynology* 25: 109–126.
- 883 Sant’Anna, L.G. e Schorscher, H.D. 1997. Estratigrafia e mineralogia dos depósitos cenozóicos da região
884 da Bacia de Fonseca, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69(2):
885 211–226.
- 886 Santos, D.B.D., Garcia, M.J., Saad, A.R. e Bistrichi, C.A. 2010. Palinoestratigrafia da Formação
887 Itaquaquacetuba, Bacia de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 13(3): 205–220.
- 888 Schrire, B.D., Lavin, M. e Lewis, G.P. 2005b. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights
889 from recent phylogenies. *Biologiske Skrifter* 55: 375–422.
- 890 Schrire, B.D., Lewis, G.P. e Lavin, M. 2005a. Biogeography of the Leguminosae. Em: G. Lewis, B. Schrire, B.
891 Mackinder e M. Lock (Eds.), *Legumes of the World*, The Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 21–54.
- 892 Scotese, C.R. 2008. Climate History (Paleocene, Eocene and Oligocene maps). *Paleomap Project*. World
893 Wide Web: <http://scotese.com/climate.htm>. [acessado: Junho/2011].
- 894 Seigler, D.S. 2004. Fabaceae (Pea or Bean Family). Em: N. Smith, S.A. Mori, A. Henderson, D.W.
895 Stevenson e S.V. Heald (Eds.), *Flowering plants of the Neotropics*, The New York Botanical
896 Garden, Princeton University Press, Princeton, pp. 151–156.
- 897 Sheteolu, A.O. e Ayodele, A.E. 1997. Epidermal morphology of the genus *Dialium* (Fabaceae:
898 Caesalpinioideae). *Feddes Repertorium* 108: 151–158.
- 899 Takahashi, K. e Jux, U. 1989. Palynology of middle Tertiary lacustrine deposits from the Jos Plateau,
900 Nigeria. *Bulletin of the Faculty of Liberal Arts, Nagasaki University, Natural Sciences* 29(2): 181–
901 367.

- 902 Turchetto-Zolet, A.C. 2009. *Filogeografia e sistemática molecular de Schizolobium parahyba (Vell.) Blake*
 903 *(Guapuruvu) através do sequenciamento de regiões clorplásticas e nucleares*. Tese doutorado,
 904 Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 138 pp.
- 905 Ulibarri, E.A. 2008. Los géneros de Caesalpinioideae (Leguminosae) presentes en Sudamérica.
 906 *Darwiniana* 46(1): 69–163.
- 907 Vincens, A., Lézine, A.M., Buchet, G., Lewden, D. e LeThomas, A. 2007. African pollen database inventory
 908 of tree and shrub pollen types. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145: 135–141.
- 909 Wang, Q., Dilcher, D.L. e Lott, T.A. 2007. *Podocarpium* A. Braun ex Stizenberger 1851 from the middle
 910 Miocene of Eastern China, and its palaeoecology and biogeography. *Acta Palaeobotanica* 47(1):
 911 237–251.
- 912 Warwick, M.C., Lewis, G.P. e Lima, H.C. 2008. A reappraisal of *Barnebydendron* (Leguminosae:
 913 Caesalpinioideae: Detarieae). *Kew Bulletin* 63: 143–149.
- 914 Watson, L. 1981. An automated system of generic descriptions for Caesalpinioideae, and its application
 915 to classification and key-making. Em: R.M. Polhill e P.H. Raven (Eds.), *Advances in Legume*
 916 *Systematics, Part 1*, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 65–80.
- 917 Watson, L. e Dallwitz, M.J. 1993. *The genera of Leguminosae-Caesalpinioideae and Swartzieae:*
 918 *descriptions, identification and information retrieval* (Delta version March 2009). World Wide
 919 Web: <http://delta-intkey.com> [acessado Julho 2011].
- 920 Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C.A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P. e Labandeira, C. 2009. Late paleocene
 921 fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of Neotropical rainforest.
 922 *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 18627–18632.
- 923 Yamamoto, I.T. 1995. *Palinologia das bacias tafrogênicas do sudeste (bacias de Taubaté, São Paulo e*
 924 *Resende): análise bioestratigráfica integrada e interpretação paleoambiental*. Dissertação
 925 Mestrado, inédito, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 217 pp.

926 **Figura 1/ Figure 1.** Morfologia de folhas e folíolos de/ leaves and leaflets morphology of
927 *Detarieaephyllum* Fanton et Ricardi-Branco gen. nov., e/ and *Detarieaephyllum echinataformis*
928 (Berry) Fanton et Ricardi-Branco comb. nov. Neótipo/ Neotype: UFRJ-DG-Pb 0269 (1–4).
929 Parátipos/ Paratypes: UFRJ-DG-Pb 0274, frente/ front (5) e verso/ and back (6–7); UFRJ-DG-Pb
930 0264 (8). 1. Raque multifoliolada com pulvino (seta) / multifoliolate rachis with pulvinus (arrow).
931 2. Folha paripinada (seta) / paripinnate leaf (arrow). 3. Detalhe de um peciólulo pulvinado
932 estriado-enrugado/ detail of a striated-wrinkled pulvinate petiolule. 4. Esquema da figura
933 anterior/ previous figure drawing. 5. Raque canaliculada adaxialmente (seta) / Rachis grooved
934 adaxially. 6. Folíolo oblongo, com nervura média próxima da margem proximal e margem distal
935 mais larga (seta) / Oblong leaflet, with midvein near proximal margin, and distal margin wider
936 (arrow). 7. Detalhe da base desigual/ detail of the unequal base. 8. Ápices não mucronados,
937 arredondados a pouco retusos (setas) / leaflets apex not mucronate, rounded to slightly retuse.
938 Barras de escala/ scale bars: 1, 2, 5, 8 = 5 mm; 3, 4 = 0,5 mm; 6, 7 = 1 mm.



940 **Figura 2/ Figure 2.** Morfologia, indumento foliar e nervação foliolar de/ morphology, leaf
941 indumentum and leaflet venation of *Detarieaephyllum* Fanton et Ricardi-Branco gen. nov., e/
942 and *Detarieaephyllum echinataformis* (Berry) Fanton et Ricardi-Branco comb. nov. Parátipos/
943 Paratypes: UFRJ-DG-Pb 0278a, parte/ part (1–2); DGM-Pb-0114, frente/ front (3–4) e verso/ and
944 back (5–6). 1. Raque incompleta/ incomplete rachis. 2. Detalhe da nervação secundária e
945 terciária (área ampliada da figura anterior) / detail of the secondary and tertiary venation
946 (enlargement of the previous figure). 3. Ápice foliolar com mucron diminuto (seta) e lâmina
947 pubescente/ leaflet apex with a minute mucro (arrow) and pubescent lamina. 4. Abundantes
948 tricomas simples recobrimdo a porção proximal da raque e peciólulos (setas) / abundant simple
949 hair covering the proximal portion of rachis and petiolules (arrows). 5. Nervação da porção
950 foliolar distal/ venation of the leaflet distal portion. 6. Nervação da porção proximal/ venation
951 of the proximal portion. Barras de escala/ scale bars = 0,5 mm (exceto para/ except for 1 = 5
952 mm).



954 **Figura 3/ Figure 3.** Anatomia epidérmica do folíolo de/ leaflet epidermal anatomy of
955 *Detarieaephyllum* Fanton et Ricardi-Branco gen. nov., e/ and *Detarieaephyllum echinataformis*
956 (Berry) Fanton et Ricardi-Branco comb. nov. Superfície adaxial/ adaxial surface. Parátipo/
957 Paratype: UFRJ-DG-Pb 0274 verso/ back (1–6). 1. Peciólulo curto e nervuras basais (setas) /
958 short petiolule and basal veins (arrows). 2 Detalhe do pulvínulo estriado e enrugado-cruzado
959 (seta) / detail of the striated and cross-hatched pulvinus (arrow). 3. Bases de tricoma (setas)
960 organizadas em cordões sobre nervuras secundárias (porção média, lado da margem distal) /
961 hair bases (arrows) organized in cords, on and around the secondary veins (middle portion,
962 distal margin side). 4. Margem distal com bases de tricomas alinhadas (setas) / distal margin
963 with hair bases aligned (arrows). 5. Células epidérmicas adaxiais, 4–6 lados, e bases de tricomas
964 (setas) / adaxial epidermic cells 4–6 sided, and hair bases. 6. Detalhe das bases largas, em roseta
965 (setas) / detail of the bases enlarged, in rosette-like appearance (arrows). Barras de escala/
966 scale bars: 1 = 500 µm; 2–4 = 100 µm; 5 = 50 µm; 6 = 20 µm.

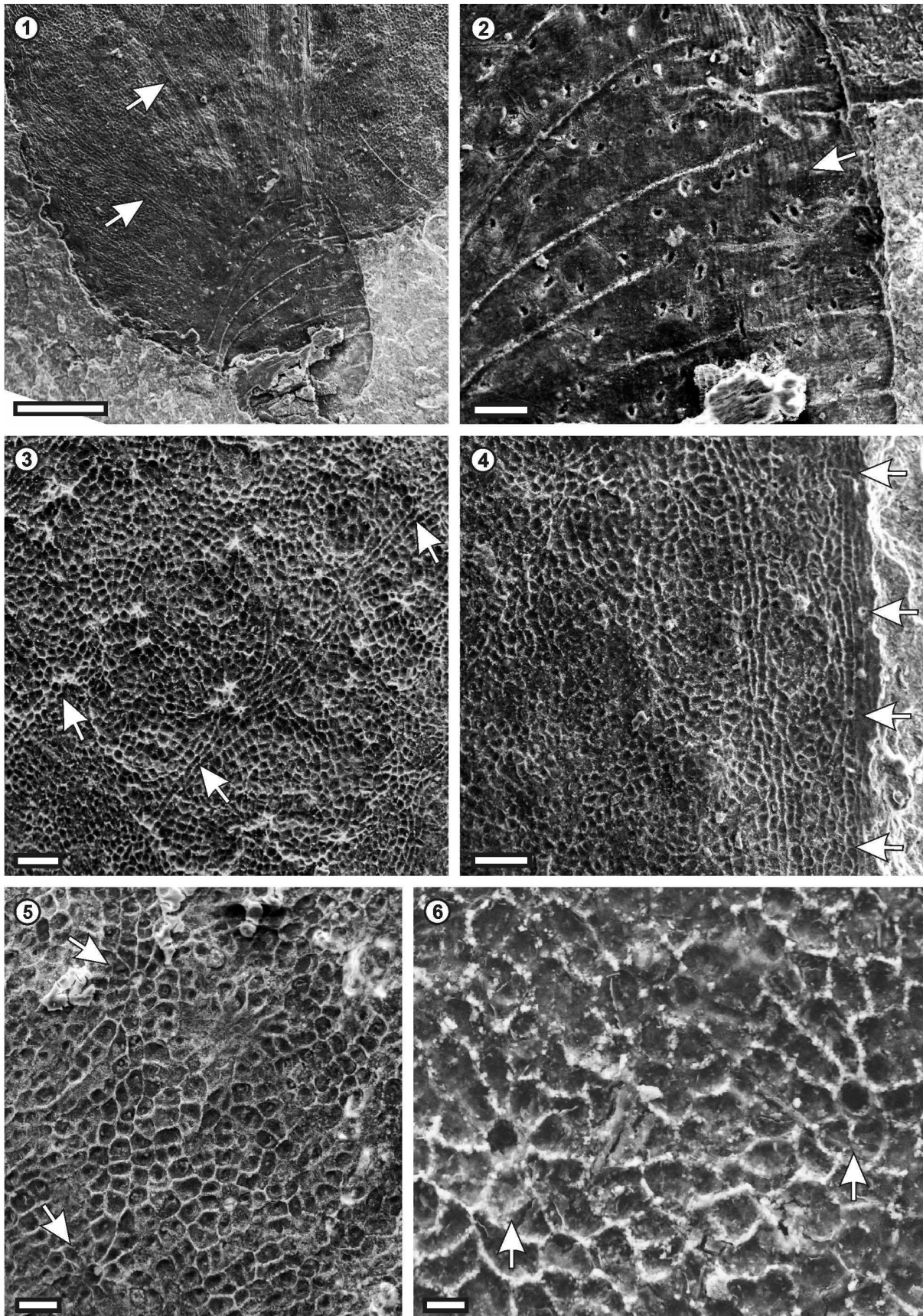
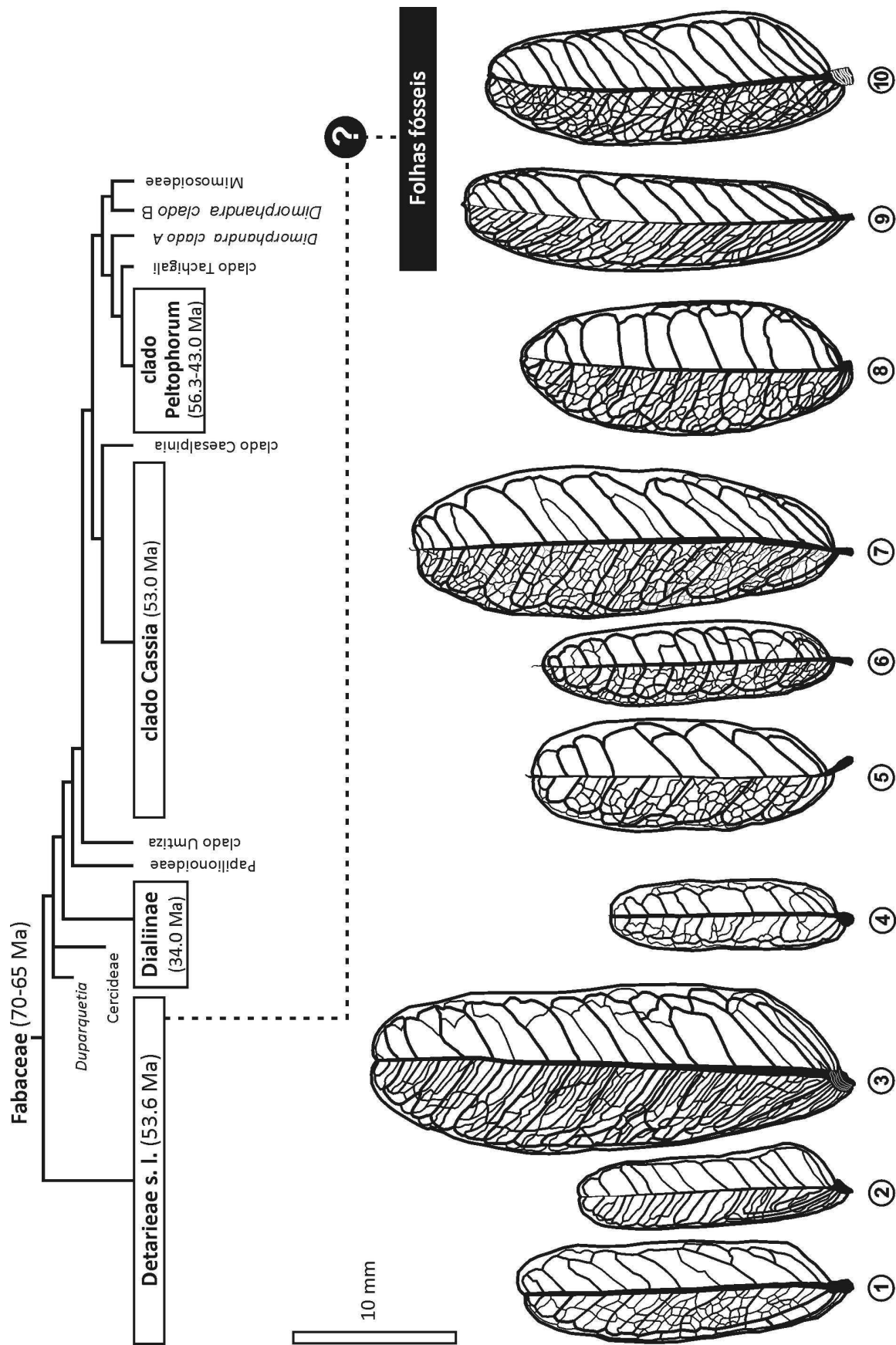
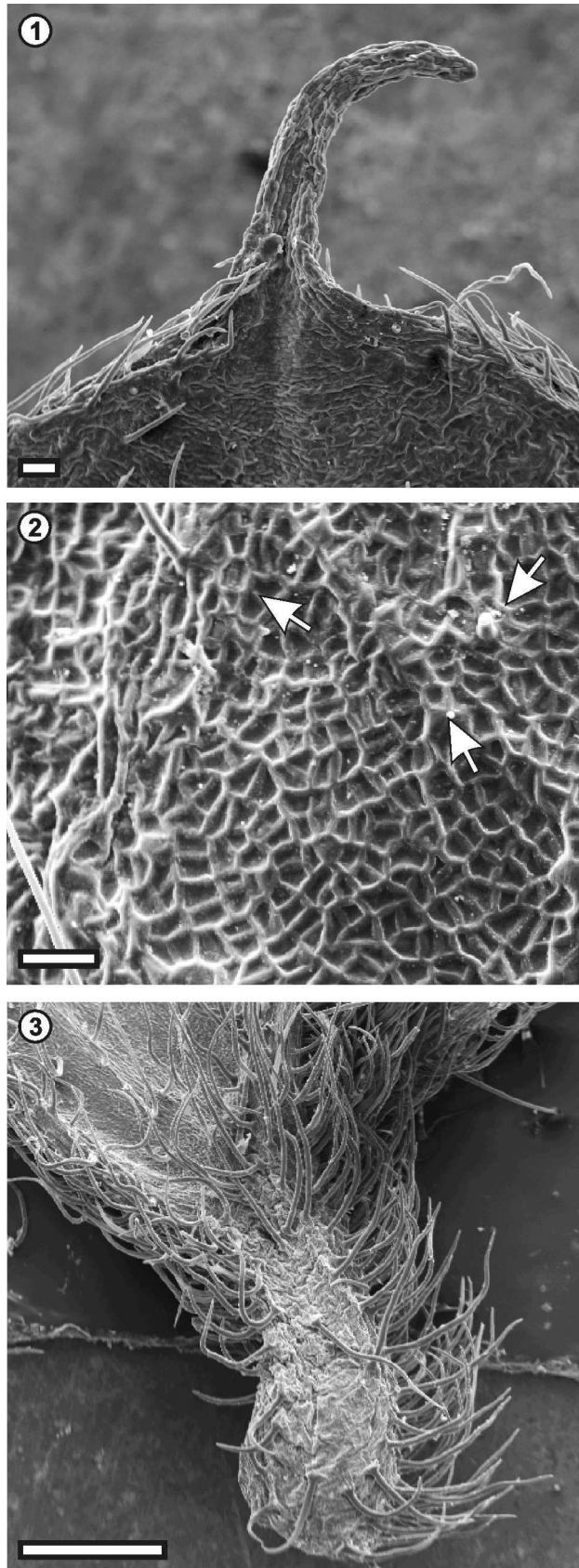


Figura 4/ Figure 4. Desenhos esquemáticos de folíolos dos táxons modernos e fósseis para comparação da lâmina, nervação secundária (lado direito foliolar) e terciária (lado esquerdo). As caixas em destaque na árvore de relações de Fabaceae mostram os clados de Caesalpinioideae aqui comparados, com estimativas de seus respectivos tempos de diversificação inicial (Bruneau *et al.*, 2008) / Leaflet drawings of extant and fossil taxa for comparison of lamina, secondary venation (leaflet right side) and tertiary (left side). The boxes highlighted in the summary tree of relationships of Fabaceae show the clades of Caesalpinioideae here compared, and their initial divergence times (after Bruneau *et al.*, 2008). 1. *Tamarindus indica* [M.C.Dias e C.G.Perri 39109, UEC]. 2. *Macrolobium huberianum* var. *huberianum* [A.Ducke 11874, US]. 3. *M. furcatum* [A.Ducke 1394, US]. 4. *Poeppigia procera* [L.P.deQueiroz e N.S.Nascimento 3641, UEC]. 5. *Senna acuruensis* [J.S.Blanchet 2851, BM]. 6. *S. multijuga* subsp. *lindleyana* [F.R.Martins e G.J.Sheperd 2168, UEC]. 7. *S. multijuga* subsp. *multijuga* [N.Figueiredo 17143, UEC]. 8. *Bussea massaiensis* subsp. *rhodesica* [D.B.Fanshawe 4894, K]. 9. *Podocarpium podocarpum* (redesenhado a partir de/ redraw from Herendeen, 1992a). 10. *Detarieaephyllum echinataformis* (este estudo/ this study). Barra de escala/ scale bar = 10 mm.



984 **Figura 5/ Figure 5.** Comparações da morfologia e anatomia epidérmica do folíolo de/
985 comparisons of the leaflet morphology and epidermal anatomy of *Senna multijuga* subsp.
986 *lindleyana*. Superfície adaxial/ adaxial surface, [R.J.F. Garcia 3447, PMSP], (1–3). 1. Ápice
987 mucronado e tricomas marginais / apex mucronate and marginal trichomes. 2. Células
988 epidérmicas com paredes anticlinais retas a curvadas, maioria 4–5 lados, e bases de tricomas
989 largas (setas), na porção média, lado da margem distal / epidermal cells with straight to
990 rounded anticlinal walls, the majority being 4–5 sided, and enlarged hair bases (arrows), in the
991 middle portion, distal margin side. 3. Peciólulo esguio e costelado, mas não estriado, com
992 abundantes tricomas/ slender and ribbed petiolule, but not striated, with abundant hair. Barras
993 de escala/ scale bars: 1–2 = 50 µm; 3 = 500 µm.



TERMINALIA PALAEOPUBESCENS SP. NOV. (COMBRETACEAE) DA FORMAÇÃO FONSECA (EOCENO/OLIGOCENO) DE MINAS GERAIS, BRASIL: MORFOLOGIA FOLIAR, FUNGOS EPIFILICOS ASSOCIADOS E PALEOCLIMA



JEAN CARLO MARI FANTON¹, FRESIA RICARDI-BRANCO² E ADALENE MOREIRA SILVA³

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. jeanfanton@gmail.com.

²Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. fresia@ige.unicamp.br

³Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brasil. adalene@umb.br

Resumo. No presente estudo são descritas lâminas foliares preservadas na forma de incarbonizações e impressões, e fungos epifílicos associados, a partir de material coletado em folhelhos da Formação Fonseca (Priaboniano/Rupeliano da Bacia de Fonseca, estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil). Com base na arquitetura do órgão foliar e características do indumento é estabelecida uma nova espécie relacionada ao gênero tropical moderno *Terminalia* L. (Combretaceae). A folha de *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. é mesófila, obovada estreita e com margem inteira, nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, terciárias percorrentes mistas predominantemente alternas, quaternárias percorrentes alternas, e as de quinta ordem formam uma rede poligonal regular, com aréolas pequenas e bem desenvolvidas. No indumento, apresenta tricomas simples, esguios, pontiagudos e com base intumescida, típicos da família Combretaceae. Fungos epifílicos do gênero *Callimothallus* Dilcher (Microthyriaceae), na forma de discos de tamanho variável mostram ter colonizado grande parte da superfície foliar. Sua presença, associada a *Phragmothyrites* Edwards, previamente identificado para a mesma unidade, sugere uma proeminente micoflora associada à vegetação, sustentada por condições predominantemente quentes e úmidas. Os dados aqui aportados, analisados conjuntamente com outros indicadores taxonômicos, tafonômicos e da fisionomia foliar, convergem para a presença de uma densa floresta pluvial, sustentada por abundantes precipitações e calor, que se desenvolveu em áreas próximas às margens dos sistemas fluviais e planícies de inundação entre o final do Eoceno e início do Oligoceno no sudeste do Brasil.

Palavras-chave. Folhas fósseis. Combretaceae. Fungos epifílicos. Eoceno/Oligoceno. Formação Fonseca.

Abstract. *TERMINALIA PALAEOPUBESCENS* NOV. SP. (COMBRETACEAE), FROM FONSECA FORMATION (EOCENE OLIGOCENE), MINAS GERAIS STATE, BRAZIL: LEAF ARCHITECTURE, EPIPHYLLOUS FUNGI AND PALEOCLIMATE. In this study, well-preserved leaf blades compressions and impressions from shale levels from the Fonseca Formation (Priabonian/Rupelian of Fonseca Basin, state of Minas Gerais, southeastern Brazil) and associated epiphyllous fungi are described. Based on leaf architecture and indumentum, a new species is established, assigned to the extant tropical genus *Terminalia* L. (Combretaceae). The leaf of *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. is mesophyll, narrow obovate and with entire margin. Its secondary veins are camptodromous-brochidodromous, the tertiary pattern is percurrent mixed predominantly alternate, the quaternaries are alternate percurrent and the higher orders regular polygonal reticulate, with small and well developed areoles. Trichomes are present in the indumentum and are simple, slender, pointed, and with a swollen base, typical of the Combretaceae. Epiphyllous fungi, in the shape of microthyrioid disks of variable size and profusely colonizing the leaf surface, were assigned to *Callimothallus* Dilcher (Microthyriaceae). The presence of those biogenic structures (besides *Phragmothyrites* Edwards, already reported in the same levels of the Fonseca Formation) indicates that a prominent leaf mycoflora was associated to the vegetation, probably sustained by warm and humid conditions. The data here presented, analyzed together with other taxonomic, taphonomic and foliar physiognomic indicators, lead to the hypothesis that a dense rainforest, supported by heavy rainfall and high temperatures, was thriving near the banks and floodplain environments associated to fluvial systems of the Fonseca Formation, during the transition EoceneOligocene, in southeastern Brazil.

Keywords. Fossil leaves. Combretaceae. Epiphyllous fungi. EoceneOligocene. Fonseca Formation.

COMBRETACEAE é uma família pantropical com mais de 500 espécies reunidas em cerca de 18 gêneros e que engloba duas subfamílias, Strephonematoideae (com *Strephonema*) e Combretoideae. Seus representantes se desenvolvem em formações florestais, savânicas (e cerrados) ou em manguezais, especialmente da África e Ásia, além da América neotropical

e Austrália (Maberley, 2008). A subfamília Combretoideae inclui as tribos Laguncularieae (com formas de manguezal, *Laguncularia* e *Lumnitzera*, além de *Dansiea* e *Macropteranthus*) e Combreteae, esta ainda subdividida em duas subtribos Terminaliinae e Combretinae (Stace, 2007).

Terminaliinae, formada apenas por espécies arbóreas e

arbustivas, engloba os gêneros *Conocarpus* e *Terminalia*, este último incluindo os gêneros *Pteleopsis*, *Buchenavia*, *Anogeisus* e possivelmente *Finetia*, conforme inferências filogenéticas moleculares de Maurin *et al.* (2010). Combretaceae, junto a *Getonia* e *Guiera*, é representada ainda por *Combretum*, que incorpora *Calopyxis*, *Meiostemon*, *Quisqualis* e *Thilao* (Maurin *et al.*, 2010), contendo árvores, arbustos, arbustos escandentes e lianas (Stace, 2007). Na América tropical, além de *Terminalia* e *Combretum*, ocorrem ainda *Buchenavia*, *Conocarpus*, *Laguncularia* e *Thilao* (Stace, 2004).

Os representantes de Combretaceae portam folhas pecioladas, simples e inteiras, além da morfologia reprodutiva característica, portam folhas pecioladas, simples e inteiras, com um indumento peculiar na forma de pêlos combretáceos (tricomas compartimentados), aos quais podem ou não estar associadas escamas e/ou glândulas pedunculadas (Stace, 1980; Tilney, 2002).

Com base em estudos biogeográficos e moleculares, Raven e Axelrod (1974) e Sytsma *et al.* (2004) inferiram que Combretaceae representa uma das mais antigas linhagens dentro das Myrtales, tendo se originado no Gondwana Ocidental durante o Albiano (110 Ma), diversificando a partir do Neocretáceo e, especialmente, durante o Eoceno (do Lutetiano, 45 Ma, em diante). Para Bell *et al.* (2010), contudo, a idade máxima de diversificação da família seria mais recente, no Bartoniano.

No registro macrofossilífero, embora raros, algumas características dos órgãos reprodutivos são evidências inequívocas da presença de Combretaceae, tais como os frutos alados de *Dilcherocarpon* (Neocretáceo dos Estados Unidos, Manchester e O'Leary, 2010) e de *Terminalia* (Eoceno da Índia, Singh *et al.*, 2010), e as flores de *Esgueiria* (Neocretáceo de Portugal, Friis *et al.*, 1992; e Santoniano do Japão, Takahashi *et al.*, 1999). Contudo, grande parte do registro é representada por folhas isoladas que, devido à sua morfologia comum (margens inteiras e nervação primária pinada) e compartilhada com várias famílias de angiospermas, necessitam de caracteres adicionais para confirmar sua identidade. Alguns destes é a presença de tricomas compartimentados/ glandulares e nectários extraflorais em suas folhas, mesmo que raramente tais estruturas estejam preservadas em impressões e compressões foliares (O'Leary e Manchester, 2006).

Nas Américas um grande número de folhas "terciárias" foram associadas aos gêneros *Terminalia* e *Combretum*, apenas com base em sua morfologia superficial, para os Estados Unidos (Berry, 1916, 1924, 1930), Venezuela (Berry, 1936), Peru (Berry, 1937), Bolívia (Berry, 1939), Chile (Berry, 1922) e Brasil (Berry, 1935).

Superfícies de folhas fósseis podem preservar resquícios que evidenciam a interação entre microorganismos e a planta hospedeira. Este é o caso de estruturas discoides achatadas, com células radialmente arrançadas, identificadas em cutículas e descritas como ascomas de fungos fósseis da família Microthyriaceae (Dilcher, 1963; Phipps e Rember, 2004; Shi *et al.*, 2010). O registro fóssil de fungos epifílicos de Microthyriaceae cresce a partir do Paleógeno, sendo que *Callimothallus* e *Phragmothyrites*, os gêneros mais comuns, ocorrem do Neocretáceo ao Mioceno (Phipps, 2001), associados a uma grande variedade de folhas de angiospermas a coníferas, como por exemplo, em depósitos do Eoceno e Mioceno dos Estados Unidos (Dilcher, 1965; Sherwood-Pike e Gray, 1988; Phipps e Rember, 2004), Eoceno da Argentina (Rodríguez de Sarmiento *et al.*, 1999) e da Austrália (Lange, 1978), Oligoceno da China (Shi *et al.*, 2010) e Mioceno da Índia (Phadtare, 1989).

Atualmente, fungos epifílicos compreendem uma grande diversidade de ascomycetes (incluindo-se Microthyriaceae) cuja distribuição ecológica é fortemente influenciada por fatores climáticos e ambientais (Gilbert *et al.*, 2007). Por este motivo, sua presença em folhas fósseis tem sido utilizada como uma ferramenta confiável nas reconstituições paleoclimáticas (Lange, 1978; Phadtare, 1989; Shi *et al.*, 2010).

As folhas de Combretaceae da Formação Fonseca aqui analisadas, embora incompletas, preservam excepcionalmente todas as ordens de nervação além de características do indumento. Neste artigo, é descrita uma nova espécie, possivelmente relacionada à subtribo Terminaliinae e ao gênero moderno *Terminalia*, baseada na arquitetura foliar e indumento. Em adição, fungos epifílicos associados a sua cutícula são igualmente descritos visando contribuir na reconstrução das condições climáticas e ambientais pretéritas do tempo de deposição da Formação Fonseca.

CONTEXTO GEOLÓGICO

Localidade fossilífera, paleoambiente deposicional e idade

O material de estudo foi coletado em exposições ao longo de córregos subsidiários do rio Piracicaba, 1,5 – 2,5 km a noroeste NW do distrito de Fonseca (20°09'21''S e 43°18'44''W), município de Alvinópolis centro-leste de Minas Gerais, Brasil (Fig. 1.1–2). Nesta localidade afloram os depósitos da Formação Fonseca, pertencentes à bacia homônima (Mello *et al.*, 2000).

Em termos estruturais a Bacia de Fonseca é um gráben limitado por falhamentos normais (Sant'Anna *et al.*, 1997), encravado no arcabouço estratigráfico do Quadrilátero Ferri-

fero (Dorr, 1969). Sua origem estaria relacionada ao neotectonismo distensivo e soerguimento crustal que ocorreram em pulsos, do Eoceno ao Mioceno, reativando antigos lineamentos pré-cambrianos e propiciando a sedimentação de bacias intermontanas no sudeste do Brasil (Saad *et al.*, 2005). Terrenos granito-gnáissicos constituem o embasamento arqueano da bacia, ao qual se sobrepõem tanto unidades arqueanas do Supergrupo Rio das Velhas, quanto as proterozóicas do Supergrupo Minas e do Supergrupo Espinhaço (Figura 1.3), que formam os altos topográficos da área de estudo (Dorr, 1969; Sant'Anna *et al.*, 1997).

Originalmente descrita por Maxwell (1972), a Formação Fonseca foi redefinida em termos estratigráficos por Sant'Anna e Schorscher (1997). Litologicamente é constituída por conglomerados, arenitos, argilitos e linhitos, depositados em um sistema fluvial meandrante a que se associam planícies de inundação (Sant'Anna e Schorscher, 1997; Sant'Anna *et al.*, 1997; Maizatto, 2001).

Os níveis fossilíferos da Formação Fonseca, com restos de folhas predominantemente angiospérmicos, foram incluídos na Fácies Linhito por Maizatto (2001), caracterizada por pelitos laminados. Através das análises da associação vertical de fácies e palinológica, e principalmente pela presença da alga verde *Botryococcus braunii*, Maizatto (2001) sugere que a gênese dos linhitos ocorreu em subambientes de lagos formados durante as inundações ocorridas nas áreas de planícies de inundação. Maizatto (2001) ainda confirmou a idade Priaboniano (Eoceno Superior, Biozona *Retibrevitricolpites triangulatus*), proposta por Lima e Salard-Cheboldaeff (1981) para a Formação Fonseca, além de ampliar o intervalo, posicionando o topo da deposição na biozona *Dacrydiu-mites florinii* (Rupeliano, Oligoceno inferior).

A paleoflora da Formação Fonseca e condições paleoclimáticas

O registro megafossilífero da Formação Fonseca revelou importantes assembleias de insetos, peixes e plantas (Gorceix, 1884; Mello *et al.*, 2000). As angiospermas, particularmente, exibem uma diversidade alta, sendo as eudicotiledôneas o grupo mais diverso com impressões e compressões de folhas incompletas, e flores e frutos mais raros (Mello *et al.*, 2000).

Na macroflora destacam-se abundantes folíolos de Fabaceae, especialmente Caesalpinioideae e Mimosoideae (Gorceix, 1884; Berry, 1935), confirmando a tendência observada em estudos tafonômicos atuais, que atestam uma alta representatividade de folíolos nas acumulações de ambientes fluviais de florestas tropicais (Ricardi-Branco *et al.*, 2009).

Estudos anteriores demonstraram ainda a presença de Bigoniaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Meliaceae, Myrsinaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Siparunaceae (Berry, 1935), Menispermaceae (Dolianiti, 1949), Malvaceae (Dolianiti, 1950), Melastomataceae (Duarte, 1956) e Annonaceae (Duarte, 1958). Folhas indeterminadas de Lauraceae e Myrtaceae foram reportadas por Duarte (1956), sendo raras as estruturas reprodutivas (de Malvaceae, Duarte, 1974, e Fabaceae, Oliveira-e-Silva, 1982).

Entre os palinomorfos, Lima e Salard-Cheboldaeff (1981) e Maizatto (2001) reportaram abundantes esporos de fungos e pteridófitas (Anemiaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae e Schizaeaceae) e grãos de pólen de Cycadaceae,

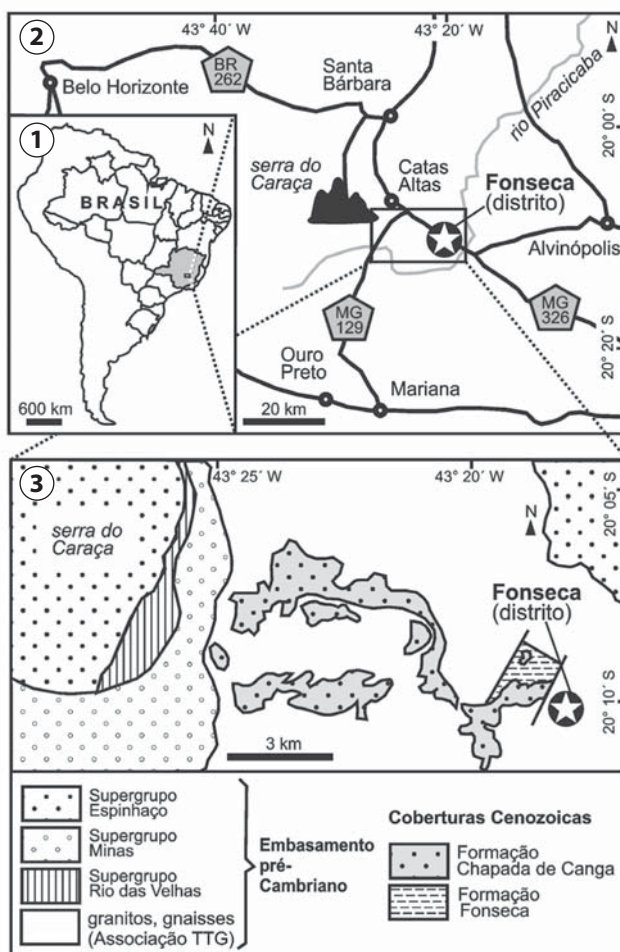


Figura 1. Mapa de localização e contexto geológico da Bacia de Fonseca/ location map and geological context of the Fonseca Basin. **1.** Estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil/ State of Minas Gerais, southeastern Brazil. **2.** Distrito de Fonseca, município de Alvinópolis/ District of Fonseca, municipality of Alvinópolis. **3.** Mapa geológico: rochas pré-Cambrianas (embasamento) e coberturas sedimentares cenozoicas (Formação Fonseca da Bacia de Fonseca, e Formação Chapada de Canga), modificado de Dorr (1969) e Sant'Anna *et al.* (1997)/ Geological map: precambrian rocks (basement) and the cenozoic sedimentary covers (Fonseca Formation of the Fonseca Basin, and the Chapada de Canga Formation), modified from Dorr (1969) and Sant'Anna *et al.* (1997).

Ephedraceae e Podocarpaceae, além de uma alta diversidade de grãos de pólen de angiospermas, representadas por Arecaceae, Asteraceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae (especialmente Caesalpinioideae), Malpighiaceae, Malvaceae (Bombacoideae), Myrtaceae, Sapotaceae, entre outras.

Condições paleoclimáticas tropicais a subtropicais têm sido inferidas por dados paleobotânicos para os depósitos da Formação Fonseca. A abundância de esporos de fungos e pteridófitas, associada aos polens monocolpados (especialmente de Arecaceae: *Arecipites*, *Psilamonocolpites* e *Spinizonocolpites*) e colporados (*Psilastephanocolporites malacanthoides*, Sapotaceae e *Margocolporites vanwijhei*, Caesalpinioideae) corroborariam até o início do Eoceno, um contexto tropical quente e úmido (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto 2001). Uma oscilação climática para condições mais frias seria detectada durante o início do Oligoceno (contexto subtropical) devido à forte presença de polens bissacados de Podocarpaceae (*Dacrydiumites florinii* e *Podocarpidites marwickii*), segundo Maizatto *et al.* (2008).

Neste aspecto, é interessante comentar que a presença de *Dacrydiumites florinii* e *Podocarpidites marwickii*, tem sido assinalada como indicativa das formas modernas de *Dacrydium cupressinum* e *Prumnopitys*, respectivamente (Raine *et al.*, 2008). Estas coníferas são endêmicas da Nova Zelândia e sua ecologia se coaduna com as condições do paleoambiente deposicional da Formação Fonseca no início do Oligoceno. Elementos do dossel de florestas úmidas mistas dominadas por Podocarpaceae (incluindo *Prumnopitys ferruginea*), Cunoniaceae e Nothofagaceae, crescem em planícies periodicamente inundadas pelas cheias dos rios e sob condições de clima frio (Duncan, 1993).

Burnham e Johnson (2004) examinaram preliminarmente o conjunto de folhas “dicotiledôneas” da Formação Fonseca disponíveis na literatura, e constataram que 92% das espécies possuíam margens inteiras, com área foliar média em torno de 3,7 mm². Segundo os parâmetros fisionômicos adotados pelos autores, estes valores predizem uma taxa anual de precipitação ao redor de 1200 mm. Os indicadores taxonômicos e fisionômicos apontariam para a presença de um arquétipo de floresta úmida tropical no sudeste do Brasil durante o Eoceno (Burnham e Johnson, 2004).

As evidências paleobotânicas da Formação Fonseca anteriormente discutidas concordam com o cenário fitogeográfico sul-americano herdado do Paleoceno e do Eoceno, assim como com as reconstruções climáticas para a transição do Eoceno-Oligoceno. Enquanto que as folhas fósseis parecem indicar apenas condições tropicais quentes e úmidas, de

acordo com o limite dos trópicos traçado para a América do Sul no Eoceno por Ziegler *et al.* (2003), os palinomorfos registram também uma importante oscilação climática naquele período.

Conforme Zachos *et al.* (2001), a transição do Eoceno para o Oligoceno caracterizou-se por uma tendência de resfriamento em escala mundial, com declínio das temperaturas e aumento da sazonalidade. Até o final do Eoceno, as paisagens da América do Sul teriam herdado arquétipos de florestas tropicais úmidas, que alcançaram sua maior amplitude geográfica e auge da diversificação evolutiva entre o final do Paleoceno (florestas úmidas neotropicais em terras baixas na Colômbia, Wing *et al.*, 2009) e o Eoceno médio (florestas altamente biodiversas na Patagônia, Wilf *et al.*, 2003, 2005) devido a uma sucessão de episódios de aquecimento máximo global (Zachos *et al.*, 2008).

O resfriamento, por sua vez, teve início com a formação parcial de mantos de gelo na Antártica há ~34-35 Ma (Priaboniano), e após a total abertura da passagem de Drake, no Rupeliano (~32 Ma), cuja intensidade a partir daí, contribuiu para a instalação permanente do gelo na Antártica, com o estabelecimento da Corrente Circumpolar Antártica (Scher e Martin, 2006). Este evento coincide com o soerguimento dos Andes (~30 a 24 Ma) e a formação da corrente fria de Humboldt, levando a instalação de condições menos úmidas até o Mioceno médio. No Brasil e América do Sul, comunidades vegetais indicativas de condições mais secas, como o Cerrado e Caatinga, além de savanas, pradarias e estepes, atingiram seu auge por volta de 15 a 13 Ma (Graham, 2011).

MATERIAIS E MÉTODOS

Embora os fósseis aqui estudados incluam duas lâminas foliares incompletas, sem ápice e base, na parte preservada elas se encontram quase íntegras, preservando detalhes finos da nervação e indumento. As lâminas apresentam, contudo, danos por herbivoriana em forma de perfurações circulares a lobadas (60–70 mm²) e de excisão marginal elíptica (10 mm²). O tipo de preservação mostra uma das metades incarbonizada e a outra guardando a impressão da folha.

As amostras de folhelhos cinza-claro estão depositadas no acervo do Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCTer, DNPM), 9º distrito, Rio de Janeiro, e pertencem à antiga coleção da Divisão de Geologia e Mineralogia (DGM-Pb), do material histórico coletado por A.N. da Cunha e E. Dolianiti, em 1943. Fragmentos com cerca de 5 mm, de material superficial incarbonizado.

nizado, foram mecanicamente extraídos da amostra DGM-0735a-Pb e quimicamente tratados (HF) para obter cutículas. As mesmas foram clareadas (KOH 10%) e montadas em lâmina. Para a análise e documentação foram utilizados estereomicroscópio Carl Zeiss Stemi SV6, com câmera digital acoplada AxioCam MRC 5C, câmera digital OptioPentax e microscópio Carl Zeiss (Laboratório de PaleoHidrogeologia, DGRN, IG, Universidade Estadual de Campinas).

Espécimes depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC, Campinas, Brasil) e aqueles digitalizados preferencialmente de tipos acessados eletronicamente até 11/2010 (Field Museum Neotropical Herbarium, Chicago, USA, <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>; JSTOR Plant Science, <http://plants.jstor.org/> e Herbário do Instituto de Botânica do Estado de São Paulo, <http://www.ibot.sp.gov.br/colecoes/herbario/tipos.htm>), foram examinados para o levantamento dos caracteres na comparação morfológica, além dos dados obtidos através da literatura. Com exceção de *Macropteranthes* F. Muel e de *Dansiea* Byrnes (Lagunculariaceae, endêmicos da Austrália), todos os outros 16 gêneros de Combretaceae foram comparados. Ao todo foram examinadas, em detalhe, lâminas foliares de 100 espécies atuais, devidamente discutidas no Apêndice 1, visando-se contemplar os clados inferidos nos estudos filogenéticos de Maurin *et al.* (2009).

A terminologia geral da arquitetura foliar dicotiledônea está de acordo com os manuais de Dilcher (1974) e Ellis *et al.* (2009). A descrição específica da nervação e de outros caracteres foliares de Combretaceae segue Marquete e Valente (1980, 2005), e quanto ao indumento foliar (tricomos), segue Stace (1965, 1980). A descrição e taxonomia de frutificações de fungos fósseis epifílicos de Microthyriaceae está baseada em Dilcher (1965) e Kalgutkar e Jansonius (2000).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Família COMBRETACEAE R. Brown 1810

Subtribo TERMINALIINAE (DC.) Exell e Stace 1966

Gênero *Terminalia* L. 1767

Espécie tipo. *Terminalia catappa* L. 1767.

Terminalia palaeopubescens

Fanton e Ricardi-Branco sp. nov.

Figura 2.1–5 e Figura 3.1–5

Etimologia. Epíteto faz referência ao indumento na superfície foliar fossilizada (tricomos pontiagudos basalmente dilatados), conferindo aspecto pubescente.

Diagnose específica. Folha simples, lâmina obovada estreita, assimétrica, mesófila e margem inteira. Nervura primária pinada. Nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, conectando-se às supradjacentes por arcos não proeminentes de espessura progressivamente atenuada; alternas, irregularmente espaçadas, ângulos agudos de divergência, entre 60°–70°. Nervura intersecundária quando presente, paralela, uma por área intercostal. Nervuras terciárias percorrente mistas, predominantemente alternas, retas a sinuosas, com ângulos obtusos de divergência, entre 120°–140°. Nervuras de quarta ordem percorrente alternas. Nervuras de quinta ordem em denso retículo poligonal regular, aréolas bem desenvolvidas, pequenas, comumente 4–6 lados. Nervuras de terminação livre, comumente ausentes. Quando presentes, não ramificadas ou uma vez ramificadas. Nervação última marginal arqueada, arcos completos. Tricomos tectores simples, esguios, pontiagudos, com uma base intumescida distinta, eretos a curvados, curtos a longos, frequentes a muito frequentes em aréolas e nervuras, conferindo aspecto pubescente à superfície laminar.

Specific diagnosis. Simple leaf, narrow obovate lamina, asymmetrical, mesophyll, and margin entire. Primary venation pinnate and moderate. Secondary veins camptodromous-brochidodromous which connect to superjacent major secondaries via not prominent marginal loops with gauge progressively attenuate; alternate, irregularly spaced, angle of divergence acute 60°–70°. Intersecondary vein when present, parallel, one per intercostal area. Tertiary veins percurrent mixed predominantly alternate, straight to sinuous course, angle of divergence obtuse 120°–140°. Quaternary veins percurrent alternate. Quaternary veins regular polygonal reticulate, areoles with good development and small size, commonly with 4–6 sides. Freely ending veinlets generally absent, when present, unbranched or one branched. Marginal ultimate venation looped with completed loops. Trichomes simple, slender, pointed, with a distinctive swollen base, erect to curved, short to long, frequent to very frequent in areoles and veins, resulting in pubescent appearance to such surface.

Holótipo. DGM-0735a-Pb, parte (Fig. 2.1–5 e Fig. 3.6–7), e DGM-0735b-Pb, contraparte (Fig. 3.1–5).

Número de espécimes analisados. Dois (parte e contraparte).

Localidade tipo. Distrito de Fonseca, município de Alvinópolis, Estado de Minas Gerais, Brasil.

Horizonte estratigráfico. Linhito com intercalações de siltilito (*sensu* Maizatto, 2001) da Formação Fonseca, Bacia de Fonseca (Priaboniano-Rupeliano).

Repositório. Museu de Ciências da Terra (MCTer), Depar-

tamento Nacional de Produção Mineral (DNPM- 9º distrito), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Descrição. Folha simples, lâmina obovada estreita, assimétrica, com comprimento maior que 153 mm, 86 mm largura máxima, proporção laminar maior que 2:1, área laminar aproximada maior que 9.868 mm², mesófila e margem inteira. Nervura primária pinada, moderada, curvada, espessura 1–0,7 mm. Nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, 0,3–0,5 mm espessura, conectando-se às secundárias supradjacentes através de arcos não proeminentes de espessura progressivamente atenuada, mais de 8 pares, alternas, irregularmente espaçadas, emergindo em ângulos agudos (60°–70°). Nervura intersecundária, quando presente, em número de uma por área intercostal, paralela à nervura secundária. Nervuras terciárias percorrente mistas, predominantemente alternas, de curso reto a sinuoso, emergindo em ângulos obtusos (em relação à nervura primária, 120°–140°), aproximadamente uniformes. Nervuras de quarta ordem percorrente alternas. Nervuras de quinta ordem formando retículo poligonal regular, com aréolas bem desenvolvidas (raramente 3; mais frequentemente 4, 5 ou mais lados) e pequenas (0,20–0,25 mm comprimento). Nervuras de terminação livre, geralmente ausentes (às vezes presentes: não ramificadas ou uma vez ramificadas). Nervação última marginal arqueada, composta por arcos completos provenientes dos arcos das secundárias. Tricomas tectores simples, pontiagudos, com base cônica intumescida (0,01 mm de espessura), curtos a longos (0,10–0,25 mm), comumente isolados, às vezes em tufo de 2–3, eretos ou curvados, frequentes a muito frequentes (10–30/ mm²), distribuídos preferencialmente nas aréolas, contíguos, ou por sobre as nervuras secundárias e menores, conferindo aspecto pubescente à lâmina. Escassos tricomas bibráquiados, com dois pares opostos de braços longos e curvados, 0,15 mm comprimento.

DISCUSSÃO

Afinidades em Combretaceae. A análise conjugada dos caracteres preservados da arquitetura foliar (lâmina e nervação)

e do indumento (tricomas) permitiu sugerir afinidades com Combretaceae à nova espécie fóssil.

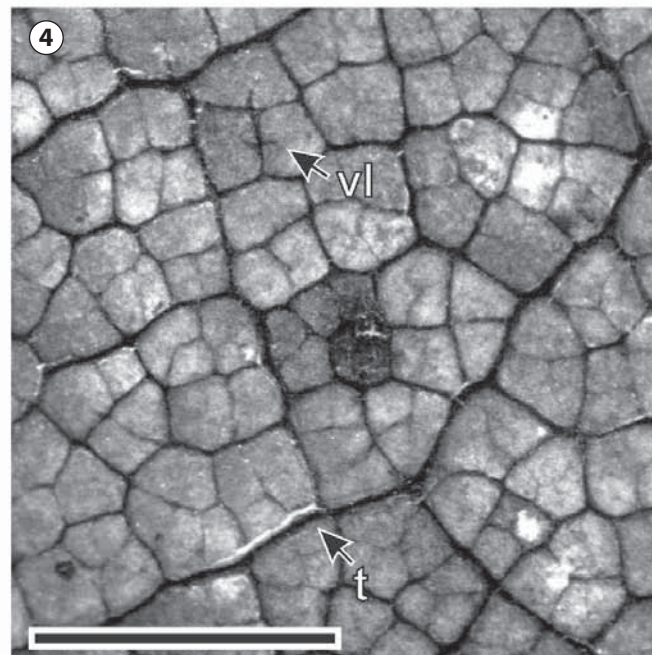
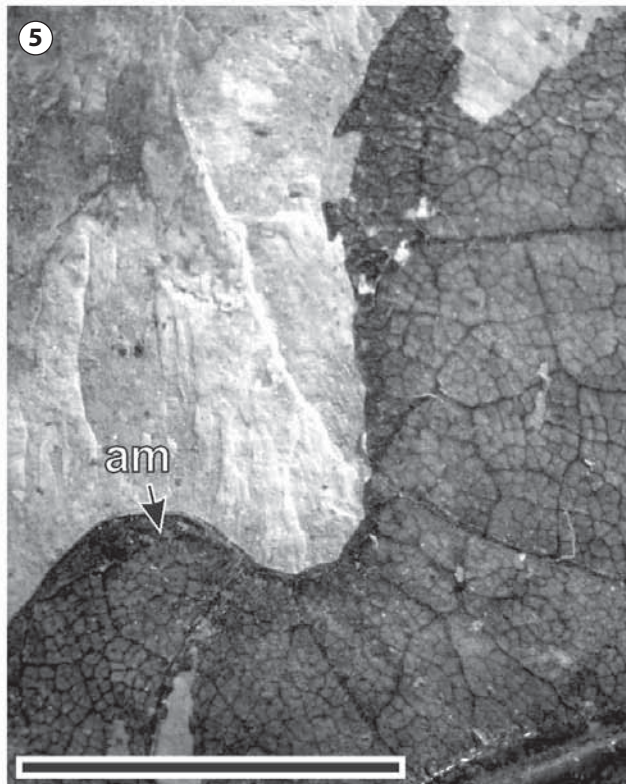
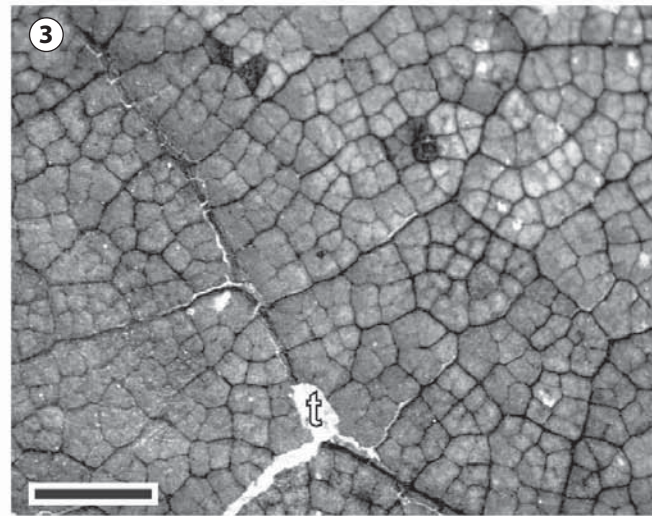
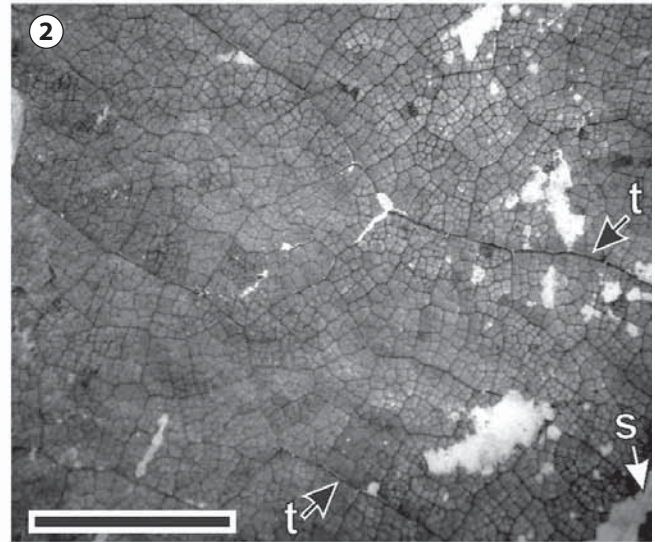
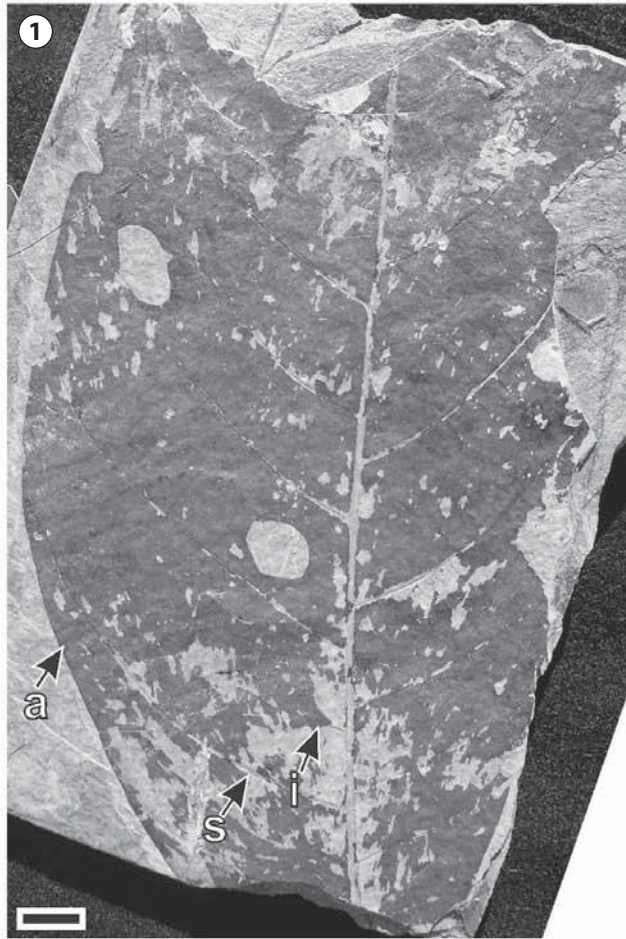
A presença de lâmina simples e inteira, padrão de nervação primária pinada e secundárias camptódromo-broquidódromas (Fig. 2.1), associada a um denso retículo traçado pela nervação de menor calibre (Fig. 2.2–4) e à nervação última marginal arqueada (Fig. 2.5), é amplamente congruente com o que ocorre atualmente em folhas de Combretaceae (Stace, 1965; Marquete e Valente, 1980; Keller, 2004). Em espécies dessa família podem ser reconhecidas gradações da nervação secundária que variam desde a eucamptodromia à broquidodromia (incluindo-se a festonada), sendo que especificamente em *Terminalia*, ocorrem todas as gradações além da craspedodromia (Alwan, 1983; Klucking, 1991, 1995).

A presença de tricomas simples, esguios (0,01 mm espessura) e pontiagudos no indumento e base dilatada (Fig. 3.1–5), aproxima o exemplar fóssil dos tricomas compartimentados diagnósticos de Combretaceae (Stace, 1965; Tilney, 2002), e dá suporte à associação taxonômica. Contudo, este detalhe do compartimento basal do tricoma fóssil só pode ser observado através de estudos anatômicos que não foram possíveis devido a impossibilidade de obter cutículas preservadas.

Na superfície os tricomas encontram-se isolados ou em tufo (Fig. 3.1–2), eretos ou ligeiramente curvados (Fig. 3.3), distribuídos nas aréolas, e próximos ou por sobre as nervuras (Fig. 3.2–4), conferindo aspecto pubescente à lâmina. Embora tricomas pontiagudos e intumescidos na base ocorram adaxialmente em folhas pubescentes de Boraginaceae (e.g., *Cordia*), estes diferem pela base não compartimentada e, sobretudo, por se elevarem em evidentes protuberâncias epidérmicas (Keller, 2004). Em adição, ressalta-se que não foram observados tricomas de natureza glandular (escamas ou glândulas pedunculadas).

Pela limitação da preservação do material, a identificação em Combretaceae está baseada apenas no órgão foliar isolado e incompleto. Infelizmente não estão preservadas outras

Figura 2. Características morfológicas (lâmina e padrão de nervação foliar) de *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Formação Fonseca). Espécime: DGM-0735a-Pb/ morphological characteristics (leaf lamina and venation pattern) of *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Fonseca Formation). Specimen: DGM-0735a-Pb. **1**, lâmina obovada, mesófila, com nervuras secundárias (s) camptódroma-broquidódromas que se conectam às supradjacentes por arcos de espessura atenuada (a), e nervura intersecundária paralela (i), uma por área intercostal (escala = 10 mm)/ lamina obovate, mesophyll, with secondary veins (s) camptodromous-brochidodromous, which connect to superjacent major secondaries via not prominent marginal loops with gauge progressively attenuate (a). Intersecondary vein parallel (i), one per intercostal area. Escala/ scale bar = 10 mm; **2**, Terciárias (t) percorrente predominantemente alternas, em área intercostal da porção média/ tertiary veins (t) percurrent mixed predominantly alternate, in the middle portion of the intercostal area. Escala/ scale bar = 5 mm; **3**, Detalhe da nervação de quarta ordem (próxima ao centro da lâmina) percorrente alterna/ detail of the quaternary vein fabric (near the center of the lamina), with percurrent alternate pattern. Escala/ scale bar = 1 mm; **4**, Detalhe da areolação, com nervação de quinta ordem formando retículo poligonal regular bem desenvolvido. Nervuras de terminação livre geralmente ausentes, quando presentes, não ramificadas (vl) ou uma vez ramificadas/ detail of the areolation: quaternary vein fabric regular polygonal reticulate well developed. Freely ending veinlets mostly absent, when present, unbranched (vl) or with one branch. Escala/ scale bar = 1 mm; **5**, Nervação última marginal arqueada, com arcos marginais (am) completos e sem ramificações/ marginal ultimate venation looped, with completed loops at the margin (am), without branching. Escala/ scale bar = 5 mm.



estruturas vegetativas (tais como a base foliar e pecíolo) que poderiam portar glândulas, ou ainda estruturas reprodutivas (flores e frutos organicamente conectados), que raramente são encontradas no registro fóssil de angiospermas (Wilf, 2008).

Comparações genéricas. Após a comparação com os gêneros modernos de Combretaceae, e levando-se em consideração a presença da lâmina mesófila obovada estreita (Fig. 2.1), nervação secundária camptódroma-broquidódroma (Fig. 2.1) e indumento exclusivamente composto por tricomas compartimentados (Fig. 3.1), optou-se por posicionar a folha fóssil no clado que contém parte da subtribo Terminaliina e dentro do gênero *Terminalia* (no qual está também amalgamado *Buchenavia*, segundo Maurin *et al.*, 2010). As formas foliares modernas mais comparáveis foram as espécies de *Terminalia* (*T. dichotoma* e *T. phaeocarpa*) e de *Buchenavia* (*B. macrophylla*).

A folha exibe ainda os seguintes caracteres morfológicos que podem ocorrer em táxons particulares de Combretaceae e em combinações variadas: (1) em torno de 8 pares de nervuras secundárias alternas, irregularmente espaçadas e divergindo em ângulos de 60°–70° (Fig. 2.1); (2) nervuras terciárias percorrente mistas, em geral alternas, e divergindo em ângulos de 120°–140° (Fig. 2.2); (3) quaternárias percorrente alternas (Fig. 2.2–3); (4) nervuras de quinta ordem em retículo poligonal regular (Fig. 2.3) com areolação bem desenvolvida (aréolas pequenas, ~0,2 mm, comumente tetra, penta ou hexagonais) e nervuras de terminação livre ausentes ou se presentes, não ramificadas (Fig. 2.4); (5) nervação última marginal traçada por arcos completos e regulares (Fig. 2.5).

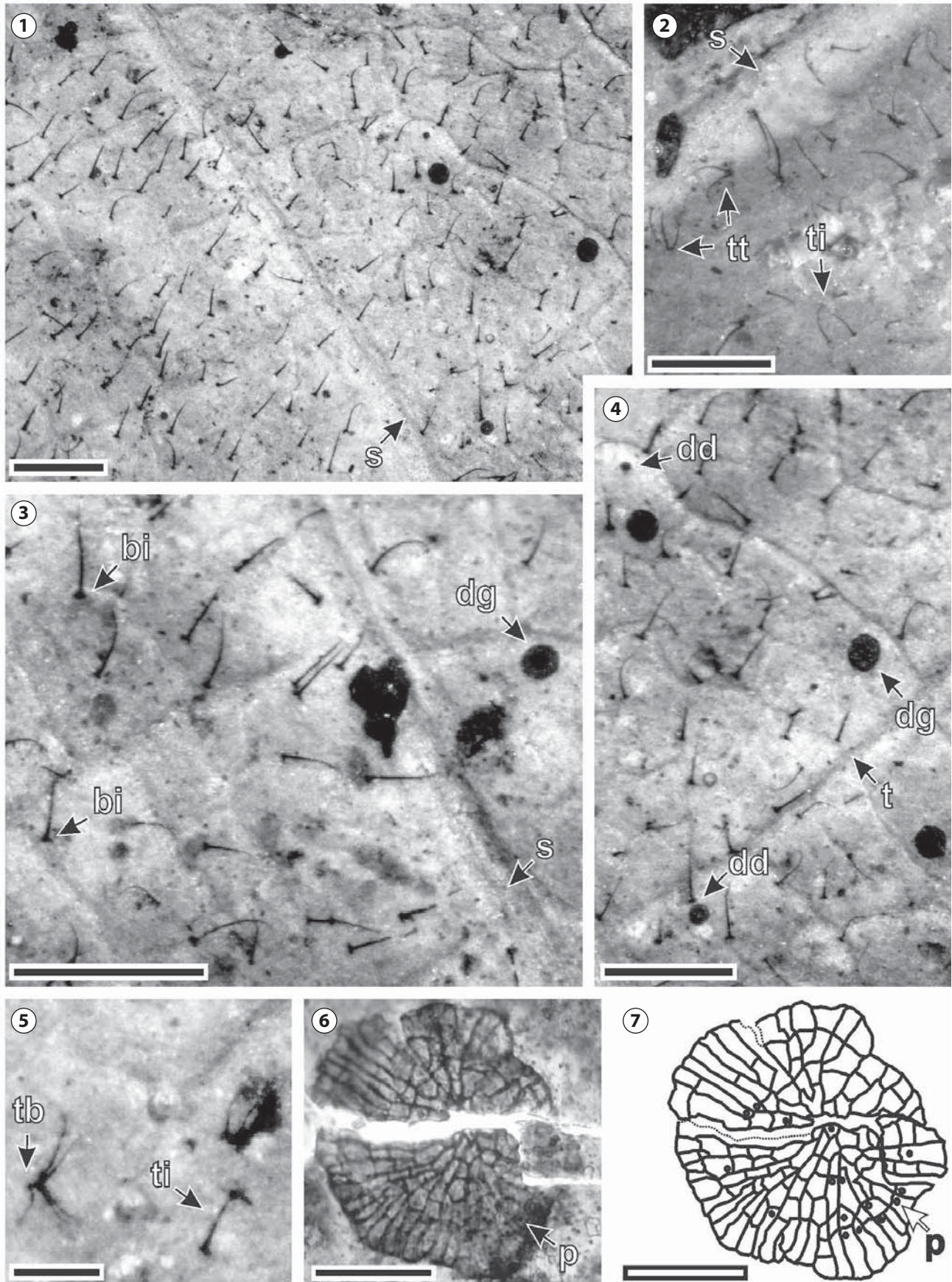
Por compartilhar pontualmente certas características, folhas de *Strephonema mannii* (Strephonematoideae), e de *Getonia floribunda* e *Thilsea paraguayensis* (Combretinae) foram incluídas nesse conjunto comparativo. Finalizando as comparações, folhas fósseis de *Terminalia* foram confrontadas. A Tabela 1 compara os táxons modernos e fósseis sele-

cionados e resume os caracteres foliares discutidos. Em anexo no Apêndice 1, comparações adicionais são apresentadas para descartar a identificação com outros gêneros da família, ou com outras formas dentro de *Terminalia* e de *Buchenavia* (ver Comparações complementares).

***Strephonema Hookerfilii* (Strephonematoideae).** Reunindo três espécies arbóreas endêmicas das florestas úmidas da África Ocidental, este gênero é considerado a linhagem mais basal de Combretaceae (Maurin *et al.*, 2010), e portanto, exibe características morfológicas mais primitivas (Jongkind, 1995). Entre as espécies, *Strephonema manii* Hooker filius. é a que compartilha maior similaridade com a folha fóssil aqui discutida, embora algumas diferenças permitam descartar esta identificação. Mesmo similares no número de pares de nervuras secundárias camptódromas-broquidódromas e dimensões, as folhas de *S. manii* são evidentemente oblongas, os arcos das secundárias (de curvatura pouco proeminente) terminam numa nervura proximamente paralela à margem (perimarginal) e os ângulos das terciárias em relação à primária são quase perpendiculares (Jongkind, 1995 e Tab. 1). Apesar das diferenças, o fóssil parece compartilhar uma particularidade no indumento, de ocorrência rara, típico de Strephonematoideae e representado por um tipo possivelmente aberrante de tricoma, com dois pares opostos de braços longos e curvados (Fig. 3.5, Tab. 1). Neste aspecto assemelha-se aos tricomas bibrachiados observados em folhas jovens de *S. manii*, Jongkind (1995).

***Buchenavia Eichler* (Terminaliinae).** Caracterizado por folhas obovadas a oblanceoladas e portando apenas tricomas compartimentados no indumento (Stace, 2007), o gênero abarca aproximadamente 27 espécies arbóreas e arbustivas nativas da América tropical, com grande diversidade na Bacia Amazônica, mas também representado nas regiões sudeste e sul do Brasil (Marquete e Valente, 2010). Confirmando a proximidade filogenética de *Buchenavia* ao gênero *Termi-*

Figura 3. Características do indumento (superfície foliar) de *Terminalia palaeopubescens* nov. sp. (Formação Fonseca) e discos de fungos epifílicos associados. Espécimes: DGM-0735b-Pb (1-5), DGM-0735a-Pb (6-7)/ *indumentum characteristics (leaf surface) of Terminalia palaeopubescens sp. nov. (Fonseca Formation) and epiphyllous fungi disks associated. Specimens: DGM-0735b-Pb (1-5), DGM-0735a-Pb (6-7).* **1,** porção média da lâmina: tricomas esguios e pontiagudos frequentes em aréolas e internervuras (aspecto pubescente), e próximos à secundária (**s**); e discos de tamanho variável/ *lamina middle portion: slender and pointed trichomes commonly frequent in areoles and interveins (pubescent appearance), near the secondary vein (s); and disks of variable size*; **2,** porção distal da lâmina: tricomas isolados (**ti**) ou arranjados em tufo (**tt**) recobrimo a nervura secundária (**s**)/ *lamina distal portion: isolated trichomes (ti) or arranged in tufts (tt) covering the secondary vein (s)*; **3,** detalhe de tricomas com base intumescida (**bi**); detalhe de um disco de fungo epifílico grande (**dg**), com zona central e marginal delimitada/ *detail of trichomes with a distinctive swollen base (bi); detail of a large epiphyllous fungi disk (dg) with central and marginal zones*; **4,** detalhe da distribuição de discos: diminutos (**dd**) e frequentes a grandes (**dg**) e esparsos, próximos à nervura terciária (**t**)/ *detail of the disks distribution: minute (dd) and frequent to large (dg) and sparse, near the tertiary vein (t)*; **5,** Porção proximal da lâmina: tricomas bibrachiados (**tb**) e tricoma simples isolado (**ti**)/ *lamina proximal portion: two-armed trichomes (tb) and an isolated simple trichome (ti)*; **6,** Vista superficial de ascoma preservado na cutícula: *Callimothallus pertusus* (Microthyriaceae), portador de poros celulares proximais (**p**)/ *surface view of a preserved ascoma in the cuticle: Callimothallus pertusus (Microthyriaceae), with proximal cellular pores (p)*; **7,** Esquema da figura anterior/ *previous figure drawing*. Escalas/ *Scale bars* = 0,5 mm (exceto em/ *except in* 5 = 0,15 mm, e 6-7 = 40 µm)



nalia, o estudo molecular de Maurin *et al.* (2010) indicou que o primeiro deve ser incorporado dentro de *Terminalia*.

Dentre as espécies do gênero, *Buchnavia macrophylla* Eichler é a que porta folhas mais comparáveis ao fóssil na forma obovada, dimensão mesófila e largura máxima similares, 8–10 pares de nervuras secundárias camptódromas-broquidódromas irregularmente espaçados, ângulo obtuso das nervuras terciárias em relação à primária, e indumento pubescente na nervação e lâmina são amplamente compartilhados com o fóssil (Tabela 1). Entretanto, o padrão terciário percorrente oposto a reticulado inconspícuo, e o desenvolvimento areolar no geral moderado (Marquete e Va-

lente, 2005), são diferentes do padrão alternado e do bom desenvolvimento areolar no fóssil, levando a rejeição desta associação.

***Terminalia* L. (Terminaliinae).** Com folhas apresentando ampla variedade de formas (elíptica, oblonga, orbicular a obovada) e nervação, margens inteiras a denteadas, domácias ausentes na grande maioria das espécies (se presentes, situadas nas axilas das nervuras secundárias), além do indumento formado exclusivamente por tricomas compartimentados (Stace, 1980), *Terminalia* compreende cerca de 150 espécies distribuídas na Ásia, Austrália, África (Madagascar) e Américas (Stace,

TABELA 1 - Comparação da arquitetura e indumento foliar entre o fóssil do presente estudo e espécies de Combretaceae selecionadas/ Comparison of leaf indumentum-architecture between fossils studied herein and selected species of Combretaceae.

Espécies/ Caracteres (mm, mm2)	Lâmina foliar		Nervação secundária		Nervação terciária	Desenv. areolar / Indumento foliar (tricomas)
	Forma / Área aprox.	Comp. X Larg.	Nº de pares	Padrão/ Espaçamento		
S. mannii (Jongkind, 1995)	oblonga/ mesófila- macrófila	150(300) X 50(90)	7 a 15	broquidódromo- camptódromo, veia perimarginal/ irregular	percorrente predomin. oposto (semi-paralelas)	moderado/ glabro (exceto tricomas bibráquiados quando jovem)
B. macrophylla (Marquete e Valente, 2005)	obovada- subelíptica/ mesófila- macrófila	130(350) X 55(140)	(6)8 a 10	camptódromo distalmente broquidódromo/ irregular	reticulado irregular a percorrente oposto	moderado a bom/ esparsos tricomas compartimentados (adaxial); pubescente nas nervuras (abaxial) bom (?)
T. dichotoma (Stace e Alwan, 1998)	elíptica- obovada/ mesófila	110(220) X 80(100)	8 a 12	camptódromo/ irregular	percorrente misto alternado e oposto	
G. floribunda (Jie e Turland, 2007)	elíptica- ovada/ mesófila	150 X 70	5 a 8(10)	eucamptódromo/ irregular	percorrente alternado	moderado a bom/ densamente piloso e escamas (abaxial); glabro (adaxial, exceto em nervuras)
T. paraguariensis (Stace, 1968)	elíptica- oblonga/ mesófila	90(180) X 50(75)	5 a 7	camptódromo distalmente broquidódromo/ irregular	percorrente oposto	moderado a bom/ tricomas escamiformes conferindo aspecto lepidoto (abaxial) bom/(?)
T. maxima† (Berry, 1935)	elíptica- obovada/ macrófila	280 X 130	>15	camptódromo- ramos distais/ irregular	indistinto	
T. palaeocatappa† (Joshi <i>et al.</i> , 2003)	obovada/ mesófila	>130 X 85(95)	12	eucamptódromo- ramos distais ou bifurcações/ irregular	percorrente alternado	bom/ glabro em ambas as faces
T. palaeopubescens† (presente estudo)	obovada/ mesófila	>153 X 86	>8	camptódromo- broquidódromo/ irregular	percorrente alternado	bom/ tricomas simples, agudos, com base dilatada, escassos tricomas bibráquiados

(†) espécies fósseis (extintas); (*) área aproximada calculada = $0,75 \times \text{comprimento máximo} \times \text{largura máxima}$; (?) Caractere não preservado (ausente) ou não informado pelo autor.

2007). Aproximadamente 33 delas ocorrem no Neotrópico (Stace, 2004), 29 das quais no Brasil, onde 15 são espécies endêmicas (Marquete e Valente, 2010). Segundo Maurin *et al.* (2010) o gênero é polifilético, contendo *Anogeissus*, *Bucida*, *Pteleopsis* e *Buchenavia* (ver Comparações e Apêndice 1).

Das 55 espécies de *Terminalia* aqui analisadas, representativas de distintos continentes (Apêndice 1), particularmente as neotropicais, *Terminalia dichotoma* E.Mey. (Tab. 1) e *T. phaeocarpa* Eichler foram as que exibiram maiores similaridades com a lâmina fóssil.

Ambas apresentam folhas mesófilas obovadas (também elípticas estreitas para *T. dichotoma*, ou ainda oblanceoladas, no caso de *T. phaeocarpa*), portadoras de 8–12 pares de nervuras secundárias camptódromas (distalmente broquidódromas para *T. phaeocarpa*, exclusivamente camptódromas para *T. dichotoma*), e bom desenvolvimento areolar, características que são amplamente compartilhadas com o fóssil. Contudo, *T. dichotoma* diverge quanto aos ângulos menos obtusos (quase perpendiculares em relação à nervura média) das terciárias (Tab. 1), enquanto que *T. phaeocarpa* difere pelas áreas intercostais no geral estreitas e paralelas, pela nervação terciária percorrente predominantemente oposta, além da nervação marginal irregularmente festonada muito desenvolvida (espécimes digitalizados; Stace e Alwan, 1998), particularidades não verificadas na nervação fóssil preservada.

Gêneros em Combretinae. Assim como em Terminaliinae, os membros de Combretinae caracterizam-se pela ampla variedade morfológica foliar, mas se diferenciam daquela subtribo pela presença obrigatória de tricomas glandulares no indumento (escamas e/ ou glândulas pedunculadas, associados aos tricomas compartimentados (Stace, 1980, 2007). Assim, pode-se excluir a possibilidade de afinidade da folha fóssil com as espécies atuais dos gêneros *Getonia* Roxb. (incluindo o sinônimo *Calycopteris* Lam.), *Guiera* Adans. ex Juss., *Combretum* Loeff. (com os sinônimos *Calopyxis* Tul., *Meiostemon* Exell e Stace, e *Quisqualis* L.) e *Thilao* Eichler, pela ausência de tricomas glandulares no indumento fóssil. Mesmo com essa notável diferença no indumento, a folha fóssil ainda assim compartilha importantes características arquiteturas com *Getonia* e *Thilao*, gêneros que coincidentemente formam os clados mais basais da subtribo Combretinae (Maurin *et al.*, 2010). Por exemplo, a folha de *Getonia floribunda* Roxb., do sudeste Asiático, é mesófila e com até uma dezena de pares de nervuras secundárias, irregularmente espaçadas e predominantemente camptódromas. Mesmo compartilhando as nervuras terciárias percorrentes (predo-

minantemente alternas e que emergem em ângulos obtusos), diverge pela forma elíptica a ovada, desenvolvimento areolar em geral moderado e, especialmente, pela presença abundante de tricomas escamiformes junto aos compartimentados no indumento (Jie e Turland, 2007; Tab. 1).

Diferentemente do fóssil as folhas do gênero *Thilao* (reunindo três espécies de arvoretas, arbustos ou lianas, endêmicas da América do Sul tropical) são elípticas a oblongas e completamente glabras no que se refere aos tricomas compartimentados, e a presença de formas glandulares de tricomas (Stace, 1968). Contudo, *Thilao paraguayensis* Eichl. (Tab. 1) converge com o fóssil quanto ao tamanho mesófilo e pela nervação secundária camptódroma distalmente broquidódroma, opondo-se pelo número inferior de pares de secundárias (até 7), além da nervação terciária percorrente oposta (Stace e Alwan, 1998).

Comparações com formas fósseis de *Terminalia*

Várias espécies de folhas fósseis assinaladas a *Terminalia* são conhecidas para localidades paleógenas e neógenas, especialmente na Ásia (Lakhanpal e Awasthi, 1992; Awasthi e Mehrotra, 1995; Tiwari e Mehrotra, 2002; Joshi *et al.*, 2003) e nas Américas (Berry, 1916; 1926; 1935), não tendo sido encontrado registro de folhas atribuídas a *Buchenavia*.

A comparação feita com as espécies fósseis de *Terminalia* mostra que *Terminalia palaeopubescens*, a nova forma aqui descrita, compartilha a forma obovada, o tamanho (mesófilo), e as nervuras secundárias geralmente camptódromas. Contrasta, contudo, por certas particularidades da nervação e indumento, diferenças suficientes para distingui-la das espécies já conhecidas na literatura.

Terminalia maxima Berry, por exemplo, também proveniente da Formação Fonseca, diverge pela forma elíptica a ligeiramente obovada, tamanho macrófilo, e, sobretudo, pelo grande número (mais de 15) de pares de nervuras secundárias camptódromas regularmente espaçadas e portadoras de ramos distais exmediais (Berry, 1935; Tab. 1) Maiores comparações da nervação (ou indumento) não foram possíveis já que, pela preservação limitada, a descrição de *T. maxima* Berry não ultrapassou a segunda ordem de nervação.

Entre as morfoespécies descritas para a América do Norte destacam-se *Terminalia lesleyana* (Lesquereux) Berry e *T. phaeocarpoides* Berry, respectivamente de depósitos eocênicos do Grupo Wilcox e Grupo Claiborne, sul dos Estados Unidos (Berry, 1916, 1926). A espécie possui folhas inteiras, similares na forma obovada, dimensão mesófila, e por portar 9 a 11 pares de nervuras secundárias camptódromas a bro-

quidódromas (na porção média). Mas embora coincidentes em tamanho, possui menor largura (não excedendo 68 mm) e áreas intercostais muito amplas, com uma nervura intersecundária de curso proximal reto e praticamente perpendicular à nervura média. Estes aspectos são distintos da largura e da nervura intersecundária paralela (quando presente) observadas no presente estudo. *Terminalia hilgardiana* (Lesquerex) Berry, por sua vez, também do Eoceno do Grupo Wilcox, possui dimensão mesófila semelhante (até 100 mm de largura), mas contrasta na forma oblongo-obovada, margem irregularmente ondulada, pelos quase 20 pares de nervuras secundárias somente camptódromas, além da nervação terciária percorrente predominantemente oposta (Berry, 1916).

Dentre as formas fósseis asiáticas, as folhas elípticas de *Terminalia palaeochebula* Awasthi e Prasad (depósitos eocênicos do Grupo Siwalik, Nepal e oligocenos do Grupo Barail, Makum Coalfield, Índia) e as folhas obovadas estreitas de *T. obovata* Awasthi et Mehrotra (Oligoceno do Grupo Barail, Índia) convergem com o fóssil nos 9 pares de nervuras secundárias e terciárias percorrentes, predominantemente alternadas. Divergem, contudo, pela nervação secundária apenas eucamptódroma, lâmina simétrica e inteira (mas com margens ligeiramente onduladas), notófila (até 47 mm, largura máxima). *Terminalia panandbroensis* Lakhanpal e Guleria, também dos depósitos paleógenos do Grupo Siwalik e Barail, embora mesófila (mesma largura laminar) e com quase dez pares de secundárias, se distingue pela lâmina elíptica a suborbiculada, simétrica, e com nervuras eucamptódromas em ângulos muito agudos a retos (Awasthi e Mehrotra, 1995).

Entre as folhas da Ásia, as que mais se assemelham são as atribuídas a *Terminalia palaeocatappa* Awasthi e Mehrotra, do Paleógeno e Neógeno do Grupo Siwalik e Barail da Índia. Sua folha mesófila obovada estreita, com até 12 pares de nervuras secundárias, e areolação bem desenvolvida, é muito comparável à folha do presente estudo (Tab. 1). Porém, conforme a descrição de Awasthi e Mehrotra (1995), a lâmina de *T. palaeocatappa* é simétrica e portadora de ramos distais ou bifurcações partindo das secundárias, características consideradas como chave para sua relação com a atual *T. catappa*. Além disto, análise cuticulares (Joshi et al., 2003) mostram que as folhas de *T. palaeocatappa* são glabras em ambas as faces (sem tricomas compartimentados), diferindo do indumento aqui observado (Tab. 1).

DISCOS NA SUPERFÍCIE FOLIAR FÓSSIL (FUNGOS EPIFÍLICOS)

Estruturas circulares observadas previamente na superfi-

cie foliar do mesmo espécime aqui analisado (DGM-0735b-Pb) foram equivocadamente interpretadas por Fanton et al. (2009), como escamas (tricomas glandulares), semelhantes aos encontrados atualmente no indumento da subtribo Combretinae. Para tanto, haviam se baseado na aparente semelhança da forma, dimensão, arranjo celular radial, e delimitação de zonas marginal e central nos discos, além da ocorrência superficial junto aos tricomas simples. Tais discos preservados no fóssil são aqui reavaliados como resquícios de fungos epifílicos.

Padrão de infecção foliar.

Os discos profusamente preservados na superfície foliar do espécime DGM-0735b-Pb de *Terminalia palaeopubescens* são circulares, de coloração marrom escuro a acastanhada (Fig. 3.1, 3.3–4), apresentando duas zonas celulares delimitadas (central e marginal, visualizadas em discos de maior diâmetro, Fig. 3.3–4). Distribuem-se aleatoriamente nas aréolas e entre as nervuras, ou muito próximos de nervuras menores, em alguns casos diminutos (0,05–0,08 mm diâmetro) e frequentes (10–15/ mm²), em outros, grandes (0,11–0,13 mm diâmetro) e esparsos (2–3/ mm²; Figuras 3.1, 3.3–4). O presente estudo não foi capaz de distinguir qual face foliar foi colonizada.

Após o tratamento químico para a obtenção de cutículas, com exceção de esporos de fungos aderidos às mesmas, os únicos resquícios que persistiram foram os discos de Microthyriaceae, embora em número reduzido e em estado comprometido, não estando preservadas outras estruturas epidérmicas nas cutículas, como as bases de tricoma, estômatos, células epidérmicas. A morfologia do disco é dada a seguir.

Reino **FUNGI** Moore 1980

Filo **ASCOMYCOTA** Caval.-Sm. 1998

Família **MICROTHYRIACEAE** Sacc. 1883

Gênero **Callimothallus** Dilcher 1965

Espécie tipo. *Callimothallus pertusus* Dilcher, 1965

Callimothallus pertusus Dilcher, 1965

Figura 3.6–7

Descrição. Corpo de frutificação em formato discoide (escudo), subcircular, mais ou menos centro-simétrico, achatado, de coloração acastanhada, composto de hifas radialmente arrançadas, com margem inteira e conspicuamente irregular, 80 µm de diâmetro, não ostiolado, proximalmente porado em

várias células centrais e periféricas, poros 1,5–2,0 µm (diâmetro). Divisões celulares tangenciais e radiais pouco regulares, sem formar anéis concêntricos regulares e definidos. Paredes celulares 1–1,5 µm (espessura). Células centrais poligonais, mais ou menos isodiamétricas, irregularmente arranjadas, 4–6 µm (diâmetro). Células periféricas sub-retangulares e no geral alongadas, 7–14 µm (comprimento) por 3–5 µm (largura).

DISCUSSÃO

Com base na morfologia descrita pode-se atribuir a estrutura discóide, com células radialmente arranjadas (Fig. 3.6–7), a um corpo de frutificação microtiriode (Dilcher, 1965; Germeraad, 1979). Taxonomicamente, este ascoma é assinalado a *Callimothallus*, sendo muito afim da espécie *C. pertusus* (Dilcher, 1965), na forma subcircular, achatamento, presença de uma margem inteira (mas irregular) e dos vários poros celulares de posição proximal, além da ausência de ostíolos, processos ou setas (Fig. 3.6–7). Devido ao diâmetro reduzido (80 µm), baixa complexidade na divisão celular e pelo número inferior de poros celulares, diferente dos discos maduros, com diâmetro superior a 100 µm, o espécime pode corresponder a um estágio jovem do ascoma (Dilcher, 1965). Outra evidência para sua associação a *Callimothallus* é o padrão de infecção profuso, típico do gênero, com muitos discos de tamanho variável e em vários estágios de maturidade, que colonizam a superfície foliar, características já reportadas na literatura, como por exemplo, nas folhas de *Diospyros*, Ebenaceae, do Mioceno da Índia (Phadtare, 1989).

Em adição, o disco pode ser comparado também quanto ao formato, arranjo radial e dimensões celulares, a *Phragmothyrites* Edwards *emend* Kalgutkar e Jansonius (Microthyriaceae). Difere, contudo, pela presença de poros celulares. Discos isolados em análises palinológicas da Formação Fonseca já foram atribuídos à espécie *Phragmothyrites eocenica* (Edwards) Karl e Saxena por Maizatto (2001).

IMPLICAÇÕES E CONCLUSÕES

Diversidade e abundância de fungos epifílicos na Formação Fonseca

Embora a diversidade de fungos epifolares na cutícula de *Terminalia palaeopubescens* esteja restrita à detecção de discos de *Callimothallus pertusus*, é impossível avaliar se esta diversidade restrita é resultado da destruição de outras formas, mais vulneráveis ao processamento químico realizado para a obtenção de cutículas. Possivelmente, tanto a abundância física, quanto a diversidade taxonômica dos fungos na Formação Fonseca deveria ser mais alta, dado o crescente número

de folhas profusamente colonizadas por discos possivelmente microtirioides, como nas lâminas foliares de Combretaceae reportadas por Fanton *et al.* (2009). Apenas Maizatto (2001) havia reportado discos isolados de *Phragmothyrites eocenica* em amostras palinológicas, o que tende a dar suporte a uma alta diversidade da micoflora epifoliar na Formação Fonseca. Não havia, até o momento, qualquer registro na literatura da Bacia de Fonseca a respeito do padrão de infecção superficial de fungos epifílicos de Microthyriaceae, denotando que mais estudos são necessários.

FUNGOS EPIFÍLICOS E INDICADORES PALEOCLIMÁTICOS

Atualmente é comum, em ambientes tipicamente quentes e úmidos (tropicais a subtropicais), uma proeminente micoflora foliar associada à vegetação, dada a influência que possuem sobre a ocorrência e distribuição ecológica desses fungos epifolares, a variação térmica e pluviométrica, associada às altas temperaturas médias, que favorece a proliferação desses organismos (Givnish, 1999; Gilbert *et al.*, 2007).

Microthyriaceae, Micropeltidaceae e Chaetothyriaceae representam famílias de fungos dominantes na colonização de plantas hospedeiras em florestas pluviais tropicais perenes de várias localidades da América Central e Austrália (Gilbert *et al.*, 1997, 2007), México (García-Guzmán e Dirzo, 2001) e Madagascar (Heatwole *et al.*, 2009), sob condições climáticas caracterizadas por, respectivamente, médias anuais de precipitação e de temperatura superiores a 3.000 mm e 20 °C.

Estudos comparativos entre fungos fósseis de Microthyriaceae e a distribuição ecológica de seus equivalentes atuais, especialmente os calimotaloides, permitiram a inferência de condições climáticas similares para os paleohabitats, como por exemplo, foi apontado por Lange (1978) na Austrália, com estimativas de precipitação média anual de 3.800 mm, e para a Índia (Phadtare, 1989). A ocorrência epifoliar e abundância de discos de *Callimothallus*, e de outros fungos fósseis em Microthyriaceae, claramente suportam interpretações paleoambientais quentes e úmidas. Dessa forma, os resultados aqui obtidos possibilitam inferir condições térmicas quentes e alta pluviosidade para o tempo de deposição da Formação Fonseca, de acordo com as inferências paleobotânicas anteriormente publicadas.

CONSIDERAÇÕES TAFONÔMICAS E DO PALEOAMBIENTE DEPOSICIONAL

O estado de preservação das lâminas foliares da Formação Fonseca indica, de forma geral, uma origem parautócto-

ne dos restos fósseis, cuja acumulação derivou da uma formação florestal que habitava áreas próximas. Tal aspecto é evidente a partir dos dados obtidos nas folhas dono presente estudo, onde detalhes da nervação, do indumento e estruturas de colonização por fungos epifílicos foram mantidas e excepcionalmente preservadas.

Aspectos sedimentológicos da Formação Fonseca, tais como o expressivo pacote de rochas sedimentares de grão fino (camadas de siltitos com espessuras milimétricas), associado com a deposição de sedimentitos na planície de inundação, podem também ter contribuído para esta boa preservação e comprova o limitado transporte dos restos foliares.

Considerações taxonômicas e fisionômicas da paleoflora da Formação Fonseca

O atual domínio fitogeográfico da Mata Atlântica se estende paralelo à costa Atlântica do Brasil, com florestas úmidas ombrófilas a semi-decíduas. Floristicamente, seu compartimento arbóreo é caracterizado pelas famílias Myrtaceae, Melastomataceae, Fabaceae (especialmente Caesalpinoideae e Mimosoideae), Rubiaceae, Lauraceae e Euphorbiaceae, consideradas típicas devido à presença de um grande número de espécies. Outras famílias, tais como Annonaceae, Meliaceae, Sapindaceae, Malvaceae, Myrsinaceae e Bignoniaceae apresentam menor diversidade, mas são componentes arbóreos representativos das florestas Atlânticas do Sudeste (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Dados paleobotânicos revelam que tais famílias ocorrem amplamente no registro da Paleoflora Fonseca, preservadas como folhas, frutos e grãos de pólen. Isto sugere fortemente a presença de um arquétipo de floresta tropical úmida no Sudeste do Brasil já no Eoceno, conforme inferido por Burnham e Johnson (2004). Este arquétipo de floresta úmida foi muito similar em termos de composição florística, e possivelmente, foi precursor da atual Mata Atlântica. As Combretaceae, por outro lado, embora menos abundantes no estrato arbóreo de florestas Atlânticas do Sudeste e mais comum no Cerrado (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), concentram boa parte de sua diversidade na Mata Atlântica, com 34 das 78 espécies nativas no Brasil, das quais são endêmicas. Sua distribuição neste bioma é apenas superada pelo domínio da Amazônia (Marquete e Valente, 2010).

Terminalia dichotoma, da Amazônia brasileira, Colômbia e Guiana Venezuelana e da Mata Atlântica do nordeste e sudeste brasileiro, e *T. phaeocarpa*, endêmica da Amazônia e Cerrado do Brasil, nas regiões norte e nordeste, centro-oeste e sudeste (Marquete e Valente, 2010), com folhas fisionomicamente análogas a *Terminalia palaeopubescens*, podem habitar respec-

tivamente, matas semi-decíduas da bacia do rio Doce, em Minas Gerais (Oliveira-Filho *et al.*, 2005), e florestas úmidas de galeria e/ou áreas inundáveis ao longo da bacia do rio Amazonas (Stace e Alwan, 1998). *Buchenavia macrophylla*, também muito comparável ao fóssil, ocorre em florestas de campinarana sob solo arenoso na Amazônia (Marquete e Valente, 2005).

Bancos marginais de rios e planícies sazonalmente inundáveis, ambientes aos quais estão associadas florestas ripárias hoje habitadas pelas espécies de *Terminalia* e *Buchenavia* comparadas, correspondem também aos prováveis paleoambientes deposicionais da Formação Fonseca. Ecologicamente, o hábito ripário é amplamente verificado em espécies atuais de *Terminalia* (como *T. dichotoma* e *T. phaeocarpa*) e em todas as espécies de *Buchenavia*, já que seus frutos com pericarpos suculentos são secundariamente dispersos pela água dos rios (Stace, 2004).

A análise conjunta das evidências aqui aportadas, tais como a presença de fungos epifolares e a diversidade de folhas angiospérmicas da Formação Fonseca (incluindo Combretaceae), aliada aos aspectos fisionômicos e condições de preservação, permite inferir a presença de uma floresta ripária densa durante o tempo de deposição da Formação Fonseca (transição Eoceno-Oligoceno) no Sudeste do Brasil.

AGRADECIMENTOS

Pela colaboração institucional agradecemos ao Instituto de Geociências (UNICAMP, SP) e Museu de Ciências da Terra, 9º DNPM, RJ. Às paleontólogas Rita C.T. Cassab e Marise S.S. de Carvalho, pelo acesso à coleção do MCTer (DNPM). Ao Dr. Washington M. Ferreira (curador) e Livia Cordi (técnica) do Herbário UEC (Campinas, SP) pela ajuda com o material comparativo e bibliografia. Aos revisores da revista *Ameghiniana*, aos botânicos Drs. Ricardo J.F. Garcia (Herbário PMSP, São Paulo) e Nilda Marquete F. da Silva (Jardim Botânico do Rio de Janeiro), e ao geólogo Dr. José R. Maizatto (CENPES, PETROBRÁS) pelas valiosas contribuições no aprimoramento do manuscrito. Este trabalho é parte da tese de Doutorado de J.C.M. Fanton, com bolsa financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP n° 07/04489-3). Contribuição ao projeto auxílio-pesquisa FAPESP n° 07/03449-8, "As paleofloras Fonseca & Gandarela revisitadas: Paleógeno do Sudeste Brasileiro".

REFERÊNCIAS

- Alwan, A.R.A. 1983. [The taxonomy of *Terminalia* (Combretaceae) and related genera. Ph. D. Thesis, University of Leicester, United Kingdom, 353 p. inedita]
- Awasthi, N. e Mehrotra, R.C. 1995. Oligocene flora from Makum Coalfield, Assam, India. *Palaeobotanist* 44: 157–188.
- Bell, C.D., Soltis, D.E. e Soltis, P.S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97: 1296–1303.
- Berry, E.W. 1916. The lower Eocene floras of Southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Papers* 91: 1–467.
- Berry, E.W. 1922. The flora of the Concepción-Arauco coal measures of Chile. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 4: 73–144.

- Berry, E.W. 1924. The Middle and Upper Eocene Floras of Southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Papers* 92: 1–206.
- Berry, E.W. 1926. *Terminalia* in the Lower Eocene of Southeastern North America. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:59–65.
- Berry, E.W. 1930. Revision of the Lower Eocene Wilcox Flora of the Southern States, with descriptions of new species, chiefly from Tennessee and Kentucky. *United States Geological Survey Professional Papers* 156:1–196.
- Berry, E.W. 1935. Tertiary plants from Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 75: 565–590.
- Berry, E.W. 1936. Tertiary plants from Venezuela. *Proceedings United States National Museum* 83: 355–360.
- Berry, E.W. 1937. The Parinas sandstones of Northwestern Peru. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 12: 99–106.
- Berry, E.W. 1939. The fossil Flora of Potosi, Bolivia. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 13: 9–67.
- Burnham, R.J. e Johnson, K.R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences* 359: 1595–1610.
- Dilcher, D.L. 1963. Eocene epiphyllous fungi. *Science* 142: 667–669.
- Dilcher, D.L. 1965. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in Western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B* 116: 1–54.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperms leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1–158.
- Dolianiti, E. 1949. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 1. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 21: 239–244.
- Dolianiti, E. 1950. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 2. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 303–306.
- Dorr, J.V.N. 1969. Physiographic, stratigraphic and structural development of the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brazil. *United States Geological Survey Professional Papers* 641-A: 1–110.
- Duarte, L. 1956. Melastomataceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 161: 7–32.
- Duarte, L. 1958. Annonaceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 178: 733.
- Duarte, L. 1974. Sobre uma Flor de Bombacaceae, da Bacia Terciária de Fonseca, MG. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 46: 407–411.
- Duncan, R.P. 1993. Flood disturbance and coexistence of species in a lowland Podocarp forest, South Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81: 403–416.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. e Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. The New York Botanical Garden Press, Cornell University Press. New York, 190 p.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F.S., Garcia, R.J.F. e Silva, A.M. 2009. Combretáceas fósseis da Bacia de Fonseca (Eoceno do Sudeste Brasileiro): evidências morfológicas e anatômicas. *21º Congresso Brasileiro de Paleontologia (Belém)*, Livro de Resumos 1: 82–83.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. e Crane, P.R. 1992. *Esgueiria* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biologiske Skrifter* 41: 1–45.
- García-Guzmán, G. e Dirzo, R. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rainforest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* 88: 634–645.
- Germeraad, J.H. 1979. Fossil remains of fungi, algae and other organisms from Jamaica. *Scripta Geologica* 52: 1–39.
- Gilbert, G.S., Reynolds, D.R. e Bethancourt, A. 2007. The patchiness of epifoliar fungi in tropical forest: host range, host abundance, and environment. *Ecology* 88: 575–581.
- Gilbert, G.S., Talaro, N., Howell, C.A. e Symstad, A. 1997. Multiple-scale spatial distribution of the fungal epiphyll *Scolecopeltidium* on *Trichilia* spp. In two lowland moist tropical forests. *Canadian Journal of Botany* 72: 2158–2164.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193–210.
- Gorceix, H. 1884. Bacia Terciária d'água doce nos arredores de Ouro Preto (Gandarela e Fonseca), Minas Geraes, Brasil. *Anais da Escola de Minas* 3: 75–92.
- Graham, A. 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany* 98: 336–351.
- Heatwole, H., Unsicker, S., Andriamiarisoa, L.R. e Lowman, M.D. 2009. Vicissitudes of leaves in a tropical rain forest in Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 25: 615–624.
- Jie, C. e Turland, N.J. 2007. Combretaceae. Em: *Flora of China*, Volume 13, p. 309–320. World Wide Web (online): <http://www.flora.ac.cn/>.
- Jongkind, C.C.H. 1995. Review of the genus *Strephonema* (Combretaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 535–541.
- Joshi, A., Tewari, R., Mehrotra, R.C., Chakraborty, P.P. e DE, A. 2003. Plant remains from the Upper Siwalik sediments of West Kameng District, Arunachal Pradesh. *Journal Geological Society of India* 61: 319–324.
- Kalgutkar, R.M. e Jansonius, J. 2000. Synopsis of fossil fungal spores, mycelia, and frutifications. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series* 39, 423 p.
- Keller, R. 2004. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers, a field guide*. 2nd edition. Birkhäuser Verlag, Basel, 294 p.
- Klucking, E.P. 1991. *Leaf Venation Patterns*. Vol. 5: *Combretaceae*. J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 216 p.
- Klucking, E.P. 1995. *Leaf Venation Patterns*. Vol. 7: *The classification of Leaf Venation Patterns*. J. Cramer, Berlin, Stuttgart, 216 p.
- Lakhanpal, R.N. e Awasthi, N. 1992. New species of *Fissistigma* and *Terminalia* from the Siwalik of Balugolao, Himachal Pradesh. *Geophytology* 21: 49–52.
- Lange, R.T. 1978. Southern Australian tertiary epiphyllous fungi, modern equivalents in the Australasian region, and habitat indicator value. *Canadian Journal of Botany* 56: 532–541.
- Lima, M.R. e Salaré-Cheboldaeff, M. 1981. Palynologie des Bassins de Gandarela et Fonseca (Eocène de l'Etat de Minas Gerais, Brésil). *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IG-USP)* 12: 33–54.
- Mabberley, D.J. 2008. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. 3rd edition. Cambridge University Press, 856 p.
- Maizatto, J.R. 2001. [Análise bioestratigráfica, paleoecológica e sedimentológica das bacias terciárias de Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos e sedimentares. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. 333 p. Inedita]
- Maizatto, J.R., Regali, M.S.P. e Castro, P.T.A. 2008. Análise bioestratigráfica e paleoclimática das bacias paleógenas e neógenas do Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero- Minas Gerais, Brasil. *12º Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia* (Florianópolis), *Boletim de Resumos* 1: 133.
- Manchester, S.R. e O'Leary, E. 2010. Phylogenetic distribution and identification of fin-winged fruits. *Botanical Review* 76: 1–82.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 1980. Estudo da nervação e epiderme foliar das Combretaceae do estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 22: 135–154.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazona, Brasil: Combretaceae. *Rodriguésia* 56: 131–140.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 2010. Combretaceae. Em: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/01/06>.
- Maurin, O., Chase, M.W., Jordaan, M. e VanderBank, M. 2010. Phyloge-

- netic relationships of Combretaceae inferred from DNA data: implications for generic classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 162: 453–476.
- Maxwell, C.H. 1972. Geology and ore deposits of the Alegria District, Minas Gerais, Brasil. *United States Geological Survey Professional Papers* 341-J: 1–72.
- Mello, C.L., Bergqvist, L.P. e Sant'Anna, L.G. 2000. Sítio Paleontológico de Fonseca, Minas Gerais (Vegetais fósseis do Terciário Brasileiro). SIGEP 086. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berbert-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. World Wide Web: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio086/sitio086.pdf>.
- O'Leary, E. e Manchester, S.R. 2006. Fin-winged fruits in the fossil record and implications for recognition of Combretaceae in the Tertiary of North America. *Botany Conference 2006* (California State University, Chico), Abstracts. World Wide Web: <http://www.2006.botanyconference.org/>.
- Oliveira-e-Silva, M.I.M. 1982. [Flórida da Bacia de Fonseca, Minas Gerais, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 175 p. Inedita]
- Oliveira-Filho, A.T. e Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793–810.
- Oliveira-Filho, A.T., Tameirão-Neto, E., Carvalho, A.C., Werneck, M., Brina, A.E., Vidal, C.V., Rezende, S.C., Pereira, A.A. 2005. Análise florística do componente arbóreo de áreas de floresta atlântica *sensu lato* na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguésia* 56: 185–235.
- Phadtare, N.R. 1989. Palaeoecology significance of some fungi from the Miocene of Tanakpur (U.P.) India. *Review of Palaeobotany and Palynology* 59: 127–131.
- Phipps, C.J. 2001. [The evolution of epiphyllous fungal communities with an emphasis on the Miocene of Idaho. Ph. D. Thesis, University of Kansas, U.S.A., 151 p. Inedita]
- Phipps, C.J. e Rember, W.C. 2004. Epiphyllous fungi from Miocene of Clarkia, Idaho: reproductive structures. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 67–79.
- Raine, J.I., Mildenhall, D.C. e Kennedy, E.M. 2008. *New Zealand fossil spores and pollen: an illustrated catalogue*. 3rd edition. GNS Science miscellaneous series, n° 4. World Wide Web: <http://www.gns.cri.nz>
- Raven, P.H. e Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 39–67.
- Ricardi-Branco, F., Branco, F.C., Garcia, R.J.F., Faria, R.S., Pereira, S.Y. e Portugal, R. 2009. Plant accumulations along the Itanhaém River basin, southern coast of São Paulo state, Brazil. *Palaios* 24: 416–424.
- Rodríguez de Sarmiento, M.N., Durango de Cabrera, J. e Vázquez de Rammallo, N. 1999. Hojas fósiles de angiospermas com hongos, Terciário del Chubut, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 18: 131–133.
- Saad, A., Bezerra, F.H.R., Costa, R.D., Igreja, H.L.S. e Franzinelli, E. 2005. Neotônica da Plataforma Brasileira. Em: C.R.G. Souza, K. Suguio, M.A.S. Oliveira e P.E. De-Oliveira (Eds.), *Quaternário do Brasil*, Holos Editora, p. 211–230.
- Sant'Anna, L.G. e Schorscher, H.D. 1997. Estratigrafia e mineralogia dos depósitos cenozoicos da região da Bacia de Fonseca, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69: 211–226.
- Sant'Anna, L.G., Schorscher, H.D. e Riccomini, C. 1997. Cenozoic tectonics of the Fonseca Basin region, Eastern Quadrilátero Ferrífero, MG, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 10: 275–284.
- Scher, H.D. e Martin, E.E. 2006. Timing and climatic consequences of the Opening of Drake passage. *Science* 312: 428–430.
- Sherwood-Pike, M. e Gray, J. 1988. Fossil leaf-inhabiting fungi from northern Idaho and their ecological significance. *Mycologia* 80: 14–22.
- Shi, G., Zhou, Z. e Xie, Z. 2010. A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161: 179–195.
- Singh, H., Prasad, M., Kumar, K., Rana, R.S. e Singh, S.K. 2010. Fossil fruits from early Eocene Vastan lignite, Gujarat, India: taphonomic and phytogeographic implications. *Current Science* 98: 1625–1632.
- Stace, C.A. 1965. The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae I. A general review of tribal, generic and specific characters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 59: 229–253.
- Stace, C.A. 1968. A revision of the genus *Thilao* (Combretaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95: 156–165.
- Stace, C.A. 1980. The significance of leaf epidermis in taxonomy of the Combretaceae: conclusions. *Botanical Journal of the Linnean Society* 81: 327–339.
- Stace, C.A. 2004. Combretaceae. Em: N. Smith; S.A. Mori; A. Henderson, D.W. Stevenson y S.V. Heald (Eds.), *Flowering plants of the Neotropics*, Princeton University Press, Princeton, p. 110–111.
- Stace, C.A. 2007. Combretaceae. Em: K. Kubitzki (Ed.), *The families and Genera of Vascular Plants - Flowering Plants, Eudicots*. Vol. IX., Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 67–82.
- Stace, C.A. e Alwan, A.R.A. 1998. Combretaceae. Em: J. Steyermark, P.E. Berry y e B.K. Holst (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. P.E. Berry, B.K. Holst e K. Yatskiyevich (Vol. Eds.), *Caesalpinaceae-Ericaceae*, Vol. 4, Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, p. 329–352.
- Sytsma, K.J., Litt, A., Zjhra, M.L., Pires, C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. e Wilson, P.G. 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 164: 85–105.
- Takahashi, M., Crane, P.R. e Ando, H. 1999. *Esgueiria futabensis* sp. nov., a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) of northeastern Japan. *Paleontological Research* 3: 81–87.
- Tilney, P.M. 2002. A contribution o the leaf and young stem anatomy of the Combretaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 138:163–196.
- Tiwari, R.P. e Mehrotra, R.C. 2002. Plant impressions from the Barail Group of Champhai-Aizawl road section, Mizoram, India. *Phytomorphology* 52: 69–76.
- Wilf, P. 2008. Fossil angiosperm leaves: paleobotany's difficult children prove themselves. *Paleontological Society Papers* 14: 319–333.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, K.R., Hicks, J.F., Wing, S.L. e Obradovich, J.D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300: 122–125.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S. e Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634–650.
- Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C.A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P. e Labandeira, C.A. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 18627–18632.
- Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. e Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R. e Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279–283.
- Ziegler, A.M., Eshel, G., Rees, P.M., Rothfus, T.A. e Sunderlin, D. 2003. Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia* 36: 227–254.

doi: 10.5710/AMGH.v49i3(344)

Recibido: xxx

Aceptado: xxx

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

Apêndice 3. Listagem das 817 espécies arbóreas de angiospermas não monocotiledôneas aqui avaliadas quanto ao tipo de margem foliar (ao todo 329 gêneros em 82 famílias), provenientes das 16 localidades modernas utilizadas na Análise da Margem Foliar, LMA (Castelo, no estado do Espírito Santo e o restante, em Minas Gerais, ver Tab. 6.3, Capítulo 6). **Margem foliar (tipo de):** 0 = lisa (sem dentes), 1 = não lisa (com dentes); Subcategorias: c = crenada, d = denteada, se = serreada, ci = ciliada, e = erodida, on = ondulada, si = sinuosa; além de dt = distalmente, m = minutamente, p = pouco/levemente. Em destaque, estão sombreadas as colunas contendo os dados utilizados na análise da **Afiliação fitogeográfica** (ver detalhes no Capítulo 6), conduzida apenas com as amostras de Rio Doce e Mariana, a partir da distribuição moderna de gêneros, na qual: **A** = Anfi-atlântica, **C** = Cosmopolita, **E** = Endêmica, **N** = Neotropical, **P** = Pantropical, e **T** = Tropical-australasiana. Fonte: inventários da composição da flora arbórea das bacias do leste por Oliveira-Filho *et al.* (2005).

Família/ Espécie	Margem foliar	Afiliação fitog.	Aimorés	Governador Valadares	Virgem da Lapa	Machacalis	Castelo	Braúnas/Joanésia	Mirai	São Pedro do Suaçuí	Rio Doce	Poses	Chapada de São Domingos	Itambé do Mato Dentro	Leme do Prado	Mariana	Carangola	Santa Bárbara
Achariaceae																		
<i>Carpotroche brasiliensis</i> (Raddi) A.Gray	0	N	x	x			x	x	x	x	x			x			x	
Anacardiaceae																		
<i>Astronium concinnum</i> Schott	0		x			x	x										x	
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	0	N	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	
<i>Cyrtocarpa caatingae</i> J.D.Mitch.&D.C.Daly	0											x						
<i>Lithrea molleoides</i> (Vell.) Engl.	0	N									x					x	x	
<i>Myracrodruon urundeuva</i> Allemão	1 (c)				x							x			x			
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	0	N									x					x		
<i>Spondias mombin</i> L.	0		x	x	x										x			
<i>Tapirira guianensis</i> Aubl.	0	N	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	
<i>Tapirira obtusa</i> (Benth.) J.D.Mitch.	0	N		x							x		x	x	x	x		
<i>Thyrsoodium spruceanum</i> Salzm.	0	N	x			x	x							x		x		
Annonaceae																		
<i>Anaxagorea dolichocarpa</i> Sprague & Sandw.	0								x								x	
<i>Anaxagorea silvatica</i> R.E.Fr.	0																x	
<i>Annona cacans</i> Warm.	0	P							x		x					x	x	
<i>Annona dolabripetala</i> Raddi	0	P					x									x		
<i>Annona emarginata</i> (Schltdl.) H.Rainer	0				x										x			

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Annona montana</i> Macfad.	0									x	x		x						
<i>Annona mucosa</i> Jacq.	0			x														x	
<i>Duguetia lanceolata</i> A. St.Hil.	0	N								x	x	x	x					x	x
<i>Guatteria australis</i> A. St.Hil.	0	N							x	x		x	x				x	x	x
<i>Guatteria ferruginea</i> A.St.Hil.	0					x													
<i>Guatteria latifolia</i> (Mart.) R.E.Fr.	0			x		x													
<i>Guatteria macropus</i> Mart.	0	N								x									
<i>Guatteria pogonopus</i> Mart.	0	N			x				x		x			x				x	
<i>Guatteria rupestris</i> Mello-Silva & Pirani	0	N								x									
<i>Guatteria sellowiana</i> Schltld.	0	N					x		x									x	
<i>Guatteria villosissima</i> A. St.Hil.	0	N			x			x		x				x				x	x
<i>Oxandra martiana</i> (Schltld.) R.E.Fr.	0	N	x	x			x		x									x	
<i>Rollinia laurifolia</i> Schltld.	0	N	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x				x	x
<i>Rollinia sylvatica</i> (A. St.Hil.) Mart.	0	N	x	x					x		x							x	x
<i>Trigynaea oblongifolia</i> Schltld.	0																		x
<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	0							x				x			x				
<i>Xylopia brasiliensis</i> Spreng.	0	P					x		x		x			x				x	x
<i>Xylopia emarginata</i> Mart.	0										x		x						
<i>Xylopia sericea</i> A. St.Hil.	0	P					x	x	x		x			x				x	x
Apocynaceae																			
<i>Aspidosperma cylindrocarpon</i> Müll.Arg.	0	P	x								x	x	x					x	
<i>Aspidosperma discolor</i> A.DC.	0																	x	
<i>Aspidosperma dispermum</i> Müll. Arg.	1 (c)				x							x	x						
<i>Aspidosperma olivaceum</i> Müll.Arg.	0						x		x					x				x	x
<i>Aspidosperma parvifolium</i> A.DC.	0 (si)	P		x		x				x	x	x	x					x	
<i>Aspidosperma polyneuron</i> Müll.Arg.	0	P							x				x					x	x
<i>Aspidosperma ramiflorum</i> Müll.Arg.	0		x	x			x							x					
<i>Aspidosperma spruceanum</i> Benth. ex Müll.Arg.	0	P					x				x	x	x	x				x	x
<i>Aspidosperma subincanum</i> Mart.	0				x													x	
<i>Geissospermum laeve</i> (Vell.) Miers	0		x				x												
<i>Himatanthus lanceifolius</i> (Müll.Arg.) Woodson	0	N	x	x			x	x	x	x	x			x				x	x
<i>Malouetia cestroides</i> (Nees ex Mart.) Müll.Arg.	0						x							x					
<i>Rauvolfia sellowii</i> Müll.Arg.	0								x										
<i>Tabernaemontana hystrix</i> (Steud.) A.DC.	0	P	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x			x	x
<i>Tabernaemontana laeta</i> Mart.	0		x	x															x
Aquifoliaceae																			
<i>Ilex brevicuspis</i> Reiss.	1 (d)	P									x								

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Ilex cerasifolia</i> Reiss.	1 (d)								x		
<i>Ilex lundii</i> Warm.	0	P									x
<i>Ilex theezans</i> Mart.	0	P									x
Araliaceae											
<i>Aralia warmingiana</i> (Marchal) J.Wen	1 (d)			x				x		x	x
<i>Dendropanax cuneatus</i> (DC.) Decne & Planch.	0	N				x	x	x	x		x
<i>Schefflera longipetiolata</i> (Pohl ex DC.) Frodin & Fiaschi	1 (m d)				x						
<i>Schefflera macrocarpa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin	0									x	
<i>Schefflera morototoni</i> (Aubl.) Maguire et al.	0	P	x		x		x	x	x	x	x
Asteraceae											
<i>Baccharis concinna</i> G.M.Barosso	1 (m d)	N									x
<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.	1 (d)	N			x	x		x		x	x
<i>Baccharis platypoda</i> DC.	1 (d)	N									x
<i>Chromolaena laevigata</i> (Lam.) R.M.King & H.Rob	1 (d)	A				x		x			
<i>Dasyphyllum flagellare</i> (Casar.) Cabrera	0								x		
<i>Eremanthus erythropappus</i> (DC.) MacLeish	0	E							x		x
<i>Eremanthus incanus</i> (Less.) Less.	0 (si)	E		x				x		x	x
<i>Gochnatia pulchra</i> Cabrera	0							x			
<i>Gorceixia decurrens</i> Baker	1 (m d)							x			
<i>Piptocarpha axillaris</i> (Less.) Baker	1 (d)									x	
<i>Piptocarpha macropoda</i> (DC.) Baker	0	N		x		x	x	x	x	x	x
<i>Vernonanthura brasiliensis</i> (L.) H.Rob.	1 (d)							x			
<i>Vernonanthura discolor</i> (Spreng.) H.Rob.	0 (si)				x				x		
<i>Vernonanthura ferruginea</i> (Less.) H.Rob.	0		x								
<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H.Rob.	0	N		x		x	x	x		x	x
<i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H.Rob.	1 (c, se)		x	x	x						
<i>Wunderlichia mirabilis</i> Riedel ex Baker	0							x	x		
Bignoniaceae											
<i>Cybistax antisiphilitica</i> (Mart.) Mart.	0	N				x		x		x	x
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	1 (se)										x
<i>Handroanthus arianene</i> (A.H. Gentry) S.Grose	1 (d)										x
<i>Handroanthus chrysotrichus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	0	N	x			x	x	x	x	x	x
<i>Handroanthus heptaphyllus</i> Mattos	1 (d)				x						
<i>Handroanthus impetiginosus</i> Mattos	1 (d)	N		x	x			x	x	x	
<i>Handroanthus ochraceus</i> (Cham.) Mattos	0										x
<i>Handroanthus umbellatus</i> (Sond.) Mattos	0				x						x
<i>Handroanthus vellosii</i> (Toledo) Mattos	1 (d, se)	N						x		x	

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) DC.	0										x								
<i>Jacaranda cuspidifolia</i> Mart.	0										x	x			x				
<i>Jacaranda macrantha</i> Cham.	0	P							x		x			x	x	x	x	x	x
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	1 (se)	P	x	x		x	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Paratecoma peroba</i> (Record) Kuhl.	1		x				x												x
<i>Sparattosperma leucanthum</i> (Vell.) K.Schum.	0	N	x	x	x	x	x	x	x	x				x	x	x	x		
<i>Tabebuia obtusifolia</i> (Cham.) Bur.	0				x								x						
<i>Tabebuia riocordensis</i> A.Gentry	0		x																
<i>Tabebuia roseoalba</i> (Ridl.) Sandw.	0	P			x		x				x				x	x	x		
<i>Tabebuia serratifolia</i> (Vahl) Nichols	1 (c, se)	P	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x		x	x	
<i>Zeyheria tuberculosa</i> (Vell.) Bur. ex Verl.	0	N			x	x		x		x	x	x	x	x	x	x	x		
Bixaceae																			
<i>Bixa orellana</i> L.	0					x													
Boraginaceae																			
<i>Cordia ecalyculata</i> Vell.	0	P							x		x			x				x	
<i>Cordia magnoliifolia</i> Cham.	0					x	x							x					
<i>Cordia sellowiana</i> Cham.	0	P						x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	
<i>Cordia superba</i> Cham.	1 (d, c)	P	x	x					x		x		x					x	
<i>Cordia taguayensis</i> Vell.	0		x			x				x									
<i>Cordia trichotoma</i> (Vell.) Arrab. ex Steud.	0	P		x		x	x				x	x	x		x	x	x	x	
<i>Cordia trichoclada</i> DC.												x	x						
Burseraceae																			
<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Gillet	1 (c)				x							x	x		x				
<i>Protium brasiliense</i> (Spreng.) Engl.	0					x						x			x	x			x
<i>Protium heptaphyllum</i> (Aubl.) March.	0	P						x	x	x		x	x	x	x	x			x
<i>Protium spruceanum</i> (Benth.) Engl.	0			x		x									x			x	
<i>Protium widgrenii</i> Engl.	0	P															x	x	
<i>Trattinnickia ferruginea</i> Kuhl.	0	N		x								x							
Canellaceae																			
<i>Cinnamodendron dinisii</i> Schwacke	0								x										
Cannabaceae																			
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	0	P	x					x		x		x	x		x	x	x		
<i>Celtis pubescens</i> Spreng.	1 (se)	P															x	x	
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	1 (se)			x		x	x	x		x								x	x
Capparaceae																			
<i>Crateva tapia</i> L.	0			x		x													
Caricaceae																			

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Jacaratia heptaphylla</i> (Vell.) A.DC.	0	N				x			x									
<i>Jacaratia spinosa</i> (Aubl.) A.DC.	0	N							x									
Caryocaraceae																		
<i>Caryocar edule</i> Casar.	1 (c)					x												
Celastraceae																		
<i>Cheiloclinium cognatum</i> (Miers.) A.C.Sm.	1 (c)									x								
<i>Maytenus communis</i> Reiss.	0 (si)												x				x	x
<i>Maytenus evonymoides</i> Reiss.	1 (c)								x						x			
<i>Maytenus floribunda</i> Reiss.	1 (c)	P														x		
<i>Maytenus ilicifolia</i> Mart.	1 (d)		x								x	x						
<i>Maytenus robusta</i> Reiss.	1 (c)	P				x	x	x		x	x	x		x	x	x	x	
<i>Maytenus salicifolia</i> Reiss.	1 (se)	P							x					x			x	
<i>Salacia elliptica</i> (Mart. ex Schult.) G.Don	0 (si)	P		x				x		x	x	x			x	x		
Chloranthaceae																		
<i>Hedyosmum brasiliense</i> Miq.	1 (c)												x					x
Chrysobalanaceae																		
<i>Couepia uiti</i> (Mart. & Zucc.) Benth. ex Hook.f.	0				x						x	x						
<i>Hirtella floribunda</i> Cham. & Schtdl.	0																	x
<i>Hirtella gracilipes</i> (Hook.f.) Prance	0	P								x	x				x			x
<i>Hirtella hebeclada</i> Moric. ex DC.	0	P						x		x							x	x
<i>Hirtella martiana</i> Hook.f.	0	P								x	x							
<i>Hirtella triandra</i> Sw.	0		x	x			x		x									
<i>Licania hypoleuca</i> Benth.	0		x	x	x		x		x					x				x
<i>Licania kunthiana</i> Hook.f.	0	P				x		x	x	x			x		x	x	x	
<i>Licania octandra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) Kuntze	0	P		x					x		x			x	x	x		
<i>Licania spicata</i> Hook.f.	0	P	x							x								
<i>Parinari excelsa</i> Sabine	0						x											
Clethraceae																		
<i>Clethra scabra</i> Pers.	1 (d)	P												x		x		
Clusiaceae																		
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	0	P						x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Clusia nemorosa</i> G.Mey	0	N								x						x		
<i>Garcinia gardneriana</i> (Planch. & Triana) Zappi	0	P		x			x	x	x					x		x		
<i>Kielmeyera lathrophyton</i> Saddi	0	N						x			x	x	x	x	x	x		x
<i>Kielmeyera membranacea</i> Casar.	0		x															
<i>Tovomita leucantha</i> (Schtdl.) Planch. & Triana	0	N		x												x		
<i>Tovomitopsis saldanhae</i> Engl.	0														x			x

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

Combretaceae					
<i>Terminalia argentea</i> (Camb.) Mart.	0				x x
<i>Terminalia fagifolia</i> Mart.	0		x		
<i>Terminalia glabrescens</i> Mart.	0	P	x	x x x	x x x x x x
<i>Terminalia januariensis</i> DC.	0		x		
<i>Terminalia phaeocarpa</i> Eichl.	0	P	x x		x x
Connaraceae					
<i>Rourea induta</i> Planch.	0				
Cunoniaceae					
<i>Lamanonia ternata</i> Vell.	1 (c)	E	x	x	x x
Dichapetalaceae					
<i>Stephanopodium englerii</i> Baill.	0				x
Ebenaceae					
<i>Diospyros hispida</i> A.DC.	0		x		x x x
<i>Diospyros inconstans</i> Jacq.	0				x
<i>Diospyros sericea</i> A.DC.	0		x		x x x
Elaeocarpaceae					
<i>Sloanea guianensis</i> (Aubl.) Benth.	1 (c)	P		x x	x
<i>Sloanea monosperma</i> Vell.	0 (si)	P	x	x x x	x x
<i>Sloanea obtusifolia</i> (Moric.) K. Schum.	1 (c)			x	
<i>Sloanea stipitata</i> Spruce	0 (si)	P	x x	x x	x x
Ericaceae					
<i>Agarista eucalyptoides</i> (Cham. & Schltdl.) G.Don	0				x x
Erythroxyllaceae					
<i>Erythroxylum ambiguum</i> Peyr.	0	P			x
<i>Erythroxylum citrifolium</i> A. St.Hil.	0	P	x	x x x	x x x x x x
<i>Erythroxylum cuspidifolium</i> Mart.	0			x	
<i>Erythroxylum deciduum</i> A. St.Hil.	0	P			x x x
<i>Erythroxylum flaccidum</i> Salzm. ex Peyr.	0				
<i>Erythroxylum pelleterianum</i> A. St.Hil.	0	P	x	x x x	x x x x x x
<i>Erythroxylum pulchrum</i> A. St.Hil.	0		x x	x x	x x
<i>Erythroxylum subtrotundum</i> A. St.Hil.	0				x
Euphorbiaceae					
<i>Actinostemon concolor</i> (Spreng.) Müll.Arg.	0	N		x	x
<i>Actinostemon klotzschii</i> (Didrichs) Pax	0	N	x		x x
<i>Alchornea glandulosa</i> Poepp. & Endl.	1 (se)	P	x	x x x	x x
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg.	1 (se)	P		x x	x x

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Aparisthmium cordatum</i> (Juss.) Baill.	1 (c)	N	x	x		x	x	x	x	x			x		x		x		
<i>Chaetocarpus echinocarpus</i> (Baill.) Ducke	0		x	x		x							x						
<i>Cnidocolus pubescens</i> (Pax) Pax	1 (c)		x			x	x			x			x			x			
<i>Croton celtidifolius</i> Baill.	1 (m d)					x													
<i>Croton floribundus</i> Spreng.	0	P				x			x		x			x	x	x	x	x	x
<i>Croton hemiargyreus</i> Müll.Arg.	1 (m d)	P								x									
<i>Croton piptocalyx</i> Müll.Arg.	1 (m d)	P								x									
<i>Croton salutaris</i> Casar.	1 (m c)	P															x	x	
<i>Croton urucurana</i> Baill.	0	P	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
<i>Joannesia princeps</i> Vell.	0	E	x			x	x	x		x	x						x	x	
<i>Mabea fistulifera</i> Mart.	1 (se)	N	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x	x
<i>Mabea piriri</i> Aubl.	0					x													
<i>Manihot anomala</i> Pohl	0												x						
<i>Manihot pilosa</i> Pohl	0	P									x								
<i>Maprounea guianensis</i> Aubl.	0	A						x	x	x				x	x	x		x	
<i>Micrandra elata</i> (Didr.) Müll.Arg.	0								x		x	x							
<i>Pachystroma longifolium</i> I.M.Johnst.	1 (d)	N	x				x										x		
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp.	0	N	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pogonophora schomburgkiana</i> Miers ex Benth.	0	A		x		x	x	x		x	x			x					x
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	1 (se)	P	x			x		x		x				x	x				x
<i>Sebastiania brasiliensis</i> Spreng.	1 (m se)	N									x				x	x			
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.B.Sm. & R.J.Downs	1 (m c)	N					x	x		x				x					x
<i>Sebastiania schottiana</i> (Müll.Arg.) Müll.Arg.	0						x												
<i>Sebastiania serrata</i> (Baill. ex Müll.Arg.) Müll.Arg.	1 (m se)																	x	
<i>Senefeldera multiflora</i> Mart.	0		x				x		x									x	
<i>Tetrorchidium rubrivenium</i> Poepp. & Endl.	1 (se)						x												
Fabaceae (Caesalpinioideae)																			
<i>Apuleia leiocarpa</i> J.F.Macbr.	0	N	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Bauhinia forficata</i> Link	0	P				x			x		x						x	x	
<i>Bauhinia fusconervis</i> (Bong.) Steudel	0	P	x			x		x	x		x					x		x	x
<i>Bauhinia longifolia</i> (Bong.) D.Dietr.	0	P															x		
<i>Bauhinia rufa</i> (Bong.) Steudel	0															x			x
<i>Caesalpinia ferrea</i> Benth.	0						x												
<i>Cassia ferruginea</i> (Schrad.) Schrad.	0	P	x			x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	0	A			x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x		x
<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandw.	0		x	x	x	x													
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	0	N															x		

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	0		x		x							x		x		
<i>Hymenaea courbaril</i> L.	0	A			x			x			x	x	x		x	x
<i>Hymenaea stigonocarpa</i> Mart. ex Hayne	0													x		x
<i>Melanoxylon brauna</i> Schott	0	N	x	x		x	x	x	x	x			x	x	x	x
<i>Peltogyne angustiflora</i> Ducke	0						x									
<i>Peltophorum dubium</i> (Spreng.) Taub.	0	A	x	x	x				x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pterogyne nitens</i> Tul.	0	N	x		x	x				x		x				
<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S.F.Blake	0	N				x	x		x	x						x
<i>Senna cana</i> (Nees & Mart.) H.S.Irwin & Barneby	0									x	x			x		
<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby	0	P				x			x	x				x	x	x
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	0	P		x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Senna silvestris</i> (Vell.) H.S.Irwin & Barneby	0	P								x	x			x	x	
<i>Senna velutina</i> (Vogel) H.S.Irwin & Barneby	0										x					
<i>Tachigali paratyensis</i> (Vell.) H.C.Lima	0						x						x			
<i>Tachigali rugosa</i> (Mart. ex Benth.) Zarrucchi & Pipoly	0	A				x		x	x	x	x		x	x	x	x
Fabaceae (Faboideae/Papilionoideae)																
<i>Amburana cearensis</i> (Allem.) A.C.Sm.	0	N	x						x	x	x			x		
<i>Andira fraxinifolia</i> Benth.	0	A		x	x		x	x	x	x	x	x	x		x	x
<i>Andira ormosioides</i> Benth.	0	A				x		x		x					x	x
<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	0	N			x	x				x	x	x		x	x	x
<i>Centrolobium tomentosum</i> Guill. ex Benth.	0	N							x	x	x					
<i>Cyclolobium brasiliense</i> Benth.	0				x						x	x				x
<i>Dalbergia brasiliensis</i> Vogel	0	P								x						
<i>Dalbergia foliolosa</i> Benth.	0		x		x		x	x			x	x				
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	0	P	x		x		x		x		x		x	x	x	
<i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth.	0	P		x	x	x		x	x	x	x		x		x	x
<i>Dalbergia villosa</i> (Benth.) Benth.	0											x	x			x
<i>Deguelia costata</i> (Benth.) Az.Tozzi	0	N	x	x	x	x		x		x	x	x		x		
<i>Deguelia hatschbachii</i> Az.Tozzi	0		x			x			x							
<i>Diploptropis ferruginea</i> Benth.	0															x
<i>Diploptropis incexis</i> Rizzini & A.Mattos	0													x		
<i>Erythrina falcata</i> Benth.	0	P							x	x		x			x	x
<i>Erythrina speciosa</i> Andrews	0	P				x	x		x		x					
<i>Erythrina verna</i> Vell.	0	P	x				x	x	x	x	x					x
<i>Hymenolobium janeirens</i> Kuhlmann	0	N	x	x		x		x					x		x	
<i>Lonchocarpus campestris</i> Benth.	0		x		x							x		x		
<i>Lonchocarpus cultratus</i> (Vell.) Az.Tozzi & H.C.Lima	0	P					x	x	x		x				x	x

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Lonchocarpus muehlbergianus</i> Hassler	0 (si)	P				x		x									x
<i>Lonchocarpus virgilioides</i> Benth.	0		x		x												
<i>Machaerium acutifolium</i> Vogel	0											x	x				x
<i>Machaerium brasiliense</i> Vogel	0	A	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Machaerium cantarellianum</i> Hoehne	0		x					x									
<i>Machaerium dimorphandrum</i> Hoehne	0	A	x		x	x			x	x	x		x			x	
<i>Machaerium gracile</i> Benth.	0																x
<i>Machaerium hirtum</i> (Vell.) Steffeld	0	A	x	x		x	x	x		x	x	x			x	x	x
<i>Machaerium incorruptibile</i> (Vell.) Benth.	0		x				x										
<i>Machaerium lanceolatum</i> (Vell.) J.F.Macbr.	0												x				
<i>Machaerium nyctitans</i> (Vell.) Benth.	0	A	x		x		x	x		x	x	x				x	x
<i>Machaerium pedicellatum</i> Vogel	0 (si)								x								
<i>Machaerium scleroxylon</i> Tul.	0				x						x				x		
<i>Machaerium stipitatum</i> (DC.) Vogel	0	A	x	x			x	x	x	x	x	x	x	x		x	x
<i>Machaerium villosum</i> Vogel	0	A														x	
<i>Machaerium violaceum</i> Vogel	0						x										
<i>Myrocarpus frondosus</i> Allemão	0					x											x
<i>Myroxylon peruiferum</i> L.f.	0	N	x													x	
<i>Ormosia arborea</i> (Vell.) Harms	0	P						x		x							
<i>Ormosia fastigiata</i> Tul.	0																x
<i>Platycyamus regnellii</i> Benth.	0 (e)	N			x				x	x							x
<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	0	N	x		x		x	x		x	x	x			x		
<i>Platymiscium pubescens</i> Micheli	0	N						x		x							
<i>Platypodium elegans</i> Vogel	0	N		x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl.	0		x	x	x	x		x									x
<i>Pterodon emarginatus</i> Vogel	0				x						x				x		
<i>Swartzia acutifolia</i> Vogel	0	A	x		x	x			x	x	x	x	x				
<i>Swartzia apetala</i> Raddi	0	A	x	x		x	x	x			x	x	x	x	x	x	
<i>Swartzia flaemingii</i> Raddi	0						x		x	x				x			x
<i>Swartzia langsdorffii</i> Raddi	0 (si)					x											
<i>Swartzia macrostachya</i> Benth.	0		x	x	x				x		x			x			
<i>Swartzia multijuga</i> Vogel	0						x							x			
<i>Swartzia myrtifolia</i> J.E.Smith	0	A	x	x				x		x				x			x
<i>Swartzia pilulifera</i> Benth.	0															x	
<i>Sweetia fruticosa</i> Spreng.	0	N	x		x	x				x	x	x	x	x	x	x	
<i>Vatairea heteroptera</i> (Allem.) Ducke	0		x														
<i>Vataireopsis araroba</i> (Aguiar) Ducke	0			x	x			x									

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

[illegible]

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Pithecellobium latifolium</i> (L.) Benth.	0		x									x	x				
<i>Plathymenia reticulata</i> Benth.	0	N	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Pseudopiptadenia contorta</i> (DC.) Lewis & H.C.Lima	0	N	x	x	x		x	x	x	x			x			x	
<i>Pseudopiptadenia leptostachya</i> (Benth.) Rausch.	0	N	x				x									x	
<i>Senegalia lacerans</i> (Benth.) Seigler & Ebinger	0										x	x			x		
<i>Senegalia monacantha</i> (Willd.) Seigler & Ebinger	0										x	x					
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	0	N	x		x	x			x	x			x	x	x	x	
<i>Senegalia riparia</i> (Kunth) Britton & Rose ex Britton & Killip	0										x	x					
<i>Senegalia tenuifolia</i> (L) Britton & Rose	0							x	x		x			x			
<i>Stryphnodendron polyphyllum</i> Mart.	0	N					x	x		x				x	x		x
<i>Stryphnodendron pulcherrimum</i> (Willd.) Hochr.	0	N	x				x		x	x			x			x	x
<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Wight & Arn.	0										x	x					
Humiriaceae																	
<i>Sacoglottis mattogrossensis</i> Malme	1 (m c)						x										
<i>Vantanea obovata</i> (Nees & Mart.) Benth.	0										x			x			
Hypericaceae																	
<i>Vismia brasiliensis</i> Choisy	0	A													x		x
<i>Vismia guianensis</i> (Aubl.) Pers.	0	A	x			x	x	x		x			x			x	x
<i>Vismia magnoliifolia</i> Schltld. & Cham.	0								x								
<i>Vismia martiana</i> Reichardt	0	A								x							
Icacinaceae																	
<i>Emmotum nitens</i> (Benth.) Miers	0		x								x	x		x			
Lacistemataceae																	
<i>Lacistema aggregatum</i> (P.J.Bergius) Rusby	0		x		x	x						x					
<i>Lacistema pubescens</i> Mart.	0	N	x	x	x	x	x	x	x	x	x			x	x	x	x
<i>Lacistema robustum</i> Schnizl.	0		x	x	x	x				x				x			
Lamiaceae																	
<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	0	N	x			x		x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Vitex cymosa</i> Bert. ex Spreng.	0																x
<i>Vitex megapotamica</i> (Spreng.) Moldenke	0	P							x		x					x	
<i>Vitex polygama</i> Cham.	0	P								x	x	x		x	x	x	
<i>Vitex sellowiana</i> Cham.	0	P	x			x		x		x	x				x		
Lauraceae																	
<i>Aiouea saligna</i> Meisn.	0																x
<i>Aniba firmula</i> (Nees & Mart.) Mez	0	N					x	x	x	x			x		x	x	
<i>Aniba heringeri</i> Vattimo-Gil	0											x		x			
<i>Aniba intermedia</i> (Meisn.) Mez	0		x	x		x											

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

[illegible]

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

Ocotea tabacifolia (Meisn.) Rohwer	0
Ocotea tristis (Nees & Mart.) Mez	0
Ocotea velloziana (Meisn.) Mez	0
Ocotea velutina (Nees) Rohwer	0
Persea fulva L.E.Kopp	0
Persea rufotomentosa Nees & Mart.	0
Persea wildenovii Kosterm.	0
Phyllostemonodaphne geminiflora (Mez) Kosterm.	0
Urbanodendron bahiense (Meisn.) Rohwer	0
Urbanodendron verrucosum (Nees) Mez	0
Lecythydaceae	
Cariniana estrellensis (Raddi) Kuntze	1 (c)
Cariniana legalis (Mart.) Kuntze	1 (c)
Couratari asterotricha Prance	0
Eschweilera ovata (Camb.) Miers	0
Lecythis lurida (Miers) S.A.Mori	1 (c)
Lecythis pisonis Camb.	1 (c, se)
Loganiaceae	
Antonia ovata Pohl	0
Strychnos brasiliensis Mart.	0
Strychnos pseudoquina A. St.Hil.	0
Lythraceae	
Lafoensia pacari A. St.Hil.	0
Magnoliaceae	
Magnolia ovata (A. St.Hil.) Spreng	0
Malpighiaceae	
Byrsonima intermedia A.Juss.	0 (on)
Byrsonima laxiflora Griseb.	0 (on)
Byrsonima sericea DC.	0
Byrsonima variabilis A.Juss.	0
Heteropterys escalloniifolia A.Juss.	0 (si)
Malvaceae	
Apeiba tibourbou Aubl.	1 (se)
Ceiba speciosa (A. St.Hil.) Ravenna	1 (se)
Eriotheca candolleana (K.Schum.) A.Robyns	0
Eriotheca macrophylla (K.Schum.) A.Robyns	0
Eriotheca pentaphylla (Vell.) A.Robyns	0

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	1 (se)	N	x						x	x	x		x	x	x
<i>Helicteres brevispira</i> A. St.Hil.	1 (se, d)	P					x		x				x		
<i>Helicteres ovata</i> Lam.	1 (se, d)	P						x	x			x			
<i>Helicteres pentandra</i> L.	1 (se, d)													x	
<i>Luehea candicans</i> Mart.	1 (se, d)	N			x				x	x	x		x		
<i>Luehea divaricata</i> Mart. & Zucc.	1 (se)	N	x			x	x		x	x	x		x	x	x
<i>Luehea grandiflora</i> Mart. & Zucc.	1 (se, d)	N				x		x	x			x	x	x	x
<i>Pseudobombax grandiflorum</i> (Cav.) A.Robyns	0 (si)	N	x	x			x	x	x				x	x	x
<i>Pseudobombax marginatum</i> (A. St.Hil.) A.Robyns	0 (si)									x			x		
<i>Pterygota brasiliensis</i> Allemão	0 (si)	A	x	x		x	x	x	x					x	
<i>Quararibea turbinata</i> (Sw.) Poir.	0 (si)			x			x								
<i>Sterculia curiosa</i> (Vell.) Taroda	0 (si)		x		x		x							x	
<i>Sterculia striata</i> A.St.-Hill. & Naudin	0 (si)				x					x	x		x		
Marcgraviaceae															
<i>Schwartzia adamantium</i> (Cambess.) Bedell ex Gir.Cañás	0 (m c)										x		x		
Melastomataceae															
<i>Huberia ovalifolia</i> DC.	0 (si)						x								
<i>Huberia piranii</i> Baumgratz	0										x				
<i>Leandra glazioviana</i> Cogn.	1 (m se, ci)													x	
<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	1 (m se, ci)	N												x	
<i>Leandra nianga</i> (DC.) Cogn.	0 (ci)							x							
<i>Leandra sericea</i> DC.	1 (m se, ci)							x							
<i>Miconia albicans</i> (SW.) Triana	1 (m c)	P							x	x	x			x	
<i>Miconia brunnea</i> DC.	0	P												x	
<i>Miconia budlejoides</i> Triana	0						x	x						x	
<i>Miconia calvescens</i> DC.	0	P	x	x	x	x	x		x	x	x		x	x	
<i>Miconia cinnamomifolia</i> (DC.) Naudin	0	P					x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Miconia cubatanensis</i> Hoehne	0	P												x	
<i>Miconia dorianae</i> Cogn.	1 (m c)						x		x						
<i>Miconia elegans</i> Cogn.	0	P							x						
<i>Miconia fasciculata</i> Gardner	1 (m se)		x						x				x		x
<i>Miconia holosericea</i> (L.) DC.	0						x								x
<i>Miconia ibaguensis</i> (Bonpl.) Triana	1 (m se, d, ci)	P							x		x				
<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	1 (c)	P		x		x	x	x	x	x			x	x	
<i>Miconia ligustroides</i> (DC.) Naudin	0	P											x	x	
<i>Miconia macrothyrsa</i> Benth.	1 (c, ci)												x		
<i>Miconia mendoncae</i> Cogn.	1 (c, d)							x							

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Miconia minutiflora</i> (Bonpl.) DC.	0	P								x		x	x		
<i>Miconia multinervia</i> Cogn.	0 (ci)	P											x		
<i>Miconia paucidens</i> DC.	0	P											x		
<i>Miconia pepericarpa</i> DC.	0	P											x		x
<i>Miconia prasina</i> (Sw.) DC.	0		x			x		x						x	
<i>Miconia pusilliflora</i> (DC.) Naudin	1 (se, d)							x							
<i>Miconia sellowiana</i> Naudin	1 (se, d)	P							x				x	x	
<i>Miconia trianae</i> Cogn.	1 (m se, d, ci)	P									x		x		
<i>Miconia urophylla</i> DC.	1 (m c)	P						x					x		
<i>Mouriri glazioviana</i> Cogn.	0	N							x			x			
<i>Ossaea marginata</i> (Desr.) Triana	0 (ci)							x							
<i>Tibouchina candolleana</i> (Mart. ex DC.) Cogn.	0 (ci)	P								x		x	x		
<i>Tibouchina estrellensis</i> (Raddi) Cogn.	0 (ci)	P							x					x	
<i>Tibouchina fothergillae</i> (Schrank & Mart. ex DC.) Cogn.	0 (ci)							x							
<i>Tibouchina sellowiana</i> Cogn.	0 (ci, m se)	P								x		x	x		
<i>Tibouchina stenocarpa</i> (Schrank & Mart. ex DC.) Cogn.	0 (ci)	P										x	x		
<i>Trembleya parviflora</i> (D. Don) Cogn.	0	E											x		x
Meliaceae															
<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart.	0	N		x	x	x	x		x	x	x		x	x	x
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	0	A	x		x	x	x		x	x	x		x	x	x
<i>Guarea guidonia</i> (L.) Sleumer	0	P			x		x	x		x				x	
<i>Guarea kunthiana</i> A. Juss.	0	P			x	x	x	x		x	x		x		
<i>Guarea macrophylla</i> Vahl	0	P	x			x	x			x				x	
<i>Trichilia catigua</i> A. Juss.	0							x	x		x		x		
<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	0	A	x	x			x	x		x				x	
<i>Trichilia emarginata</i> (Turcz.) C. DC.	0	A						x		x					x
<i>Trichilia hirta</i> L.	0	A		x		x			x	x			x	x	
<i>Trichilia pallens</i> C. DC.	0	A							x			x			
<i>Trichilia pallida</i> Sw.	0	A			x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Trichilia pseudostipularis</i> (A. Juss.) C. DC.	0						x								
<i>Trichilia silvatica</i> C. DC.	0	A		x			x			x			x		
Menispermaceae															
<i>Abuta selloana</i> Eichl.	0														x
Monimiaceae															
<i>Mollinedia argyrogyna</i> Perkins	1 (d)	N		x				x						x	
<i>Mollinedia oligantha</i> Perkins	1 (d)	N								x					
<i>Mollinedia schottiana</i> (Spreng.) Perkins	1 (d)	N	x	x		x				x					

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

[illegible]

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Myrsine venosa</i> A.DC.	0	P			x		x									x	x
<i>Myrsine villosissima</i> A.DC.	0																x
<i>Geissanthus ambiguus</i> (Mart.) G.Agostini	0						x										
Myrtaceae																	
<i>Blepharocalyx salicifolius</i> (Kunth) O.Berg	0	N								x	x					x	x
<i>Calypttranthes brasiliensis</i> Spreng.	0	N					x			x							
<i>Calypttranthes clusiifolia</i> O.Berg	0	N							x	x	x					x	x
<i>Calypttranthes lucida</i> Mart. ex DC.	0	N		x			x						x			x	
<i>Calypttranthes strigipes</i> O.Berg	0															x	
<i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O.Berg	0										x	x					
<i>Campomanesia eugenioides</i> (Cambess.) D.Legrand	0							x									
<i>Campomanesia guaviroba</i> (DC.) Kiaersk.	0		x			x				x							x
<i>Campomanesia guazumifolia</i> (Cambess.) O.Berg	0 (si)						x			x							x
<i>Campomanesia phaea</i> (O.Berg) Landrum	0 (si)									x							
<i>Campomanesia pubescens</i> (DC.) O.Berg	0										x						x
<i>Campomanesia velutina</i> (Cambess.) O.Berg	0															x	
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> (Mart.) O.Berg	0 (si)	N						x			x	x	x	x	x	x	x
<i>Eugenia aurata</i> O.Berg	0									x						x	
<i>Eugenia bimarginata</i> DC.	0										x	x					
<i>Eugenia brasiliensis</i> Lam.	0	P					x				x						
<i>Eugenia cerasiflora</i> Miq.	0	P					x			x							x
<i>Eugenia dodonaeifolia</i> Cambess.	0									x							
<i>Eugenia florida</i> DC.	0	P	x	x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Eugenia francavilleana</i> O.Berg	0										x						
<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.	0										x	x					
<i>Eugenia involucrata</i> DC.	0	P														x	x
<i>Eugenia leptoclada</i> O.Berg	0	P								x							
<i>Eugenia modesta</i> DC.	0	P														x	
<i>Eugenia neoglomerata</i> Sobral	0		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x				
<i>Eugenia prasina</i> O.Berg	0	P	x						x	x	x					x	
<i>Eugenia puniceifolia</i> (Kunth) DC.	0					x			x	x							x
<i>Eugenia sonderiana</i> O.Berg	0															x	
<i>Eugenia speciosa</i> Cambess.	0 (si)		x														
<i>Eugenia suberosa</i> Cambess.	0										x						
<i>Eugenia subterminalis</i> DC.	0								x								
<i>Eugenia uniflora</i> L.	0		x							x							
<i>Eugenia vattimoana</i> Mattos	0	P					x		x							x	

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Marlierea clauseniana</i> (O.Berg) Kiaersk.	0		x	x			x	x			x					x
<i>Marlierea laevigata</i> (DC.) Kiaersk.	0												x			
<i>Marlierea obscura</i> O.Berg	0	N			x	x		x		x	x			x		
<i>Marlierea racemosa</i> (Vell.) Kiaersk.	0						x									
<i>Marlierea silvatica</i> (O.Berg) Kiaersk.	0															x
<i>Myrceugenia alpigena</i> (DC.) Landrum	0	N													x	
<i>Myrceugenia miersiana</i> (Gardner) D.Legrand & Kausel	0							x								
<i>Myrcia amazonica</i> DC.	0	N		x				x	x	x			x	x	x	
<i>Myrcia anceps</i> (Spreng.) O.Berg	0								x							
<i>Myrcia bicolor</i> Kiaersk.	0															x
<i>Myrcia brasiliensis</i> Kiaersk.	0					x										
<i>Myrcia eriopus</i> DC.	0								x	x			x			
<i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	0	N	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Myrcia grandifolia</i> Cambess.	0								x							
<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	0	N							x		x			x		
<i>Myrcia hartwegiana</i> (O.Berg) Kiaersk.	0	N													x	
<i>Myrcia hebeptala</i> DC.	0	N							x					x		x
<i>Myrcia laruotteana</i> Cambess.	0	N							x	x	x			x	x	x
<i>Myrcia mischophylla</i> Kiaersk.	0															x
<i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	0 (ci)	N	x		x			x	x		x	x	x		x	x
<i>Myrcia mutabilis</i> (O.Berg) N.Silveira	0										x	x				
<i>Myrcia obovata</i> (O.Berg) Nied.	0	N													x	
<i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	0						x		x							
<i>Myrcia pulchra</i> (O.Berg) Kiaersk.	0	N													x	
<i>Myrcia retorta</i> Cambess.	0													x		
<i>Myrcia spectabilis</i> DC.	0				x	x				x						
<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	0	N	x		x	x		x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	0	N							x		x	x		x	x	x
<i>Myrcia variabilis</i> DC.	0									x				x		
<i>Myrciaria cuspidata</i> O.Berg	0							x		x				x		
<i>Myrciaria disticha</i> O.Berg	0			x												
<i>Myrciaria floribunda</i> (H.West ex Willd.) O.Berg	0	N	x	x	x		x	x	x		x			x	x	x
<i>Myrciaria glanduliflora</i> (Kiaersk.) Mattos & D.Legrand	0															x
<i>Myrciaria glomerata</i> O.Berg	0			x			x			x				x		x
<i>Myrciaria tenella</i> (DC.) O.Berg	0													x		
<i>Pimenta pseudocaryophyllus</i> (Gomes) Landrum	0 (m c dt)													x		
<i>Plinia cauliflora</i> (Mart.) Kausel	0	N							x		x			x		

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

[illegible]

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

Pentaphylacaceae

Ternstroemia brasiliensis Cambess.

1 (m c dt)

Phyllanthaceae

Hieronyma alchorneoides Allemão

1 (m c)

Hieronyma oblonga (Tul.) Müll.Arg.

0

Margaritaria nobilis L.f.

0 (si)

Richeria grandis Vahl

0 (si)

Savia dictyocarpa Müll.Arg.

0 (si)

Phytolaccaceae

Gallesia integrifolia (Spreng.) Harms

0

Seguiera americana L.

0

Seguiera langsдорffii Moq.

0

Picramniaceae

Picramnia elliptica Kuhlman. ex Pirani & Thomas

0

Picramnia gardneri Planch.

0

Picramnia glazioviana Engl.

0

Picramnia parvifolia Engl.

0

Piperaceae

Piper aduncum L.

0

Piper amalago L.

0

Piper amplum Kunth

0

Piper arboreum Aubl.

0

Piper cernuum Vell.

0

Polygalaceae

Bredemeyera velutina A.W.Benn.

0

Polygonaceae

Coccoloba glaziovii Lindau

0

Ruprechtia laxiflora Meisn.

0

Triplaris gardneriana Wedd.

0

Proteaceae

Euplassa incana (Klotzsch) I.M.Johnst.

1 (se)

Euplassa legalis (Vell.) I.M.Johnst.

1 (m se)

Panopsis rubescens (Pohl) Rusby

0

Roupala montana Aublet.

1 (c, se)

Quiinaceae

Quiina glazovii Engl.

1 (se)

Rhamnaceae

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Colubrina glandulosa</i> Perkins	0	P								x			
<i>Rhamnidium elaeocarpum</i> Reissek	0	N	x					x					x
Rizophoraceae													
<i>Paradrypetes ilicifolia</i> Kuhl.	1 (d)		x										
Rosaceae													
<i>Prunus myrtifolia</i> (L.) Urban	0	C			x	x		x				x	x x
Rubiaceae													
<i>Cordia concolor</i> (Cham.) Kuntze	0	N		x				x	x	x			x
<i>Alibertia edulis</i> (L.C.Rich.) A.Rich.	0					x							
<i>Cordia elliptica</i> (Cham.) Kuntze	0											x	
<i>Cordia obtusa</i> (K.Schum.) Kuntze	0											x	
<i>Cordia sessilis</i> (Vell.) Kuntze	0	N					x	x					x
<i>Alseis floribunda</i> Schott	0	N	x		x		x	x				x	x
<i>Amaioua guianensis</i> Aubl.	0	N				x	x		x			x	x x
<i>Augusta longifolia</i> (Spreng.) Rehder	0						x		x	x			
<i>Bathysa australis</i> (A.St.-Hil.) K.Schum.	0	N				x	x		x				x
<i>Bathysa mendoncae</i> i K.Schum.	0	N	x	x		x	x	x					x x
<i>Bathysa nicholsonii</i> K.Schum.	0	N	x	x			x	x	x	x			x
<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll.Arg.	0				x								
<i>Coutarea hexandra</i> (Jacq.) K.Schum.	0	N			x		x		x				x
<i>Famea hyacinthina</i> Mart.	0									x		x	x
<i>Famea latifolia</i> (Cham. & Schltdl.) DC.	0	N											x
<i>Famea multiflora</i> A.Rich.	0												x
<i>Ferdinandusa speciosa</i> Pohl	0	N											x
<i>Genipa americana</i> L.	0		x	x		x		x					
<i>Genipa infundibuliformis</i> Zappi & Semir	0											x	
<i>Guettarda uruguensis</i> Cham. & Schltdl.	0	T	x			x		x	x	x	x		x x x
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	0												x
<i>Ixora gardneriana</i> Benth.	0	P						x					
<i>Ixora venulosa</i> Benth.	0	P						x					x
<i>Ixora brevifolia</i> Benth.	0							x			x	x	x
<i>Molopanthera paniculata</i> Turcz.	0										x		
<i>Palicourea crocea</i> (Sw.) Roem. & Schult.	0												x
<i>Palicourea croceoides</i> Desv.	0		x	x				x					
<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Schult.	0	A				x		x					x
<i>Psychotria capitata</i> Ruiz & Pav.	0								x	x		x	
<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	0	P	x	x	x		x	x	x		x	x	x

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Psychotria hastisepala</i> Müll.Arg.	0	P					x		x				x		
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	0														x
<i>Psychotria nuda</i> (Cham. & Schltdl.) Wawra	0	P					x		x						
<i>Psychotria nemorosa</i> Gardner	0	P											x		
<i>Psychotria vellosiana</i> Benth.	0	P			x	x	x	x	x			x	x	x	x
<i>Palicourea tetraphylla</i> Cham. & Schltdl.	0	N											x		
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	0	P		x	x	x			x			x	x		
<i>Remijia ferruginea</i> (A.St.-Hil.) DC.	0		x												
<i>Rudgea jasminoides</i> (Cham.) Müll.Arg.	0	N		x			x	x				x	x	x	
<i>Rudgea recurva</i> Müll.Arg.	0							x							
<i>Rudgea viburnoides</i> (Cham.) Benth.	0	N							x				x		
<i>Simira sampaioana</i> (Standl.) Steyererm.	0	N			x				x	x					
Rutaceae															
<i>Almeidea rubra</i> A.St.-Hil.	0													x	
<i>Balfourodendron riedelianum</i> (Engl.) Engl.	0		x												
<i>Dictyoloma vandellianum</i> A.Juss.	0	N				x		x	x		x		x		
<i>Esenbeckia febrifuga</i> (A. St.Hil.) A.Juss. ex Mart.	0	N							x			x		x	x
<i>Esenbeckia grandiflora</i> Mart.	0	N					x		x					x	x
<i>Galipea jasminiflora</i> (A. St.-Hil.) Engl.	0	N	x								x			x	
<i>Hortia brasiliensis</i> Vand. ex DC.	0	N				x	x	x	x	x			x	x	x
<i>Metrodorea nigra</i> A. St.-Hil.	0		x		x		x				x		x		
<i>Metrodorea stipularis</i> Mart.	0	N												x	
<i>Neoraputia alba</i> (Nees) Emmerich	0		x	x		x	x								
<i>Pilocarpus giganteus</i> Engl.	0	N					x		x	x			x		
<i>Pilocarpus pennatifolius</i> Lem.	0									x					
<i>Pilocarpus spicatus</i> A. St.-Hil.	0					x									
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	1 (p c)	P			x								x	x	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	1 (p c)	P			x									x	x
<i>Zanthoxylum monogynum</i> A. St.-Hil.	0 (si)														x
<i>Zanthoxylum petiolare</i> A. St.-Hil. & Tul.	1 (m c)				x					x	x				
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i> Lam.	1 (c, d)	P		x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	0	P	x							x			x	x	
<i>Zanthoxylum tingoassuiba</i> A. St.-Hil.	0			x	x		x	x				x			
Salicaceae															
<i>Banara serrata</i> (Vell.) Warb.	1 (se)						x							x	
<i>Casearia arborea</i> (Rich.) Urb.	1 (se, c)	P				x	x	x	x	x			x	x	x
<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	1 (p c)					x			x		x				

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Casearia decandra</i> Jacq.	1 (p se)	P	x			x		x		x			x	x	
<i>Casearia grandiflora</i> Cambess.	1 (m se, c)	P				x				x			x	x	x
<i>Casearia guianensis</i> (Aubl.) Urb.	1 (m c)			x	x	x		x		x					
<i>Casearia javitensis</i> Kunth	1 (m c)									x			x		
<i>Casearia lasiophylla</i> Eichler	1 (m se)													x	
<i>Casearia mariquitensis</i> Kunth	1 (m se, c)			x		x		x							
<i>Casearia obliqua</i> Spreng.	1 (c, se)	P								x				x	
<i>Casearia pauciflora</i> Cambess.	1 (p c)		x												
<i>Casearia rufescens</i> Cambess.	1 (p c)				x					x	x		x		
<i>Casearia rupestris</i> Eichler	1 (m c)	P												x	
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	1 (m c, se)	P		x	x	x	x	x	x	x	x		x	x	x
<i>Casearia ulmifolia</i> Vahl	1 (c)	P	x	x		x	x	x	x	x			x		x
<i>Macrothumia kuhlmannii</i> (Sleumer) M.H.Alford	1 (p c)						x								
<i>Prockia crucis</i> P.Browne ex L.	1 (d)							x							x
<i>Xylosma ciliatifolia</i> (Clos) Eichler	1 (m c, se)	T											x	x	x
<i>Xylosma prockia</i> (Turcz.) Turcz.	1 (m c, se)		x				x		x					x	
Sapindaceae															
<i>Allophylus semidentatus</i> (Miq.) Radlk.	1 (m c)							x	x	x					
<i>Allophylus sericeus</i> Radlk.	1 (m d)	P		x		x			x		x			x	
<i>Cupania emarginata</i> Cambess.	0 (si)	N					x		x	x			x	x	x
<i>Cupania oblongifolia</i> Mart.	0		x	x	x			x	x	x			x		
<i>Cupania paniculata</i> Cambess.	1 (m c)														
<i>Cupania racemosa</i> (Vell.) Radlk.	1 (se, c)	N	x	x	x	x		x	x			x	x	x	
<i>Cupania rubiginosa</i> (Poir.) Radlk.	1 (m c)		x												
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	1 (c)	N					x						x	x	x
<i>Diatenopteryx sorbifolia</i> Radlk.	1 (c)								x						
<i>Dilodendron bipinnatum</i> Radlk.	1 (c, d)					x					x		x	x	
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	0 (si)	N					x	x	x	x	x	x	x	x	x
<i>Matayba guianensis</i> Aubl.	0	N	x	x				x	x		x	x	x	x	x
<i>Matayba juglandifolia</i> (Cambess.) Radlk.	0 (si)	N											x	x	
<i>Matayba mollis</i> Radlk.	0													x	
<i>Talisia subalbans</i> Radlk.	0		x	x											
<i>Toulicia laevigata</i> Radlk.	1 (dt c)					x	x			x		x	x		
Sapotaceae															
<i>Chrysophyllum flexuosum</i> Mart.	0 (si)							x							
<i>Chrysophyllum gonocarpum</i> (Mart. & Eichl.) Engl.	0	P	x	x		x	x			x	x	x		x	x
<i>Chrysophyllum lucentifolium</i> Cronq.	0		x	x	x	x	x			x					

Apêndice 3. Lista geral das espécies modernas da flora arbórea do sudeste do Brasil, utilizadas na LMA.

<i>Chrysophyllum marginatum</i> (Hook. & Arn.) Radlk.	0	P					x	x				x		x	x		x
<i>Chrysophyllum splendens</i> Spreng.	0		x			x	x		x								
<i>Ecclinusa ramiflora</i> Mart.	0					x	x										
<i>Micropholis crassipedicelata</i> (Mart. & Eichler) Pierre	0						x										
<i>Micropholis gardneriana</i> (A.DC.) Pierre	0	N		x			x				x			x	x		
<i>Micropholis venulosa</i> (Mart. & Eichler) Pierre	0	N						x	x		x	x	x			x	
<i>Pouteria caimito</i> (Ruiz & Pav.) Radlk.	0		x	x			x	x							x		
<i>Pouteria gardneri</i> (Mart. & Miq.) Baehni	0 (si)	P			x						x	x		x	x		x
<i>Pouteria gardneriana</i> (A.DC.) Radlk.	0											x					
<i>Pouteria glomerata</i> (Miq.) Radlk.	1 (m c)			x		x				x							
<i>Pouteria ramiflora</i> (Mart.) Radlk.	0														x		
<i>Pouteria torta</i> (Mart.) Radlk.	0											x					
<i>Pouteria venosa</i> (Mart.) Baehni	0							x									
Schoepfiaceae																	
<i>Schoepfia brasiliensis</i> A.DC.	0			x	x	x		x						x			
Simaroubaceae																	
<i>Simaba glabra</i> Engl.	0				x												
<i>Simarouba amara</i> Aubl.	0					x	x										
<i>Simarouba versicolor</i> A. St.-Hil.	0														x		
Siparunaceae																	
<i>Siparuna brasiliensis</i> (Spreng.) A.DC.	1 (m c)	N				x					x						
<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	0	N		x		x	x	x	x	x	x	x		x	x	x	x
<i>Siparuna reginae</i> (Tul.) A.DC.	0	N				x	x	x	x		x					x	
Solanaceae																	
<i>Aureliana velutina</i> Sendt.	0 (e, si)							x									
<i>Brunfelsia brasiliensis</i> (Spreng.) L.B.Sm. & Downs	0														x		
<i>Brunfelsia uniflora</i> (Pohl) D.Don	0												x				
<i>Cestrum axillare</i> Vell.	0												x				
<i>Cestrum bracteatum</i> Link & Otto	0								x								
<i>Cestrum schlechtendalii</i> G.Don	0	N								x	x					x	
<i>Solanum cernuum</i> Vell.	0 (si)	C		x		x			x	x				x		x	x
<i>Solanum granulosoaleprosum</i> Dunal	0 (si)	C							x		x					x	x
<i>Solanum leucodendron</i> Sendtn.	0	C							x		x			x			
<i>Solanum pseudoquina</i> A. St.-Hil.	0					x											
<i>Solanum swartzianum</i> Roem. & Schult.	0	C					x		x							x	x
Styracaceae																	
<i>Styrax camporum</i> Pohl	0 (si)												x		x		

[illegible]

Apêndice 4. Relações filogenéticas entre grupos e ordens de APG III.

Apêndice 4. Quadro-resumo das relações filogenéticas entre os grupos e as ordens de angiospermas reconhecidas por APG III (2009). (*) ordens contendo representantes fósseis descritos no presente estudo e/ou discutidas ao longo do texto da presente tese (figura reproduzida e modificada de APG III, 2009, pág. 108).

