

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

**VARIAÇÃO DAS FREQUÊNCIAS ESTOMÁTICAS EM FOLHAS DE
GLOSSOPTERIS NO PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ (FORMAÇÃO RIO
BONITO) E SUA RELAÇÃO COM NÍVEIS PALEOATMOSFÉRICOS DE CO₂**

ISABELA DEGANI SCHMIDT

ORIENTADORA – Prof^ª. Dr^ª. Margot Guerra Sommer

Porto Alegre – 2010

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

**VARIAÇÃO DAS FREQUÊNCIAS ESTOMÁTICAS EM FOLHAS DE
GLOSSOPTERIS NO PERMIANO DA BACIA DO PARANÁ (FORMAÇÃO RIO
BONITO) E SUA RELAÇÃO COM NÍVEIS PALEOATMOSFÉRICOS DE CO₂**

ISABELA DEGANI SCHMIDT

ORIENTADORA – Prof^a. Dr^a. Margot Guerra Sommer

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. André Jasper - Programa de Pós-Graduação em Ambiente e
Desenvolvimento, UNIVATES, Lajeado-RS

Prof. Dr. Carlos Eduardo Lucas Vieira - Centro de Ciências Exatas e
Tecnológicas, UNISINOS, São Leopoldo-RS

Prof^a. Dr^a. Etiene Fabbrin Pires, Curso de Ciências Biológicas, UFT, Porto
Nacional-TO

Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito parcial para a obtenção
do Título de Mestre em Geociências.

Schmidt, Isabela Degani

Variação das frequências estomáticas em folhas de
Glossopteris no Permiano da Bacia do Paraná (Formação Rio
Bonito) e sua relação com níveis paleoatmosféricos de CO₂. -
Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2010.

[126 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande
do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em
Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2010.

Orientação: Prof^a. Dr^a. Margot Guerra Sommer

1. Paleobotânica. 2. Paleoclima. 3. Folhas fósseis.
4. Gondwana. I. Título.

Catálogo na Publicação
Biblioteca Geociências - UFRGS
Miriam Alves CRB 10/1947

A meu marido, Norman, cujo apoio irrestrito tornou possível o desenvolvimento desta pesquisa, dedico esta dissertação.

AGRADECIMENTOS

Expresso, aqui, meu agradecimento às pessoas e instituições que contribuíram para o desenvolvimento da presente pesquisa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro (processos 471845/2007-8 e 565586/2008-4).

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências – PPGGeo/IG-UFRGS, pelo apoio institucional, especialmente nas pessoas do Prof. Dr. Léo A. Hartmann, ex-Coordenador do PPGGeo, do atual Coordenador Prof. Dr. Elírio E. Toldo Jr., do Secretário Roberto Martins Pereira e da Auxiliar Administrativa, Letícia Barbosa, pelo apoio institucional e esclarecimentos prestados e do motorista Cláudio Santana Lopes, pelo companheirismo em campo.

A todos os colegas e professores dos Institutos de Biociências e Geociências desta Universidade, em especial do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia e PPGGeo/IG-UFRGS, com quem o contato foi de fundamental importância para minha formação.

À Companhia de Pesquisas e Lavras Minerais - COPELMI, nas pessoas do Gerente de Operações, Eng^o. de Minas Alexandre Grigorieff, por permitir a visita à Mina do Faxinal para os trabalhos de campo e coleta de amostras; do Geólogo de Carvão Gustavo Bastiani, por conduzir-nos ao leito de tonstein da Mina do Faxinal, inteirando-nos de relevantes informações desta ocorrência e do Supervisor da Mina do Faxinal Eraldo José de Lima, pelo empenho e prestimosa ajuda durante os trabalhos de campo junto às frentes de lavras, viabilizando a nossa amostragem e propiciando-nos uma visão ampla das relações do tonstein com sequência portadora de carvões aflorantes nos cortes.

Ao CPGq/IG-UFRGS e ao CECO/IG-UFRGS, por proporcionarem a infra-estrutura necessária para o preparo químico do material aqui estudado, especialmente nas pessoas do Prof. Dr. Norberto Dani, Coordenador do CPGq e do Técnico Administrativo Júlio Cezar da Rosa, do Prof. Dr. Iran C. Stalliviere Corrêa, diretor do CECO, do Técnico em Geologia Gilberto Silveira dos Santos e da Auxiliar Técnica de Laboratório Camila dos Santos Souza Nascimento.

Ao Laboratório de Paleobotânica e Palinologia – GSA/IGc-USP por proporcionar a infra-estrutura necessária para as análises microscópicas do material aqui

estudado, especialmente nas pessoas da Prof^a. Dr^a. Mary Elizabeth C. Bernardes de Oliveira, suas orientandas, biólogas Fabíola F. Braz e Paula Sucerquia, e secretária, Isa Mendes. A todas elas um agradecimento especial pela amizade e calorosa acolhida que deixa muitas saudades. Agradeço também à Ivone C. Gonzales, curadora da coleção paleontológica e ao acadêmico Wilson Soares Jr. pelo auxílio prestado.

Ao Dr. Pedro Raúl Gutiérrez, do Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia, Divisão de Paleobotânica, Seção de Paleopalinologia, pelo acolhimento durante minha busca pelas cutículas permianas preservadas para comparação com meus fósseis. Trabalhar com ele no laboratório foi de fundamental importância para que eu viesse a desenvolver o método ideal de preparação química do material. Agradeço também à sua equipe, especialmente à Bárbara Cariglino e Eliana Coturel, pela amizade, companheirismo, intercâmbio de material bibliográfico e disponibilização de material para testes químicos.

Ao Dr. Eduardo Morel, da Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, chefe da Divisão de Paleobotânica, pelo acesso à coleção.

À minha estimadíssima orientadora, Margot Guerra Sommer, pela confiança, amizade e generosidade a mim dedicadas em meio a momentos difíceis de sua vida.

À pesquisadora Miriam Cazzulo Klepzig, pelo incentivo constante e pela amizade.

Às colegas Tatiana Pastro Bardola, pelo auxílio em campo e além; Giovana Pujol Veeck, pelo auxílio em campo e na primeira etapa de preparo laboratorial; Margarete Wagner Simas, por auxílio em campo, fornecimento de bibliografia e explicações geológicas e Gabrielli Gadens Marcon, pelo apoio durante a correria de finalização. Um agradecimento especial à querida colega de graduação e pós-graduação Esther R. S. Pinheiro, pela amizade e dicas de estatística.

À Prof^a. Dr^a. Maria do Carmo Ruaro Peralba, Diretora do Centro de Gestão e Tratamento de Resíduos Químicos – CGTRQ/IQ-UFRGS, pelo auxílio na obtenção de produtos químicos para o preparo do material aqui estudado.

Ao Prof. Dr. Jorge E. de Araújo Mariath do Departamento de Botânica/IB-UFRGS por fornecimento de material bibliográfico e sugestões de técnicas de análise.

À minha família, Vera, João, Patrícia e Giovanni, mãe, pai, irmã e irmão, pelo apoio irrestrito e incondicional, pela amizade, amor, estímulo e presença constante.

Um especial agradecimento à minha mãe, por me proporcionar em cada almoço um banquete e tão necessários momentos de descontração.

Ao meu querido primo, João Roberto, que me enviou artigos científicos, de forma incansável e imperturbável, da sua universidade na Europa, sem os quais eu jamais teria atingindo a quantidade de leitura que considerei necessária para o desenvolvimento deste trabalho.

Às minhas queridas amigas Cynthia, Dana, Karen, Mary e Susan, pelo envio de artigos e materiais, pelas correções do inglês e pela amizade para além de fronteiras geográficas.

À minha querida amiga Ada e marido Geraldo, por estarem perto quando eu estava longe de casa, tornando alegres os momentos difíceis.

Por último, por ser mais importante, agradeço a meu marido Norman, por tudo.

“The scientific investigation of fossil plants is on the threshold of an exciting new era, a grand synthesis illuminating new chapters in the inseparable stories of plant evolution and Earth’s environmental history. [...] To be sure, plant evolution, global climate change and the theory of plate tectonics are all elements that form a crucial part of what the new science is about.”
(David Beerling)

RESUMO

Está demonstrado em plantas atuais que níveis atmosféricos de CO₂ e frequência estomática estão inversamente correlacionados. A utilização de dados estomáticos na calibração das curvas de CO₂ paleoatmosférico do Fanerozoico tem sido eficiente não apenas para o Cenozoico, mas também apresenta excelente correspondência desde o Eodevoniano. Cutículas de glossopterídeas provenientes das jazidas de carvão de Faxinal (RS) e Figueira (PR), incluídas em níveis estratigráficos distintos da Formação Rio Bonito (Sakmariano e Artinskiano respectivamente), viabilizaram análises para floras desenvolvidas sob a vigência de megaciclo *icehouse*. Cabe ressaltar que o uso de glossopterídeas, classificadas dentro do grupo extinto das Pteridospermophyta, esbarra na impossibilidade de se estabelecer um equivalente ecológico atual, dada a ausência de relações taxonômicas, estruturais e ecológicas com grupos vivos. Portanto, optou-se por uma abordagem proposta por outros autores como alternativa para diferentes grupos de pteridospermas, que consistiu em comparar entre si resultados de análises estomáticas na morfo-espécie *Glossopteris communis* Feistmantel procedente de distintos níveis associados a carvões na Bacia do Paraná. O objetivo geral do presente estudo foi estabelecer possíveis relações entre os padrões estomáticos calculados e flutuações nos teores de CO₂ paleoatmosférico. A metodologia consistiu em resgatar mecanica e quimicamente as cutículas da rocha matriz, clareá-las em solução de Schulze e montá-las em lâminas de gelatina glicerinada para observação em microscopia de luz transmitida. A observação deu-se com auxílio de filtro de contraste por interferência diferencial e as contagens foram feitas com o auxílio de programa para análise de imagens. As técnicas de estudo compreenderam cálculos de densidade estomática (DE- número de estômatos por unidade de área da folha) e índice estomático (IE- percentual de estômatos sobre o total de células epidérmicas). Os resultados obtidos foram de DE média= 234,73 e IE médio= 15,7 para a jazida de Faxinal (Sakmariano) e de DE média= 284,14 e IE= 18,9 para a jazida de Figueira (Artinskiano). Esses valores enquadram-se dentro da curva global de CO₂ atmosférico para o Fanerozoico (modelo GEOCARB). As frequências estomáticas mais baixas das folhas do Faxinal com relação às de Figueira foram relacionadas a processo de reversão temporária da tendência global de baixos teores de CO₂ atmosférico para a base do Permiano. Essa reversão é atribuída à provável influência de fatores paleoecológicos locais relativos à grande

extensão das turfeiras na parte sul da bacia, responsável pela emissão em larga escala de gases-estufa. Além disso, a flora de Faxinal está preservada em uma camada de tonstein, registro de atividade vulcânica que poderia ter afetado os níveis de CO₂. Por outro lado, as turfeiras de registro muito esparsas ocorrentes no nordeste da bacia, em intervalo mais jovem, por sua pequena extensão e ausência de indícios de vulcanismo, não alteraram o padrão paleoatmosférico. Estudos focados no final do Paleozoico têm especial relevância porque, nesse intervalo vigoravam, nas diferentes paleolatitudes, condições ambientais análogas às que ocorrem na atualidade, como a existência de calotas de gelo nos pólos e períodos de aquecimento global.

Palavras-chave: equivalente paleoclimático para CO₂; pteridospermas, cutículas, folhas fósseis, floras formadoras de turfa, Gondwana, paleobotânica

ABSTRACT

In extant plants stomatal frequency and the concentration of the atmospheric CO₂ have been shown to correlate inversely. The use of stomatal data to calibrate Phanerozoic paleoatmospheric CO₂ curves has been considered a reliable technique not only for the Cenozoic estimates but also for results obtained since the Early Devonian. Glossopterid cuticles from Faxinal and Figueira coalfields (respectively in Rio Grande do Sul and Paraná States) from distinct stratigraphic levels in the Rio Bonito Formation allowed stomatal counting for floras developed under icehouse megacycle. However, it is important to highlight that the efficiency of *Glossopteris*, classified in the extinct group of Pteridospermophyta, is restricted as paleo-CO₂ proxy for the Paleozoic due to the difficulty of establishing a nearest living equivalent for it, given the lack of taxonomic, structural and ecological relationships with extant groups. Thus it was here adopted an alternative approach proposed by different authors analyzing other groups of pteridosperms, which consists in comparing results obtained from the morphospecies *Glossopteris communis* Feistmantel between two different coal levels in the Paraná Basin. The general aim of this study was to establish possible relations between the calculated stomatal patterns and the fluctuation in the paleoatmospheric CO₂ levels. The methodology consisted in mechanically and chemically isolating the cuticles from the matrix rock, bleaching them with Schulze solution and then mounting glycerin jelly slides for observation in transmitted light microscopy. The microscopic observation was made using a differential interference contrast filter and the counting was carried out with the help of software for image analysis. The study techniques included the calculation of stomatal densities (SD- number of stomata per foliar area unit) and of stomatal indices (SI- a ratio of the number of the stomata to the total number of epidermal cells). The results were mean SD= 234.73 and mean SI= 15.7 in Faxinal coalfield (Sakmarian) and mean SD= 284.14 and SI= 18.9 in Figueira coalfield (Artinskian). These values agree with the curve of global atmospheric CO₂ for the Phanerozoic (GEOCARB model). The lower stomatal frequencies detected at the climax of the coal interval (Faxinal coalfield, Sakmarian) when compared to the higher ones obtained in leaves from a younger interval (Figueira coalfield, Artinskian) could be attributed to temporarily high levels of atmospheric CO₂. Therefore, the occurrence of an extensive peat generating event at the southern part of the basin and the consequent

greenhouse gases emissions from this environment may have been enough to reverse regionally and temporarily the reduction trend in atmospheric CO₂. Additionally, the Faxinal flora is preserved in a tonstein layer, which is a record of a volcanic activity that could also imply a rise in atmospheric CO₂. During the Artinskian, the scarce generation of peat mires, as revealed by the occurrence of thin and discontinuous coal layers, and the lack of volcanism evidences would be insufficient to affect the general low CO₂ trend. Studies focused in the Late Paleozoic are especially relevant because of the presently shared icehouse climate with glacial-interglacial cyclicity which includes times of global warming.

Keywords: paleo-CO₂ proxy; pteridosperms, cuticles, fossil leaves, peat-forming floras, Gondwana, paleobotany

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

1	Representação diagramática do aparelho estomático	21
2	Morfologia e ontogênese dos estômatos	23
3	Dados estomáticos sobrepostos à curva de CO ₂ modelada para o Fanerozoico	25
4	Mapa geológico esquemático da Bacia do Paraná	33
5	Carta cronoestratigráfica simplificada da sucessão Neocarbonífero/ Permiano da borda leste da Bacia do Paraná	37
6	Rochas portando compressões foliares de <i>Glossopteris</i>	39
7	Schematic geological map showing the main Supersequences of the Paraná Basin	63
8	Simplified chronostratigraphic chart of the Late Carboniferous/ Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin	66
9	Rock slabs bearing compressed fragments of <i>Glossopteris</i> leaves	68
10	Stomatal pattern of <i>Glossopteris communis</i>	70
11	Trends of stomatal density and index in <i>Glossopteris communis</i> observed in the Sakmarian (Faxinal coalfield) to Artinskian (Figueira coalfield) of the Paraná Basin, Brazil	70
12	Padrão estomático em <i>Glossopteris communis</i>	87
13	Tendências da densidade e índice estomáticos em <i>Glossopteris</i> <i>communis</i>	88

LISTA DE TABELAS

1	Calculation results of epidermal cell density, stomatal density and stomatal index	71
2	Results of ANOVA data analysis	71
3	Resultados para densidade de células epidérmicas, densidade e índice estomáticos	89
4	Resultados da análise estatística ANOVA	90

LISTA DE ABREVIATURAS

DE –	Densidade estomática
DEp –	Densidade de células epidérmicas
Ga -	Bilhões de anos
IE –	Índice estomático
LPTS -	<i>Late Paleozoic Third-Order Sequence</i>
Ma-	Milhões de anos
NLE –	<i>Nearest living equivalent</i>
NLR –	<i>Nearest living relative</i>
pCO ₂ –	Pressão parcial de CO ₂ na atmosfera
ppmV –	Partes por milhão em volume
RCO ₂ –	Razão de CO ₂
RE –	Razão estomática
Rubisco -	enzima ribulose-bisfosfato-carboxilase-oxidase

SUMÁRIO

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO	xvi
---	-----

CAPÍTULO 1

1	INTRODUÇÃO	19
1.1	PALEOBOTÂNICA, BIOMAS E PALEOCLIMA	19
1.2	PALEOBARÔMETROS DE CO ₂	20
1.2.1	Estômatos e níveis de CO ₂ atmosférico	20
1.2.1.1	<i>Frequência estomática</i>	22
1.3	ESTADO DA ARTE	25
1.3.1	Resultados obtidos para o Fanerozoico	25
1.3.1.1	<i>Quaternário</i>	26
1.3.1.2	<i>Cenozoico</i>	27
1.3.1.3	<i>Mesozoico</i>	28
1.3.1.4	<i>Paleozoico</i>	28
1.4	A Flora <i>Glossopteris</i>	30
1.5	DELIMITAÇÃO DO PROBLEMA	31
1.5.1	Problema	32
1.6	OBJETIVOS	32
1.7	SÍNTESE DO CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO E PALEOBOTÂNICO	32
1.8	MATERIAL E MÉTODOS	38
1.8.1	A cutícula vegetal	38
1.8.2	Material	38
1.8.3	Métodos	40
1.8.3.1	<i>Resgate do material</i>	40
1.8.3.2	<i>Clareamento de cutículas</i>	40
1.8.3.3	<i>Montagem de lâminas delgadas e observação</i>	41
1.8.3.4	<i>Cálculo da densidade estomática</i>	42
1.8.3.5	<i>Cálculo do índice estomático</i>	42
1.8.3.6	Análise estatística	43

REFERÊNCIAS	44
-------------------	----

CAPÍTULO 2

2	ARTIGO “Variation in stomatal frequency of <i>Glossopteris</i> leaves from the Lower Permian of Paraná Basin (Brazil)” ...	56
2.1	INTRODUCTION	59
2.1.2	The <i>Glossopteris</i> Flora	61
2.2	GEOLOGICAL AND PALEBOTANICAL SYNTHESIS	62
2.3	MATERIAL AND METHODS	66
2.3.1	Material	66
2.3.2	Methods	67
2.4	RESULTS	69
2.5	DISCUSSION	72
2.6	CONCLUSIONS	74
	REFERENCES	76

CAPÍTULO 3

3	CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
3.1	RESULTADOS	86
3.2	DISCUSSÃO	90
3.3	CONCLUSÕES	93
3.4	RECOMENDAÇÕES	94
	REFERÊNCIAS	95

ANEXOS

ANEXO A – Carta de recebimento do artigo submetido	99
ANEXO B – Artigo publicado em coautoria	101
ANEXO C – Certificado de apresentação oral PALEO RS 2009	118
ANEXO D – Resumo publicado PALEO RS 2009	120
ANEXO E – Perfil paleoecológico do tonstein da jazida do Faxinal	123
ANEXO F – Perfil paleoecológico e reconstituição da paleocomunidade	125

TEXTO EXPLICATIVO DA ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO

A presente dissertação foi elaborada na forma de artigo científico conforme Resolução da Câmara de Pós-Graduação/CEPE 093/07 (Redação e Publicação de Teses e Dissertações) e segundo normalização definida em 12 de março de 2008 pelo Programa de Pós-Graduação em Geociências/UFRGS para a apresentação de dissertações de mestrado na forma de artigo¹.

O Capítulo 1 consiste da Introdução organizada na seguinte sequência: estabelecimento de conceitos relevantes para o tema de estudo e amplo histórico da literatura disponível (estado da arte), culminando com a proposição do problema e exposição dos objetivos relacionados ao desenvolvimento do projeto de dissertação. Ainda neste capítulo são feitas as descrições do contexto geológico, do material estudado e da metodologia empregada. Ao final do Capítulo 1 apresentam-se as Referências pertinentes ao mesmo.

No Capítulo 2 está incluído o Artigo Científico intitulado *Variation in stomatal frequency of Glossopteris leaves from the Lower Permian of Paraná Basin (Brazil)*, elaborado durante o período de vinculação ao Programa de Pós-Graduação em Geociências e que foi submetido à Revista Brasileira de Paleontologia para publicação.

No Capítulo 3 apresentam-se as Considerações Finais sobre o assunto abordado, incluindo discussão e conclusões formuladas com base na integração dos resultados atingidos com o desenvolvimento do projeto de dissertação. As Referências específicas a este capítulo seguem ao final do mesmo.

Por fim, são apresentados os Anexos contendo a confirmação de recebimento de submissão do artigo, artigo publicado em coautoria e demais produções relacionadas ao tema aqui apresentado.

Este documento foi redigido em concordância com as regras do Novo Acordo Ortográfico da Língua Portuguesa de 1990, em vigor desde 1º de janeiro de 2009 e em período de transição até 31 de dezembro de 2012.

Foram seguidas as normas do *Guia de Apresentação de Referências, Citações em Documentos e Recomendações para Apresentação de Trabalhos*

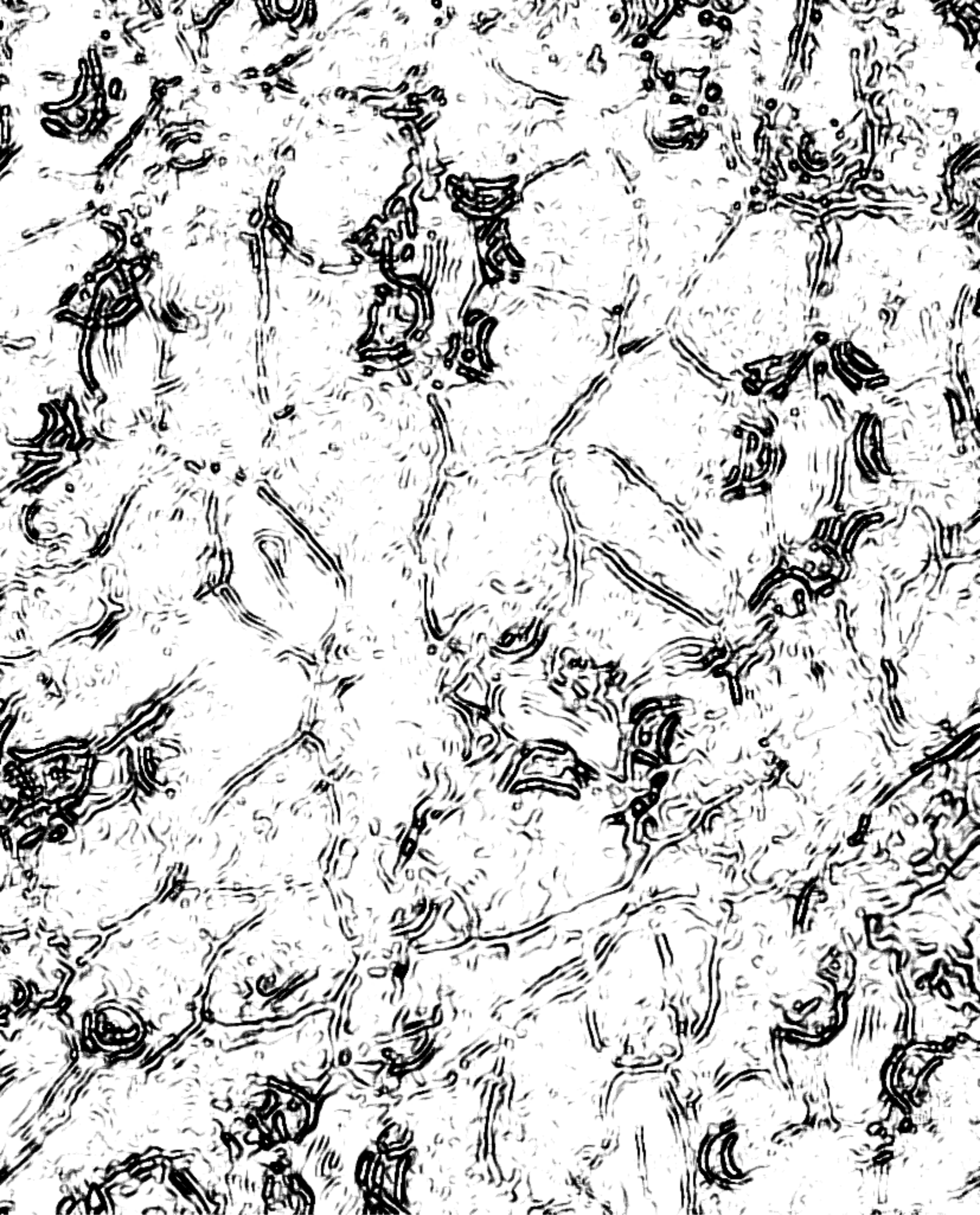
¹ Disponível em:

<<http://www.ufrgs.br/ppggeo/aNormasDisserta%C3%A7%C3%A3oArtigo12Mar%C3%A7o2008.doc>>. Acesso em 26 jul. 2010.

*Acadêmicos*² da Biblioteca do Instituto de Geociências desta Universidade, atualizada em outubro de 2008. Dúvidas e imprevistos foram sanados com base na compilação das normas da ABNT em França e Vasconcellos³ (2007), conforme referido pelo *Guia*.

² Disponível em <http://www.ufrgs.br/geociencias/bibgeo/index_arquivos/produtos.htm>. Acesso em 26 jul. 2010.

³ FRANÇA, J. L.; VASCONCELLOS, A. C. *Manual para Normalização de Publicações Técnico-Científicas*. 8. ed. Belo Horizonte: Ed. UFMG, 2007. 255 p.



Capítulo 1

1 INTRODUÇÃO

A necessidade de compreender o papel do CO₂ nas variações climáticas vem ganhando crescente importância, especialmente desde 1997, com o Protocolo de Kyoto e a publicação do relatório técnico do Painel Intergovernamental sobre Mudanças Climáticas (1997) recomendando a limitação de emissões de CO₂. A reconstrução do clima no Fanerozoico, baseada na curva de variação de CO₂ atmosférico, depende essencialmente da interpretação dos indicadores desse gás, sejam eles biológicos, sedimentológicos ou geoquímicos.

1.1 PALEOBOTÂNICA, BIOMAS E PALEOCLIMA

Chaloner e Creber (1990) fundamentam a importância da utilização de plantas fósseis para inferir sinais climáticos em evidências fornecidas pela localização dos grandes biomas atuais, coincidente com o sistema de zonas climáticas da Terra. Esses dados fornecem indícios importantes a respeito da influência decisiva do clima no controle da distribuição das comunidades vegetais.

De acordo com os autores, existem três sinais paleoclimáticos que podem fornecer indícios das condições sob as quais os organismos vegetais se desenvolveram e que podem ser inferidos a partir de plantas fósseis:

- a) o presente contexto climático de plantas atuais taxonomicamente relacionadas (*nearest living relative* – NLR);
- b) a fisionomia foliar;
- c) o xilema secundário, que reflete, pela presença ou ausência de anéis de crescimento, a sazonalidade (ou ausência desta) do ambiente.

McElwain e Chaloner (1995) introduziram, ainda, o conceito de *nearest living equivalent* (NLE), estabelecendo critérios de analogia estrutural e/ou ecológica para comparar plantas atuais e plantas extintas do Paleozoico e Mesozoico que não possuem representantes atuais taxonomicamente relacionados.

1.2 PALEOBARÔMETROS DE CO₂

Vários indicadores geológicos e paleobiológicos de concentração paleoatmosférica de CO₂ fornecem evidências de que os níveis deste gás flutuaram ao longo do tempo. Alguns autores denominam estes indicadores como “paleobarômetros” de CO₂ (RETALLACK, 2001; WILLIS; McELWAIN, 2002). Composição isotópica de paleossolos (CERLING, 1992; EKART *et al.*, 1999; MORA; DRIESE; COLARUSSO, 1996), alterações nas frequências estomáticas em cutículas de folhas fósseis (BEERLING *et al.*, 1993; McELWAIN; CHALONER, 1995; RETALLACK, 2001) e diversos indicadores marinhos isotópicos (PAGANI; FREEMAN; ARTHUR, 1999; PEARSON; PALMER, 1999) são alguns exemplos de paleobarômetros utilizados para calibrar as estimativas de modelagens do ciclo de carbono (BERNER, 1991, 1994, 2006) na tentativa de reconstruir o clima na Terra.

1.2.1 Estômatos e níveis de CO₂ atmosférico

A possibilidade de estabelecer vínculos entre o fenômeno *greenhouse* e o aumento da concentração de CO₂ na atmosfera confere especial relevância aos dados obtidos pela análise estomática de plantas fósseis (BERNER, 1998), caracterizando-as como fitopaleobarômetros. Devido à atuação na fixação fotossintética do carbono, as plantas terrestres são o elo mais importante entre a atmosfera e a biota e representam uma ferramenta em potencial a ser explorada na busca por assinaturas paleoatmosféricas (VAN DER BURGH *et al.*, 1993).

Segundo Niklas (1997), o surgimento de estômatos no registro fóssil remonta à transição entre o Siluriano e o Devoniano, e representa uma adaptação fundamental para a “conquista da atmosfera” pelas plantas, mantendo o equilíbrio entre difusão de gases e perda de água.

A epiderme das folhas de plantas terrestres é recoberta por uma camada externa mais ou menos impermeável, a cutícula. Ela regula a perda de vapor d'água e também a entrada de CO₂ para fotossíntese. Os estômatos são as estruturas epidérmicas que possibilitam essa comunicação entre interior foliar e ambiente externo. Em curto

prazo, a variação na abertura do ostíolo otimiza os processos de troca entre planta e ambiente (TICHÁ, 1982).

Um estômato consiste de duas células-guarda que delimitam o ostíolo ao centro. As células epidérmicas adjacentes às células-guarda, quando diferem em formato, tamanho e disposição das outras células epidérmicas, são denominadas de células subsidiárias. Complexo ou aparelho estomático (FIG. 1) são termos utilizados para designar o conjunto de células-guarda e subsidiárias adjacentes (ALQUINI *et al.*, 2003). O mecanismo de controle de abertura e fechamento do ostíolo reside na variação de turgor das células-guarda (CUTTER, 1986).

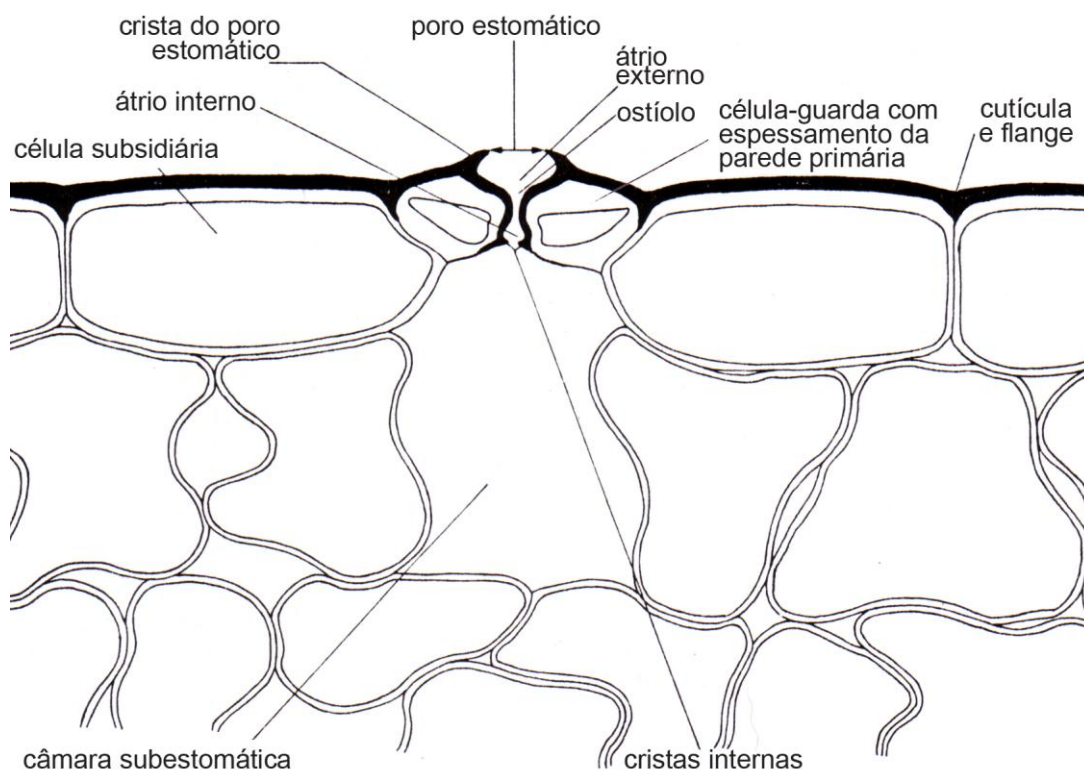


FIGURA 1- Representação diagramática do aparelho estomático:
seção transversal média

FONTE: WILKINSON, 1979, p. 97 (modif.).

As células-guarda originam-se de uma divisão assimétrica da célula epidérmica ou protodérmica, cuja célula menor resultante é a célula-mãe (ou inicial) das células-guarda (CUTTER, 1986).

Ontogeneticamente, a Paleobotânica utiliza a classificação de Florin (1931), que separou os estômatos em haploquéricos e sindetoquéricos. No primeiro tipo, apenas as células-guarda originam-se da inicial estomática, enquanto que as subsidiárias originam-se de células epidérmicas adjacentes. No segundo tipo, a inicial estomática,

além de originar as células-guarda, também origina as subsidiárias adjacentes (MEYEN, 1987).

A Botânica moderna utiliza a classificação de Pant (1965), que dividiu os estômatos em perígeno (haploquélido), mesógeno e mesoperígeno (sindetoquélidos), conforme exposto por Meyen (1987). Quando as células subsidiárias têm a mesma origem das células-guarda, o estômato é denominado mesógeno; quando as subsidiárias têm origem de células protodérmicas adjacentes à célula-mãe (inicial) das células-guarda, o estômato é chamado de perígeno e, quando a origem é mista, denomina-se mesoperígeno (ALQUINI *et al.*, 2003).

Fryns-Claessens e Van Cotthem (1973) combinam as classificações morfológica (FIG. 2, k-q) e ontogenética (FIG. 2, h-j), criando um complexo sistema que contém 6 tipos perígenos, 9 tipos mesoperígenos e 11 tipos mesógenos.

A FIG. 2 ilustra os padrões morfológicos e ontogenéticos dos estômatos.

1.2.1.1 Frequência estomática

Estudos em plantas atuais levaram à constatação de que existe uma correlação inversa entre frequência estomática e níveis de CO₂ atmosférico para a maioria das plantas terrestres (WOODWARD, 1987). Ou seja, quando há abundância deste gás na atmosfera, as plantas necessitam de poucos estômatos para atingir taxas ótimas de fotossíntese. Já quando há menor pressão parcial de CO₂ (pCO₂), a quantidade de estômatos necessários para manter níveis ideais de captação de CO₂ é maior.

Análises de dados estomáticos demonstraram que estas premissas coadunam-se com modelos que estimam altas concentrações de CO₂ que contribuíram para o aumento do efeito *greenhouse* no Eodevoniano. No Neocarbonífero, os níveis de CO₂ reduziram-se a um décimo da concentração do período precedente, sendo semelhantes aos teores atuais, conduzindo ao estabelecimento de estágio *icehouse*. Os altos valores de frequências estomáticas obtidos nas plantas do Neocarbonífero, contrastando com os baixos valores resultantes para o Eodevoniano, constituem-se em fortes evidências de que já no Paleozoico as plantas estavam fisiologicamente relacionadas a concentrações de CO₂ atmosférico (McELWAIN; CHALONER, 1995).

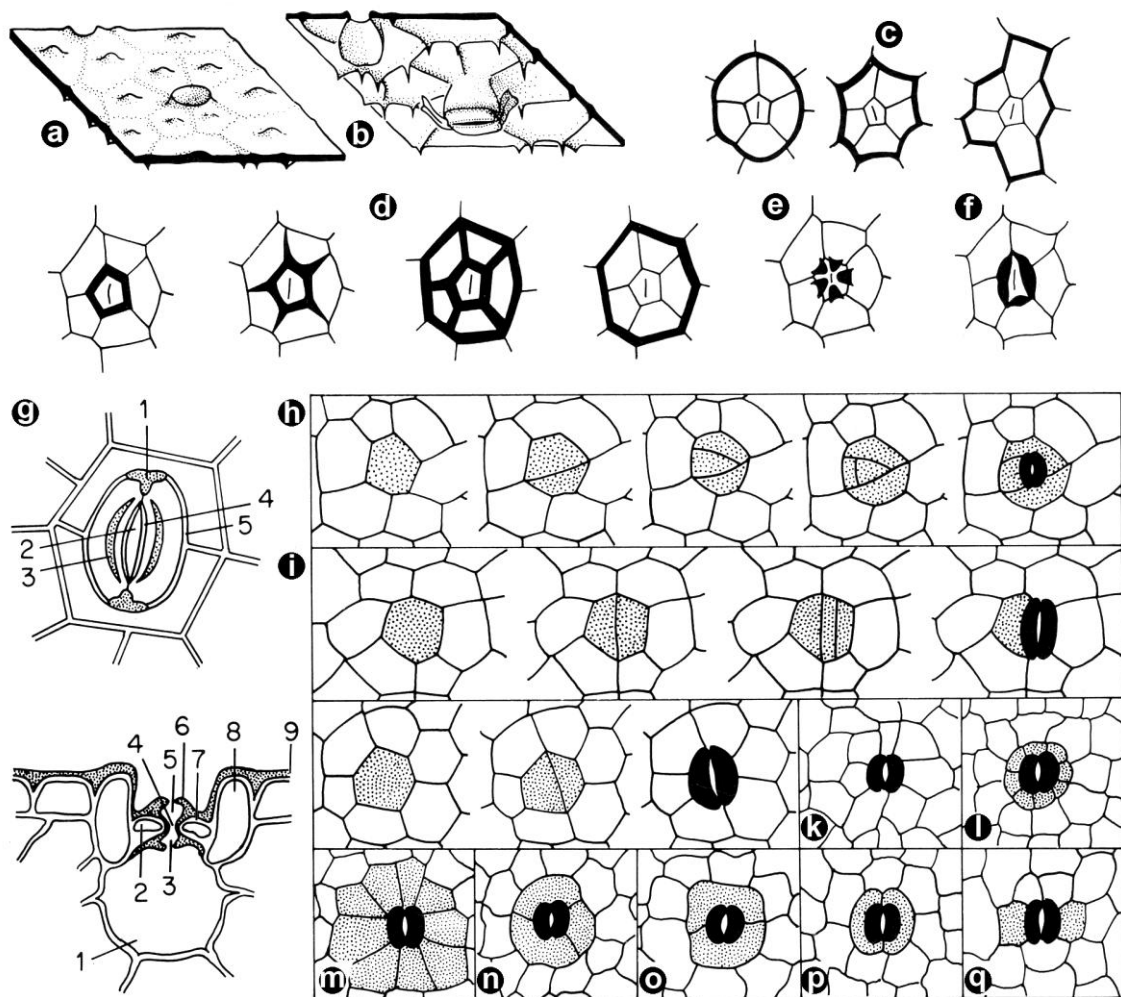


FIGURA 2 – Morfologia e ontogênese dos estômatos:

- a)** molde de estrutura epidérmica em cutícula, vista externa e
b) vista interna (dois estômatos estão ilustrados em um dos quais as células-guarda estão suprimidas)
c) alguns contornos de estômatos
d) diferentes tipos de cutinização de células subsidiárias (proximal, estrelada, concêntrica, distal)
e) papilas proximais em células subsidiárias
f) “lábios” em células subsidiárias
g) estômato em seção frontal e transversal mediana
ilustração superior:
1) espessamento em T nas regiões polares das células-guarda, **2)** poro estomático, **3)** crista externa, **4)** parede do poro e **5)** parede epidérmica das células-guarda
ilustração inferior:
1) câmara subestomática, **2)** célula-guarda, **3)** átrio interno, **4)** ostíolo, **5)** átrio externo, **6)** crista estomática, **7)** espessamento da parede primária da célula-guarda, **8)** célula subsidiária, **9)** cutícula (pontilhado)
h-j) classificação ontogenética (células-guarda em preto e subsidiárias pontilhadas): **h)** mesógeno, **i)** mesoperígeno e **j)** perígeno
k-q) exemplos de classificação morfológica (células-guarda em preto e subsidiárias pontilhadas): **k)** anomocítico; **l)** ciclocítico; **m)** actinocítico; **n)** anisocítico; **o)** diacítico; **p)** paracítico; **q)** braquiparacítico.

FONTE: MEYEN, 1987, p. 264 (modif.).

Estes resultados vieram a corroborar a tendência estabelecida pela curva de níveis de CO₂ modelada para o Fanerozoico, indicando que as plantas se adaptaram à redução dos teores de CO₂ atmosférico através do aumento da frequência estomática.

Outras variáveis, sejam ambientais, espécie-específicas ou individuais, podem afetar os parâmetros estomáticos. No entanto, já foi demonstrado que fatores como umidade, estresse hídrico e temperatura têm influência apenas no tamanho das células, sem interferir na quantidade de iniciais estomáticas (SALISBURY, 1927), afetando unicamente a densidade de estômatos na superfície foliar. Logo, a densidade estomática (DE) é uma função relacionada simultaneamente ao número de estômatos e à dimensão das células da epiderme. Essa dimensão, portanto, depende dos diferentes fatores ambientais (temperatura, disponibilidade hídrica, posição da folha na copa), enquanto que, por outro lado, os teores de CO₂ atmosférico são decisivos na ontogênese dos estômatos. Estudos moleculares em *Arabidopsis thaliana* reportam que folhas maduras detectam a disponibilidade de CO₂ e sinalizam bioquimicamente para folhas em desenvolvimento regulando a ontogênese estomática e aumentando ou diminuindo a quantidade de células iniciais estomáticas (LAKE; WOODWARD; QUICK, 2002).

Em uma tentativa de minimizar as variáveis que podem alterar o parâmetro de DE, Salisbury (1927) elaborou o conceito de índice estomático (IE) para correlacionar a quantidade de células estomáticas com a quantidade de células não-especializadas por mm² na superfície foliar. Em última instância, o IE expressa em percentagem a quantidade de estômatos sobre o total de células epidérmicas por área foliar (densidade de células epidérmicas – DE_{ep}) de acordo com a fórmula 1 (BEERLING, 1999).

$$IE = 100 \times DE / (DE + DE_{ep}) \quad (1)$$

A razão estomática (RE), parâmetro definido por McElwain e Chaloner (1996), corresponde ao IE do equivalente atual (NLE) dividido pelo IE do fóssil. Os dados obtidos são plotados sobre a curva de RCO₂ (razão de massa de CO₂ atmosférico entre valor estimado em um tempo *t* no passado e o valor para o Recente pré-industrial, sendo 1= 300 ppmV) para o Fanerozoico (FIG. 3), estimando-se uma correspondência de 1:1 entre a RE e a RCO₂ (McELWAIN; CHALONER, 1996). A aplicação desta técnica em plantas fósseis provenientes de todas as idades do Fanerozoico tem servido como um meio de calibração da modelagem das flutuações de CO₂ atmosférico (McELWAIN, 2003).

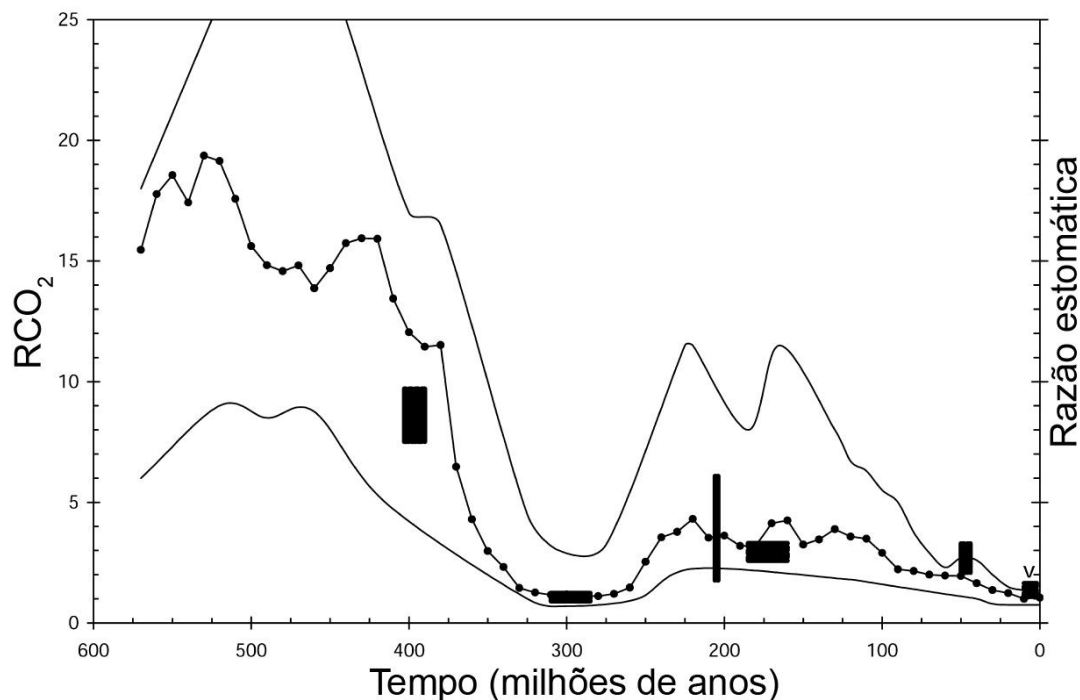


FIGURA 3 – Dados estomáticos sobrepostos à curva de CO₂ modelada para o Fanerozoico: Estimativas de CO₂ para o Devoniano, Carbonífero, Permiano, Triássico, Jurássico e Eoceno a partir da razão estomática de McElwain e Chaloner (1995), superpostas à curva de RCO₂ (dentro do envelope de erro correspondente) de Berner (1994, 1998). Dados para o Mioceno (v) de Van der Burgh *et al.* (1993) e Kürschner *et al.* (1996). RCO₂ 1 = 300 ppmV; razão estomática = IE NLE / IE fóssil.

FONTE: ROYER, 2001, p. 14 (modif.).

Dados recentes ratificam que frequências estomáticas estão entre os equivalentes climáticos mais robustos para CO₂ paleoatmosférico (BEERLING; FOX; ANDERSON, 2009; ROYER; BERNER; BEERLING, 2001).

1.3 ESTADO DA ARTE

1.3.1 Resultados obtidos para o Fanerozoico

Baseando-se nas conclusões de Woodward (1987), Raven e Sprent (1989) recomendam a comparação de frequências estomáticas entre plantas atuais e fósseis, sugerindo que inferências de pCO₂ poderiam ser feitas com estes dados. Tendo analisado a razão de ¹³C/¹²C em fósseis moleculares (Chlorobiaceae) do Devoniano e

comparado os resultados com os de algas atuais da mesma família, os autores concluem que o processo de fotossíntese praticamente não sofreu alterações ao longo do Fanerozoico e afirmam que a enzima rubisco, responsável pela fixação de carbono, era dominante entre organismos autotróficos já há 3,5 Ga. Beerling e Woodward (2001) ratificam que a enzima é molecularmente bastante conservativa, levando à inferência de que este processo tenha mudado pouco em 450 milhões de anos desde o surgimento das plantas terrestres no registro fóssil. Com base nessas evidências, pode-se inferir que a variação das características relativas à fotossíntese é fisiologicamente restrita e fortemente atrelada a fatores ecológicos e estruturais que se refletem na morfologia e frequência estomáticas.

Chaloner e Creber (1990) reforçam a ideia de Raven e Sprent (1989) de que a frequência estomática em folhas fósseis forneceria evidências de variações da concentração atmosférica de CO₂ e ainda sugerem a comparação com organismos atuais ecologicamente equivalentes no caso de análises em plantas fósseis sem correspondentes atuais. Assim, as plantas fósseis desempenhariam o papel de paleobarômetros deste constituinte atmosférico de fundamental importância climática (CHALONER; CREBER, 1990).

1.3.1.1 Quaternário

Os primeiros estudos abordando esta perspectiva foram conduzidos por Beerling *et al.* (1991; 1992; 1993) e Beerling e Chaloner (1992, 1993a, b, 1994) e analisaram a densidade estomática em folhas de plantas temperadas e mediterrâneas, comparando resultados numa escala de centenas, milhares e dezenas de milhares de anos, concluindo que nos dois ambientes as espécies vegetais respondem ao aumento da concentração de CO₂ atmosférico com diminuição de estômatos.

A técnica utilizada pelos autores, uma das mais antigas para reconstrução de paleoclimas (MOSBRUGGER, 1999), corresponde à utilização de comparações entre fósseis e representantes atuais taxonomicamente relacionados (NLR).

Beerling e Kelly (1997) compararam as frequências estomáticas calculadas por Salisbury (1927) com as frequências atuais das mesmas espécies e concluíram que, em um intervalo de 70 anos, houve uma redução estatisticamente

significativa em seus valores, coincidente com teores mais altos de CO₂ atmosférico verificados em perfurações no gelo. Esses resultados também coincidem com a hipótese de que elevações da pCO₂ em escala histórica influenciaram as epidermes foliares, ratificando os resultados obtidos até então. Conseqüentemente, são agora possíveis predições mais seguras a respeito de como as plantas respondem a elevações na pCO₂, estejam essas relacionadas ou não à atividade antrópica.

Wagner; Dilcher e Visscher (2005) conduziram análises de frequências estomáticas em angiospermas arbóreas em turfeira na Flórida (EUA) e observaram que o índice estomático decresceu como resposta a um aumento na pCO₂ de 310ppmV para 370 ppmV ao longo dos últimos 60 anos. As observações indicam que a resposta ao CO₂ atmosférico ocorre nos diferentes estratos da copa da comunidade de angiospermas arbóreas em ambiente pantanoso. Além das plantas lenhosas, samambaias perenes do estrato herbáceo também aparentam ser afetadas pelas mudanças de CO₂. O potencial que as espécies analisadas apresentam para quantificar níveis atmosféricos de CO₂ no passado é incrementado pela análise combinada do registro acuradamente datado de folhas na turfa e de material de herbário coletado ao longo do último século.

1.3.1.2 Cenozoico

Royer *et al.* (2001) encontraram alguma discordância entre paleobarômetros e as estimativas climáticas baseadas em outros paleobarômetros para os intervalos do Paleoceno Médio ao Eoceno Inferior e Mioceno Médio. Os autores sugerem que outros fatores deveriam ser investigados para apurar a complexidade climática desses períodos. Além da pCO₂, fenômenos tais como paleogeografia, intensificação no transporte de calor meridional e efeitos de retroalimentação em vegetação de altas latitudes provavelmente tiveram um efeito significativo no aumento das temperaturas sem deixar registro nas frequências estomáticas.

McElwain; Mayle e Beerling (2002) reportam que evidências estomáticas confirmam o declínio de pCO₂ durante a última glaciação, sendo coincidentes com as evidências encontradas nas perfurações do gelo antártico. Os fitopaleobarômetros detectam uma marcada queda da pCO₂ no estabelecimento do evento glacial na comparação entre material coletado e de herbário.

1.3.1.3 Mesozoico

McElwain; Beerling e Woodward (1999) investigam o limite Triássico-Jurássico, marcado por uma grande extinção tanto faunística quanto florística. As análises estomáticas em Ginkgoales e Cycadales evidenciam um aumento de quatro vezes na concentração atmosférica de CO₂, condizente com o estabelecimento de megaciclo *greenhouse* inferido para o período. Os autores concluem que provavelmente as novas condições ambientais levaram a um aumento na temperatura foliar para além do limite de tolerância da flora triássica, o que teria contribuído para a renovação de 95% das espécies da megafloresta. Este resultado é especialmente relevante devido à escassez de outros paleobarômetros para período em questão.

Chen *et al.* (2001) avaliam o potencial para sinalizar alterações nos níveis atmosféricos de CO₂ nos padrões estomáticos das Ginkgophyta. Através de análises considerando uma série de variáveis ambientais e fenotípicas conduzidas em *Ginkgo biloba* e em quatro espécies mesozoicas, os autores concluíram que uma frequência estomática 60-40% menor nas espécies fósseis efetivamente reflete níveis mais altos do gás-estufa na paleoatmosfera do Mesojurássico ao Eocretáceo.

Beerling *et al.* (2002) buscam reconstruir a pCO₂ através do limite Cretáceo-Paleogeno utilizando índices estomáticos de *Ginkgo adiantoides* para o Cretáceo e da pteridófita *Stenochlaena* para o Paleogeno. Os autores concluem que as modelagens climáticas subestimam as quantidades de CO₂ liberadas na atmosfera terrestre atribuídas ao impacto do asteroide e atividades vulcânicas. O brusco aumento na pCO₂ estimado através das folhas fósseis provavelmente desempenhou um papel fundamental nas extinções do período.

1.3.1.4 Paleozoico

Estudos focados no final do Paleozoico têm especial relevância porque, nesse intervalo, vigoravam condições ambientais análogas às que ocorrem na atualidade nas diferentes paleolatitudes, relacionadas principalmente à existência de calotas de gelo nos polos e períodos de aquecimento global (DiMICHELE *et al.*, 2009).

A vinculação entre o dióxido de carbono atmosférico e a temperatura na Terra embasa grande parte das inferências paleoclimatológicas e também as previsões de aquecimento global futuro.

McElwain e Chaloner (1995) estabelecem a técnica de equivalentes ecológicos e estruturais viventes (NLE) e comparam frequências estomáticas entre organismos extintos e atuais. Os resultados de cálculos estomáticos para o Devoniano, Carbonífero e Paleozoico são sobrepostos à curva de RCO_2 modelada para o Fanerozoico (BERNER, 1991), apresentando excelente consistência (FIG. 3).

No entanto, nem sempre é possível definir equivalentes atuais para espécies extintas. Cleal, James e Zedrow (1999) propõem uma nova abordagem para este problema. Ao trabalhar com uma única espécie paleozoica, *Neuropteris ovata* (Medullosales, Pteridospermophyta), procedente de distintos níveis estratigráficos, encontraram marcada variação nas frequências estomáticas. Os autores inferem que a queda nos valores estomáticos efetivamente reflete flutuações nos níveis atmosféricos de CO_2 durante a deglaciação no final do Carbonífero sob aquecimento global.

Resultados obtidos por Retallack (2001) para níveis de CO_2 paleoatmosférico através de IEs concordam parcialmente com os modelos geoquímicos propostos para comparação. Além de cotejar diretamente padrões estomáticos de folhas de *Ginkgo* fósseis e de herbário, o autor também aplicou uma função matemática de transferência, disponível para *Ginkgo*, em pteridospermas paleozoicas e mesozoicas (*Lepidopteris*, *Tatarina* e *Rachyphyllum*), o que gerou resultados desviantes em relação ao modelo da curva de CO_2 .

Berling (2002), analisando cutículas de licófitas arborescentes do Neocarbonífero e Eopermiano equatoriais, obtém frequências estomáticas que levam à inferência de teores relativamente baixos de CO_2 atmosférico, em concordância com a presença de gelo nos polos durante o período estudado. O autor aplicou o método NLE, comparando licófitas extintas com espécies atuais de *Lycopodium*.

Vörding e Kerp (2008) analisaram cutículas de *Peltaspermum martinsii*, uma espécie de Peltaspermales (Pteridospermophyta) proveniente de localidades europeias distintas, mas coevas, com a finalidade de testar método de inferência de teores de CO_2 atmosférico no Permiano Superior. A exemplo de Retallack (2001), foi aplicada função matemática de transferência estabelecida para espécies fósseis de *Ginkgo*, que possuem representante atual taxonomicamente relacionado. As estimativas dos níveis de CO_2 paleoatmosférico resultaram muito mais altas do que aquelas dos

modelos geoquímicos. Os autores consideram os resultados como meramente especulativos, devido à utilização de função estabelecida para um táxon distinto.

Vörding, Krings e Kerp (2009) testam parâmetros estomáticos para a pteridosperma *Odontopteris brardii*, procedente de duas localidades geológica e ecologicamente distintas do final do Estefaniano. Os valores encontrados para ambas as localidades foram bastante similares, sugerindo que fatores de habitat não afetaram significativamente os IEs. Ainda assim, os valores obtidos corroboram o modelamento geoquímico.

No entanto, a determinação de espécies que poderiam ser biológica ou mesmo matematicamente análogas atuais das pteridospermas, abundantes no registro fóssil e com cutículas frequentemente bem preservadas, permanece um caso sem solução até o momento.

1.4 A Flora *Glossopteris*

No Gondwana, o Filo Pteridospermophyta (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009) estava representado majoritariamente pelas Glossopteridales, que dominaram a flora durante o Permiano (GASTALDO; DIMICHELE; PFEFFERKORN, 1996). Essas plantas eram elementos proeminentes nos ecossistemas temperados, principalmente em terrenos alagados. Sua dominância nas taofloras associadas a camadas de turfeiras e carvões sugere a ocorrência de um habitat tipo pântano (ANDERSON; ANDERSON, 1985; BANERJEE, 2005; GUERRA-SOMMER; MARQUES-TOIGO; SILVA, 1991; PIGG, 1990; PIGG; McLOUGHLIN, 1997). Não obstante, também há registro de restos fósseis em depósitos fluviais e lacustres (HOLZ *et al.*, 2010; PREVEC *et al.*, 2009, 2010; SRIVASTAVA, 1997), sugerindo que esse grupo de plantas também ocorria nas áreas mais úmidas de ambientes sazonalmente secos.

Mais de 200 morfoespécies de folhas de *Glossopteris* foram descritas para o Permiano da África, América do Sul, Antártica, Austrália e Índia (STEWART; ROTHWELL, 1993), a maioria delas baseada exclusivamente em padrões de venação em material de impressão precariamente preservado. Características epidérmicas micromorfológicas de folhas têm sido empregadas para distinguir espécies de

Glossopteris em material proveniente, predominantemente, de níveis de *roof shale* (GUERRA-SOMMER, 1992; PANT; GUPTA, 1968, 1971; PANT; SINGH, 1971).

No Brasil, cutículas oriundas de compressões de *Glossopteris* preservadas em lamitos e siltitos intercalados a camadas de carvões foram descritas para jazidas nas áreas nordeste e sul da formação portadora de carvão Rio Bonito, no Permiano Inferior da Bacia do Paraná. Também há registro de folhas de *Glossopteris* procedentes da fácies glaciocontinental mais antiga do Grupo Itararé (Asseliano a Sakmariano) e de estratos mais jovens das formações Irati, Teresina e Rio do Rasto (do final do Artinskiano ao Wuchiapingiano), porém estes espécimes são conhecidos somente a partir de impressões (GUERRA-SOMMER; CAZZULO-KLEPZIG, 1993, 2000).

O presente estudo concentra-se em compressões carbonificadas de *Glossopteris communis* Feistmantel, reconhecidos através dos padrões morfográficos, procedentes de níveis de *roof shale* de duas áreas distintas, jazida de carvão de Figueira no nordeste e jazida de Faxinal no sul da Bacia do Paraná, no intervalo gerador de carvão da Formação Rio Bonito.

Além dos aspectos macromorfológicos, suas características epidérmicas uniformes permitiram a identificação dos espécimes como uma única entidade biológica. O uso de um único táxon proveniente de um mesmo tipo de habitat (turfeiras no presente caso) é um importante requerimento para comparar efeitos de regimes alterados de CO₂ atmosférico com base em parâmetros como frequência estomática (CLEAL; JAMES ; ZODROW, 1999).

1.5 DELIMITAÇÃO DO PROBLEMA

O seguinte conjunto de fatores levou à delimitação do problema:

- a) relações estabelecidas entre o aumento do efeito *greenhouse* decorrente da elevação da concentração do CO₂ atmosférico e a redução da densidade estomática que ocorre em plantas atuais em resposta ao aumento deste gás nos últimos 200 anos como consequência da influência antrópica;

- b) detecção de que frequências estomáticas em folhas fósseis atuam como paleobarômetros, relacionando-se com teores paleoatmosféricos de CO₂ em diferentes períodos geológicos;
- c) saturação atmosférica por CO₂ observada em ambiente de turfeiras atuais.

1.5.1 Problema

O problema constitui-se no estabelecimento de correlações entre a variação das frequências estomáticas ocorrentes em *G. communis* procedentes de *roof shales* da Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná) em jazidas de carvão estratigraficamente localizadas no Permiano Inferior, vinculadas a intervalos estratigráficos distintos (Sakmariano e Artinskiano), e teores de CO₂ paleoatmosférico, inferindo o conjunto de variáveis que podem ter aí atuado.

1.6 OBJETIVOS

São objetivos do presente estudo

- a) definir padrões epidérmicos em folhas de *G. communis* procedentes de distintos níveis estratigráficos do Permiano Inferior da Bacia do Paraná com base em cálculos de frequência estomática;
- b) correlacionar as frequências obtidas com possíveis fatores causadores de mudanças climáticas;
- c) comparar os resultados obtidos com modelo de teores globais de CO₂ atmosférico, estimado a partir de diferentes índices, com o propósito de verificar eventual ocorrência de alteração local no nível de CO₂.

1.7 SÍNTESE DO CONTEXTO ESTRATIGRÁFICO E PALEOBOTÂNICO

A Bacia do Paraná é uma ampla região sedimentar do continente sul-

americano que inclui porções territoriais do Brasil meridional, Paraguai oriental, nordeste da Argentina e norte do Uruguai, totalizando uma área de aproximadamente 1,4 milhões de km². Milani (1997) reconheceu no registro estratigráfico da Bacia do Paraná seis supersequências, representando intervalos temporais limitados por discordâncias de caráter inter-regional: Rio Ivaí (Ordoviciano-Siluriano), Paraná (Devoniano), Gondwana (Carbonífero-Eotriássico), Gondwana II (Meso a Neotriássico), Gondwana III (Neojurássico a Eocretáceo) e Bauru (Neocretáceo) (FIG. 4).

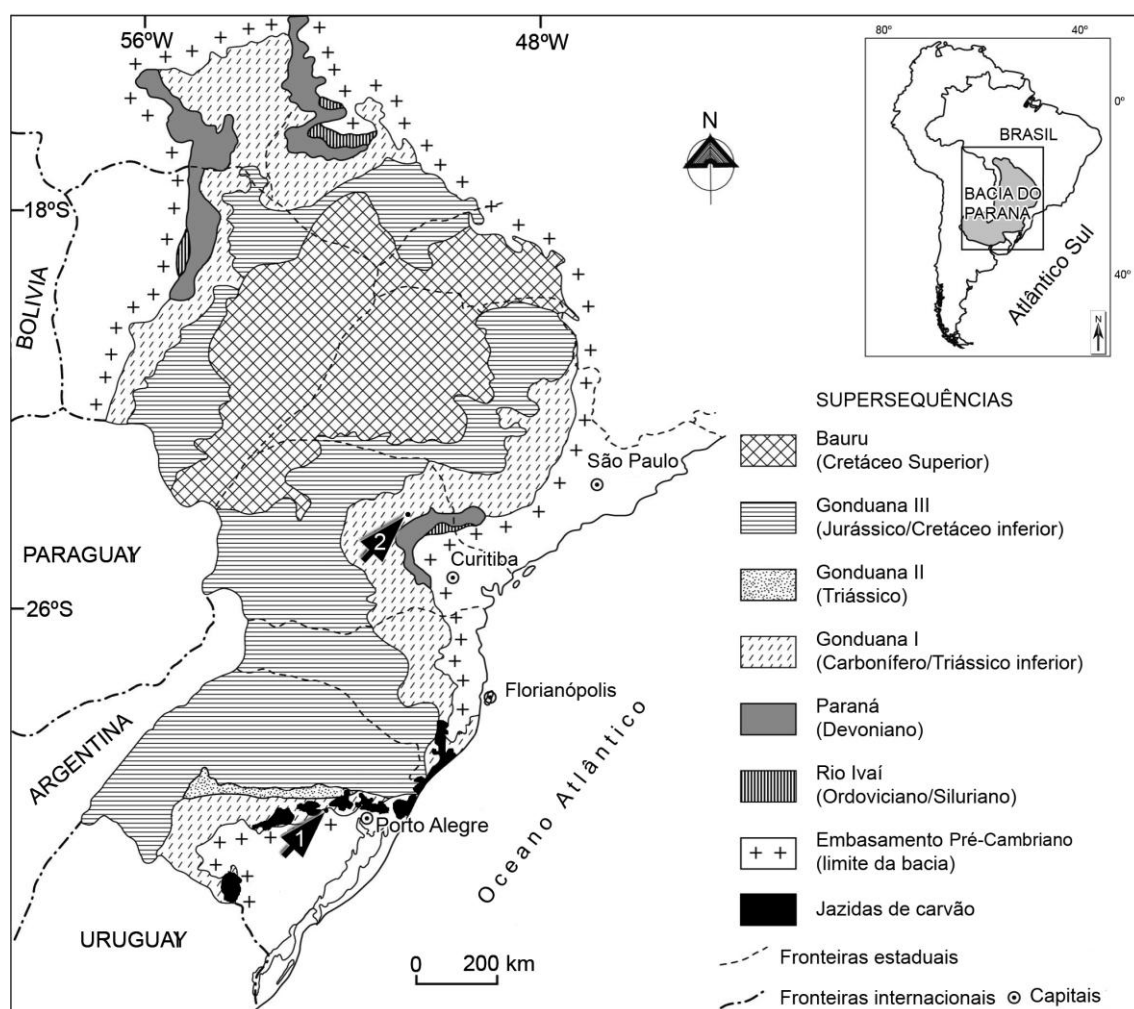


FIGURA 4 – Mapa geológico esquemático da Bacia do Paraná: ocorrência das supersequências estratigráficas, jazidas de carvão e localização dos afloramentos estudados. Representação das jazidas de carvão de Santa Catarina e Rio Grande do Sul de acordo com Aboarrage e Lopes (1986). Jazida de Faxinal indicada pela seta de nº. 1 e a de Figueira pela seta de nº. 2.

FONTE: SANTOS *et al.*, 2006, p.457.

As três primeiras supersequências são representadas por sucessões sedimentares que definem ciclos transgressivo-regressivos ligados a oscilações do nível

do mar no Paleozoico, sendo que as demais correspondem a pacotes de sedimentos continentais com rochas ígneas associadas. O intervalo transgressivo da supersequência Gondwana I corresponde a unidades litoestratigráficas conhecidas como Grupo Itararé e as Formações Rio Bonito (onde ocorrem as principais jazidas de carvão) e Palermo. O pacote regressivo compreende as Formações Irati, Serra Alta, Teresina, Rio do Rasto e Sanga do Cabral

No Rio Grande do Sul, o presente projeto envolveu a jazida de carvão do Faxinal (30°15'S, 51°42'W), minerada pela Companhia de Pesquisas e Lavras Minerais (COPELMI) e atualmente com atividades exploratórias encerradas devido ao esgotamento do carvão. Esta jazida localiza-se perto do Município de Arroio dos Ratos, cerca de 120 km a oeste de Porto Alegre e próxima às jazidas de carvão prospectadas de Água Boa e Sul do Leão (FIG. 4).

Estas jazidas estão situadas em um graben, o paleovale Leão-Mariana Pimentel (RIBEIRO, 1987). Este é uma estrutura alongada, tendendo a SE-NW em sua porção oriental e E-W para o oeste. O graben, inserido no embasamento, tem 60 km de extensão e até 5 km de largura. As três jazidas de carvão são blocos estruturais abatidos, principalmente controlados por um sistema de falhas N40°E, e sua extensão é limitada pela erosão subsequente. A jazida do Faxinal está situada na parte leste do graben.

Na sucessão do Faxinal ocorriam cinco camadas de carvão, designadas, da base para o topo, I, IM, M, MS, e S, intercaladas com siltitos, lamitos, arenitos e paleossolos. Os fósseis do presente estudo preservaram-se em uma camada argilosa de coloração cinza clara, de aproximadamente 10 cm de espessura, intercalada na camada de carvão S, originada a partir de deposição de cinza vulcânica, sendo caracterizada como tonstein (GUERRA-SOMMER *et al.*, 2008a). De acordo com Simas (2008), infere-se uma espessura original da cinza inconsolidada em cerca de 28 cm, sugerindo a ocorrência de evento vulcânico explosivo no Permiano Inferior do Gondwana Ocidental. A partir da ocorrência de grandes quantidades de charcoal mesoscópico na base da camada de tonstein, presume-se que atividades vulcânicas próximas teriam promovido a ignição de incêndios vegetacionais (JASPER *et al.*, 2009).

A abundante paleoflora inclusa no tonstein (GUERRA-SOMMER, 1988, 1992) é representada por compressões carbonificadas, com cutículas foliares excelentemente preservadas e relacionadas a diferentes grupos vegetais. Fragmentos de glossopterídeas constituem 70% da associação. Os taxa correspondentes a Glossopteridales incluem *Glossopteris brasiliensis*, *G. papillosa*, *G. similis-*

intermittens, *Plumsteadia sennes*, e *Platycardia* sp. Folhas cordaiteanas (*Rufhoria gondwanensis*) e frondes filicoides muito delicadas (*Sphenopteris* cf. *ischanovenssis*) ocorrem muito raramente.

Datações radiométricas (SHRIMP II) em zircões procedentes do tonstein estabelecidas por Guerra-Sommer *et al.* (2008b) obtiveram uma idade de 290.6 ± 1.5 Ma, correspondente ao Sakmariiano Médio segundo os critérios de Gradstein *et al.* (2005).

Análises palinológicas desenvolvidas nos carvões da jazida de Faxinal indicam o predomínio de grãos de pólen bissacados (estriados e não estriados) e monossacados relacionados a glossopterídeas e coníferas (CAZZULO-KLEPZIG *et al.*, 2007). Ocorre também, em menor proporção, a presença de esporos de licopsidas e filicopsidas, mais raramente de esfenopsidas, permitindo inferir a pequena participação de plantas pteridofíticas na vegetação geradora de turfa (CAZZULO-KLEPZIG *et al.*, 2009).

Nos estados de Santa Catarina e Paraná, a Formação Rio Bonito foi individualizada em três membros litoestratigráficos distintos por Schneider *et al.* (1974), reconhecíveis como Membros Triunfo, Paraguaçu e Siderópolis (da base para o topo). No Membro Siderópolis estão concentradas as mais importantes camadas de carvão da Bacia Carbonífera de Santa Catarina. O presente projeto não previu coleta de fósseis na sequência aflorante em Santa Catarina, pois a preservação é precária, não ocorrendo a presença de cutículas.

No Estado do Paraná, a espessura da Formação Rio Bonito diminui em direção norte, principalmente pelo afinamento e acunhamento do Membro Triunfo, o qual desaparece no Estado de São Paulo.

Estudos de Soares e Cava (1982) a respeito do potencial carbonífero da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná concluíram que a origem da camada de carvão na região vinculou-se a turfeira desenvolvida em ambiente deltaico, correlacionável à porção superior do Membro Triunfo e à base do Membro Paraguaçu. Na região de Figueira, as turfeiras mais expressivas foram relacionadas a baixios interdistributários e canais abandonados. Morrone e Daemon (1985) e Della Fávera *et al.* (1993) concordam com as inferências de Soares e Cava (1982).

De acordo com Zacharias e Assine (2005), as diferentes associações de fácies definidas para a Formação Rio Bonito no nordeste do Estado do Paraná são resultado de sedimentação decorrente de preenchimento sedimentar sobre superfície

deposicional irregular. A ocorrência de pântanos geradores de turfeiras é vinculada pelos autores a paleoambientes relacionados a planícies deltaicas localizadas na região central do estuário, incluídas na parte basal do membro Paraguaçu. O Membro Siderópolis ocorre descontinuamente na parte superior da Formação Rio Bonito, representado por arenitos costeiros regressivos.

Na região atualmente minerada (Minas do Rio do Peixe e de Figueira), a camada de carvão ocorre a uma profundidade média de 40 m e está subdividida em uma camada inferior, com 0,4 m de espessura, e uma superior, com 0,2 m, separadas por uma camada siltico-arenosa fossilífera (LEWANDOWSKY; KALKREUTH, 2009), de onde procede o material aqui analisado.

Dados palinológicos, até o presente momento, não foram disponibilizados para a jazida de Figueira. O único registro microflorístico é o de Ricardi-Branco; Arai e Rösler (2002), que identificaram megásporos dos gêneros *Lagenosporites*, *Sublagenicula* e *Setosisporites*, estabelecendo uma afinidade botânica com licófitas arborescentes, provavelmente com a espécie *Brasilodendron* cf. *pedroanum*, ocorrente na associação megaflorística.

A paleoflora de Figueira, procedente de diferentes afloramentos relacionados a nível estratigráfico intercalado na camada de carvão ou a ela suprajacente, foi incluída por Ricardi-Branco e Rösler (2004) em diferentes comunidades vegetais: comunidade de pântanos (*Brasilodendron* cf. *B. pedroanum*, *Paracalamites australis*), comunidade de planície de inundação (*Sphenophyllum brasiliensis*, *Annularia occidentalis*, *Asterotheca derbyi*, *Pecopteris cambuyensis*, *Sphenopteris lobifolia*, *Glossopteris communis*) e comunidade de terrenos mais elevados (*Paranocladus dusenii*, *Paranospermum cambuiense*).

Sbaraini (2006), com base em petrografia orgânica, inferiu que a flora formadora da turfa geradora dos carvões na área de Figueira era composta por plantas arborescentes, desenvolvidas em paleoambiente transicional, sob o controle de processos fluviais associados a regimes de marés.

Com base na metodologia aplicada em estratigrafia de sequências, Holz *et al.* (2010) propõem um novo modelo cronoestratigráfico para o intervalo Carbonífero – Permiano da Bacia do Paraná (FIG. 5), no qual a sucessão Rio Bonito está incluída em duas sequências de terceira ordem. Esse modelo é distinto daqueles apresentados em estudos prévios com relação à concepção da sequência sedimentar portadora de carvões. No esquema cronoestratigráfico dos autores, o membro Siderópolis e as camadas de

carvão nele incluídas nos Estados de Santa Catarina e Paraná estão vinculados a *Late Paleozoic Third-Order Sequence* número 4, LPTS-4 (Artinskiano); no Estado do Rio Grande do Sul a Formação Rio Bonito não está formalmente subdividida em distintos membros litoestratigráficos e as camadas de carvão estão incluídas na subjacente LPTS-3 (Sakmariiano). Esse modelo estratigráfico, por ser mais amplo que os anteriormente propostos, envolvendo a totalidade do intervalo gerador de carvão da Formação Rio Bonito na bacia, foi adotado no presente estudo.

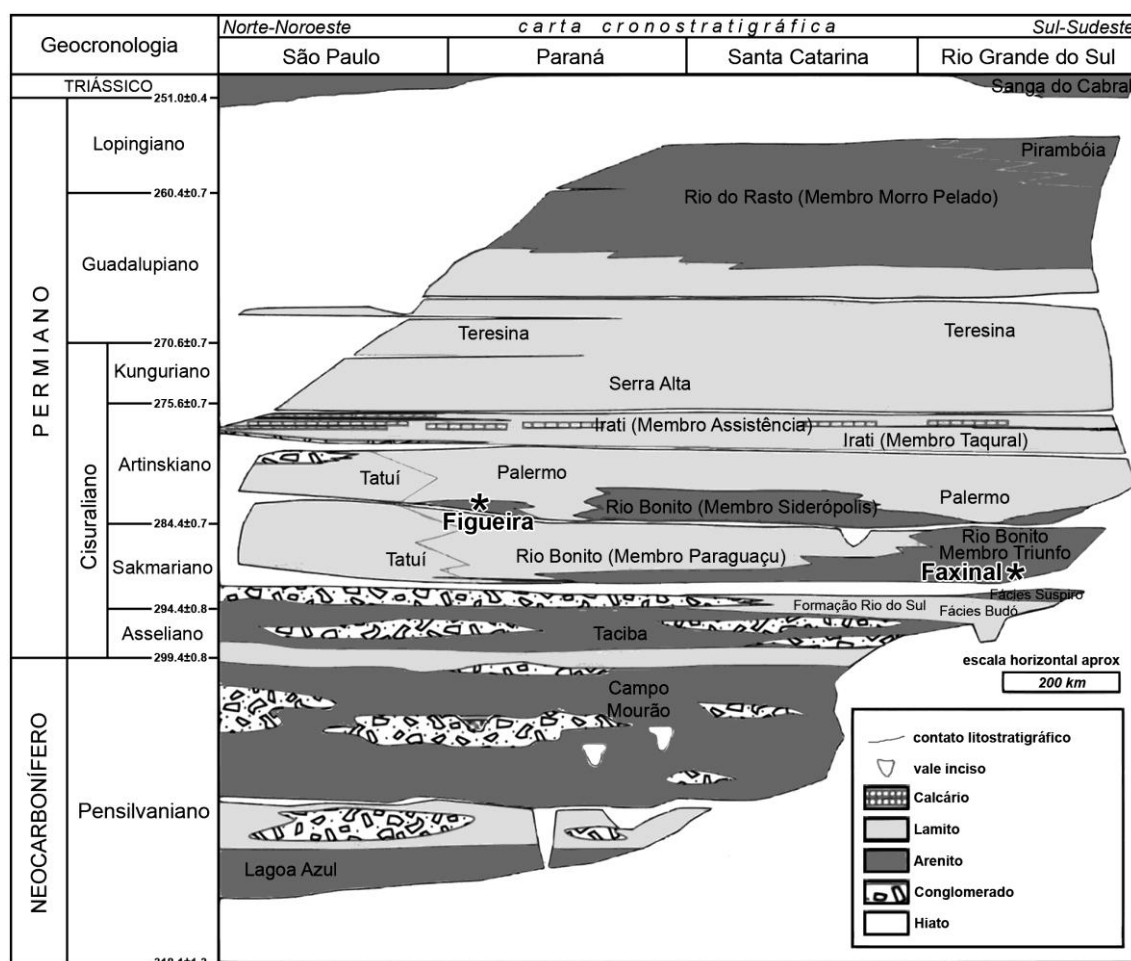


FIGURA 5 - Carta cronoestratigráfica simplificada da sucessão Neocarbonífero-Permiano da borda leste da Bacia do Paraná indicando a posição estratigráfica aproximada das jazidas de Faxinal e Figueira. A posição da jazida de Faxinal baseia-se em idade absoluta de 290.6 ± 1.5 Ma (Sakmariiano) obtida em datação por Guerra-Sommer *et al.* (2008b). A posição da jazida de Figueira baseia-se em estratigrafia de seqüências de Holz *et al.* (2010).

FONTE: HOLZ *et al.*, 2010, p. 397 (modif.).

1.8 MATERIAL E MÉTODOS

1.8.1 A cutícula vegetal

De acordo com Alquini *et al.* (2003), a cutina é um composto de lipídios (poliésteres insolúveis de alto peso molecular) resultante da polimerização de certos ácidos graxos produzidos, aparentemente, no retículo endoplasmático do protoplasma das células epidérmicas. É uma substância graxa complexa, consideravelmente impermeável à água, que se encontra impregnada às paredes epidérmicas ou se apresenta como camada separada, a cutícula, na superfície da epiderme. Ao processo de formação da cutícula dá-se o nome de cuticularização, e ao de impregnação com cutina, de cutinização.

A cera que se encontra na parte externa da cutícula é um polímero complexo, heterogêneo, resultante da interação de longas cadeias de ácidos graxos, álcoois alifáticos e alcanos em presença de oxigênio. Como no caso da cutina, ainda não se conhece muito bem o processo de extrusão da cera a partir do protoplasma das células epidérmicas (ALQUINI *et al.*, 2003).

Nas compressões carbonificadas, o mesófilo foliar, como consequência das altas pressões diagenéticas, está reduzido a um fino filme carbonificado entre as cutículas das superfícies adaxial e abaxial, que se preservaram (KERP, 1990). Nas cutículas estão moldadas em três dimensões as estruturas do tecido epidérmico subjacente, que não se preservou (FIG. 2, a).

1.8.2 Material

Associações de folhas de glossopterídeas ocorrem sem orientação preferencial dentro das camadas fossilíferas. Conforme descrito por Guerra-Sommer (1988), a maior parte das compressões compõe-se de fragmentos de folhas isoladas, sendo que algumas vezes ocorrem folhas organicamente conectadas em tufos (FIG. 6). As folhas selecionadas para este estudo são oblongas, com margem inteira, venação

central característica que se estende da base (quando presente) até próximo do ápice (quando presente), apresentando venação secundária curva.

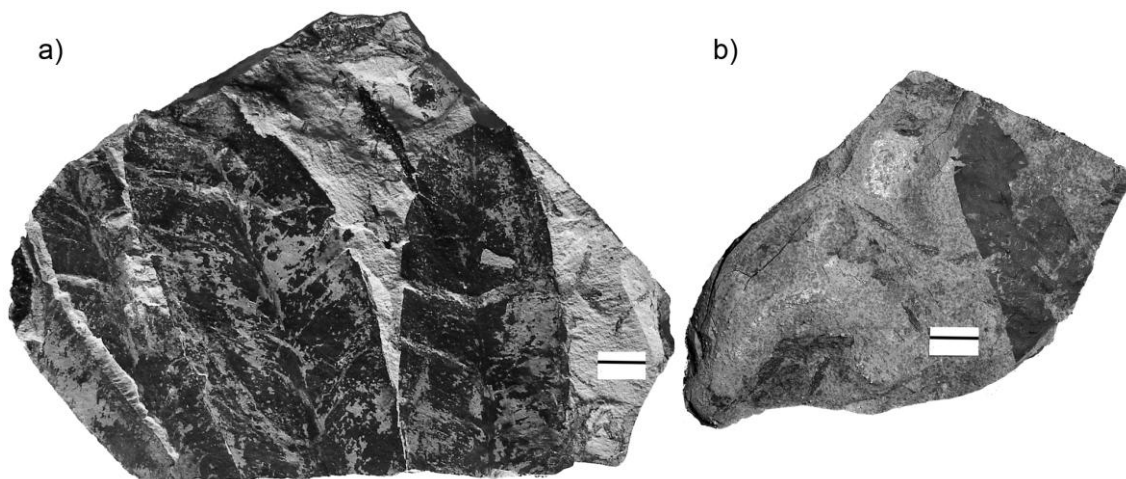


FIGURA 6 – Rochas portando compressões foliares de *Glossopteris*:
 a) tonstein da jazida de Faxinal depositado na coleção paleobotânica do DPE-IG/UFRGS sob o n°. PB4835.
 b) siltito da jazida de Figueira depositado na coleção do GSA-IGc/USP sob o n°. GP/3E-6990 Escalas = 2 cm.

A revisão do material descrito por Fittipaldi e Rösler (1985) e Guerra-Sommer (1992) indica que as assembleias de Figueira e Faxinal, respectivamente, apresentam similaridade quanto à micromorfologia epidérmica, particularmente no que diz respeito ao aparelho estomático e à clara delimitação entre zonas costais e intercostais (venação e retículo) em uma das lâminas da folha. Entretanto, o padrão estomático das folhas de *G. communis* descrito por Fittipaldi e Rösler (1985) para o Estado do Paraná permaneceu insuficientemente desconhecido, pois sua descrição concentrou-se nos esparsos estômatos ocorrentes na face abaxial e não foram realizadas contagens.

Pant e Gupta (1968), a partir de cutículas extremamente fragmentadas, descreveram a micromorfologia foliar de *G. communis* com intento de constituir uma emenda à diagnose da morfoespécie. Entretanto, regiões estomáticas não foram observadas.

Os fósseis procedentes da jazida de Figueira estão depositados na coleção do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (GSA-IGc/USP) sob os códigos GP/3E-972, 1983, 2741, 2762, 6986, 6987, 6989, 6990, 6991, 6996 e 6999.

Os fósseis procedentes da jazida de Faxinal estão depositados na coleção da Seção de Paleobotânica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS (DPE-IG//UFRGS) sob os códigos PB-4770-4772, 4776-4778, 4780, 4782, 4783, 4784, 4789, 4791, 4793-4795, 4800, 4801, 4809, 4831, 4835.

1.8.3 Métodos

1.8.3.1 Resgate do material

O processo de isolamento de cutículas das rochas contendo compressões foliares foi efetuado a partir de modificação de técnica proposta por Guerra-Sommer (1988), envolvendo primeiramente hidratação (submersão em água) da rocha matriz, o que libera fragmentos de cutícula. Além disso, recorreu-se também ao isolamento mecânico do material com utilização de agulhas histológicas e estilete, ou formão e martelo, para material intensamente consolidado.

As cutículas procedentes de Figueira foram resgatadas de um total de 11 fragmentos foliares e as de Faxinal, de um total de 59 fragmentos foliares.

Fragmentos de cutículas com rocha ainda aderida foram submetidos à maceração em ácido fluorídrico 45% por 48-72 horas (KERP, 1990). A dissolução da rocha libera as cutículas no líquido, que então podem ser gentilmente filtradas e lavadas em água destilada até neutralização do pH.

1.8.3.2 Clareamento de cutículas

O material de Figueira foi clareado segundo método descrito por Fittipaldi e Rösler (1982), que consiste em maceração em solução de Schulze composta por HNO₃ 70% e solução saturada de KClO₃ 1:1 (“*wet Schulze solution*” *sensu* KERP, 1990) durante 24-48 horas. A determinação do tempo de maceração ocorre com base na coloração liberada pelo material fóssil no meio líquido, que deve adquirir coloração de

marrom escura à quase preta. A finalidade do reagente de Schulze, um oxidante muito potente, é a de clarear o material orgânico carbonificado, no caso, as cutículas.

Após a maceração, as cutículas são então gentilmente lavadas com água destilada. A seguir, trata-se o material com KOH 10% por cinco minutos, para interrupção do processo oxidante e solubilização do mesófilo foliar, normalmente ainda presente, decomposto entre as cutículas superior e inferior da folha fóssil, e responsável pela coloração escura (FITTIPALDI; RÖSLER, 1982). O material deve ser novamente enxaguado em água destilada até que pare de liberar cor.

O emprego da solução de Schulze diluída no material procedente de Faxinal não foi bem sucedido. Foi então necessário aplicar solução de Schulze tipo “dry”, alternativa descrita por Gray (1965). Esta solução consiste em diluir os cristais de clorato de potássio puro (“seco”) diretamente no ácido nítrico (1:3). As cutículas permaneceram em maceração dentro da solução por duas horas e, a seguir, foram lavadas com água destilada. Após isso, foram submetidas a um banho em KOH 5% por cinco minutos e foram novamente lavadas até não soltarem mais cor.

Durante os enxágues e maceração em KOH, recomenda-se manter as cutículas dentro de uma pequena peneira e simplesmente transferir a peneira de um recipiente a outro para evitar maior fragmentação do material (KRINGS; KERP, 1997). Para transferir o material para outro recipiente, vira-se a peneira para baixo e com leves jatos de água destilada empurra-se as cutículas para fora da peneira.

Toda esta etapa deve ser realizada em capela e utilizando equipamentos de segurança como luvas, avental, máscara e óculos de proteção.

1.8.3.3 Montagem de lâminas delgadas e observação

A montagem das cutículas fósseis clareadas em lâminas de vidro foi feita utilizando gelatina glicerinada como elemento fixador (KRINGS; KERP, 1997). Antes da montagem, as cutículas são desidratadas em glicerina pura por, no mínimo, 24 horas (KERP; KRINGS, 1999). Antes ou depois da desidratação, algumas cutículas tiveram que ser mecanicamente separadas entre si (superior e inferior) sob microscópio estereoscópio com auxílio de agulhas histológicas. Utilizou-se microscópio

estereoscópio Leica S8 APO com iluminação incidente e transmitida sob ampliações entre 20x e 160x para separação das cutículas e montagem das lâminas.

A observação das lâminas ocorreu em microscópio de luz transmitida Zeiss Axioplan 2 com objetivas Plan-Neofluar, equipado com filtro H/DIC II - *Differential Interference Contrast*, também referido como microscopia de interferência de Nomarski (KERP; KRINGS, 1999). As fotografias foram tiradas sob aumento de 400x com câmera Sony/Zeiss Cyber-shot DSC-S75 3.3 Megapixels CCD e as imagens foram analisadas com o programa Zeiss AxioVision 4.8.1.

Células epidérmicas e estômatos foram contados e medidos nas regiões estomáticas intercostais (retículo) por meio de marcação manual dos estômatos na tela do computador.

Todas as lâminas observadas neste estudo estão depositadas na laminoteca da Seção de Paleobotânica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS (DPE-IG//UFRGS) sob os códigos PB-GP/3E para Figueira, numeradas 1983-03, 2762-01, 6986-01, 6986-03, 6986-04, 6986-05, 6986-06, 6986-10, 6986-11, 6989-05, 6996-11 e PB para Faxinal, numeradas (a) 3-5, 9, 11, 12, 15, 16, 19, 22 e (b) 2, 4, 6, 7, 9-13, 15, 17-19, 23-25, 28, 29, 32, 33, 35, 37, 40, 41, 43, 44, 46, 52, 55, 61, 66.

1.8.3.4 Cálculo da densidade estomática

A DE corresponde ao número de estômatos por unidade de área da folha. A DE foi calculada por campo de visão, realizando-se as contagens sob aumento de 400x e dividindo-se o total contado pela área observada em mm² (SALISBURY, 1927).

1.8.3.5 Cálculo do índice estomático

Para o cálculo do IE utilizou-se o mesmo aumento utilizado para o cálculo da DE, pois os valores podem variar sob diferentes ampliações (POOLE; KÜRSCHNER, 1999). Foi empregada a fórmula elaborada por Salisbury (1927) que

expressa em porcentagem a quantidade de estômatos sobre o total de células epidérmicas por área foliar (densidade de células epidérmicas – DEp) de acordo com a fórmula 1 (BEERLING, 1999) apresentada anteriormente na seção 1.2.1.1 e reproduzida novamente abaixo.

$$IE = 100x DE/(DE + DEp) \quad (1)$$

1.8.3.6 Análise estatística

Os cálculos estatísticos foram realizados utilizando o programa MULTIV 2.63 (PILLAR, 2006). A análise empregada foi ANOVA com testes de permutação (PILLAR; ORLÓCI, 1996) para avaliar os efeitos do fator “localidade” nas DEs. Distâncias euclidianas foram empregadas como índice de dissimilaridade, e a soma dos quadrados entre grupos (Qb) foi usada como critério de teste (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

REFERÊNCIAS

- ABOARRAGE, A. M.; LOPES R. C. **Projeto - A Borda Leste da Bacia do Paraná: integração geológica e avaliação econômica**. Porto Alegre: DNPM/CPRM, 1986. 18 v., Relatório interno.
- ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M. R. T.; COSTA, C. G.; BARROS, C. F. Epiderme. In: APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (Ed.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003. cap. 3, p. 87-107.
- ANDERSON, J. M.; ANDERSON, H. M. **The Palaeoflora of southern Africa. Prodrum of South African megaflores Devonian to Cretaceous**. Rotterdam: AA Balkema, 1985. 423 p.
- BANERJEE, M. Autochthonous deposition of Indian coal beds with palaeobotanical evidences of in situ plants from Saharjuri Basin, Jharkhand. **Curr. Sci. India**, Bangalore, v. 88, n. 9, p.1487-1490, May 2005.
- BEERLING, D. J. Stomatal density and index: theory and application. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern Techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 47, p. 251-256.
- BEERLING, D. J. Low atmospheric CO₂ levels during the Permo-Carboniferous glaciation inferred from fossil lycopsids. **Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.**, Washington, v. 99, n. 20, p. 12567-12571, Oct. 2002.
- BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂ concentration. **The Holocene**, London, v. 2, n. 1, p. 71-78, Mar. 1992.
- BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Evolutionary responses of stomatal density to global CO₂ change. **Biol. J. Linn. Soc.**, London, v. 48, p. 343-353, Apr. 1993a.
- BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. **Ann. Bot.**, London, v. 71, n. 5, p. 431-435, May 1993b.
- BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Atmospheric CO₂ changes since the last glacial maximum: evidence from the stomatal density record of fossil leaves. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 81, n. 1, p. 11-17, Mar. 1994.

BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G.; HUNTLEY, B.; PEARSON, A.; TOOLEY, M. J. Tracking stomatal densities through a glacial cycle: Their significance for predicting the response of plants to changing atmospheric CO₂ concentrations. **Global Ecol. Biogeogr. Lett.**, Oxford, v. 1, n. 5, p. 136-142, Sep. 1991.

BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G.; HUNTLEY, B.; PEARSON, A.; TOOLEY, M. J. Stomatal density responds to the glacial cycle of environmental change. **Proc. R. Soc. Lond. B**, London, v. 251, n. 1331, p. 133-138, Feb. 1993.

BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G.; HUNTLEY, B.; PEARSON, A.; TOOLEY, M. J.; WOODWARD, F. I. Variations in the stomatal density of *Salix herbacea* L. under the changing atmospheric CO₂ concentrations of late- and post-glacial time. **Philos. Trans. R. Soc. B**, London, v. 336, n. 1277, p. 215-224, May 1992.

BEERLING, D. J.; FOX, A.; ANDERSON, C. W. Quantitative uncertainty analyses of ancient atmospheric CO₂ estimates from fossil leaves. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 309, n. 9, p. 775-787, Nov. 2009.

BEERLING, D. J.; KELLY, C. K. Stomatal density responses of temperate woodland plants over the past seven decades of CO₂ increase: A comparison of Salisbury (1927) with contemporary data. **Am. J. Bot.**, Columbus, v. 84, No. 11, p. 1572-1583, Nov. 1997.

BEERLING, D. J.; LOMAX, B. H.; ROYER, D. L.; UPCHURCH, G. R., Jr.; KUMP, L. R. An atmospheric pCO₂ reconstruction across the Cretaceous-Tertiary boundary from leaf megafossils. **Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.**, Washington, v. 99, n. 12, p.7836-7840, Jun. 2002.

BEERLING, D. J.; WOODWARD, F. I. **Vegetation and the Terrestrial Carbon Cycle: Modelling the first 400 million years**. Cambridge: University Press, 2001. 405 p.

BERNER, R. A. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 291, n. 4, p. 339-376, Apr. 1991.

BERNER, R. A. 3GEOCARB-II - A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 294, n. 1, p. 56-91, Jan. 1994.

BERNER, R. A. Sensitivity of Phanerozoic atmospheric CO₂ to paleogeographically induced changes in land temperature and runoff. In: T.J. Crowley and K.C. Burke (Eds.). **Tectonic Boundary Conditions for Climate Reconstructions**. New York: Oxford University Press, 1998. cap. 12, p. 251-260.

BERNER, R. A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. **Geochim. Cosmochim. Acta**, Oxford, v. 70, n. 23, p. 5653-5664, Dec. 2006.

CARL ZEISS MICROIMAGING GmbH. **AxioVision Release 4.8.1** [DVD-ROM]. Jena: Germany, 2009.

CAZZULO-KLEPZIG, M.; GUERRA-SOMMER M.; MENEGAT, R.; SIMAS, M. W.; MENDONÇA FILHO, J. G. Peat-forming environment of Permian coal seams from the Faxinal coalfield (Paraná Basin) in Southern Brazil, based on palynology and palaeobotany. **Rev. bras. paleontol.**, Porto Alegre, v. 10, n. 2, p. 117-127, Mai.-Ago. 2007.

CAZZULO-KLEPZIG, M.; MENDONÇA FILHO, J. G.; GUERRA-SOMMER, M.; MENEZES, T. R.; SIMAS, M. W., MENDONÇA, J. O.; DEGANI-SCHMIDT, I. Effect of volcanic ash-fall on a permian peat-forming environment, on the basis of palynology, palynofacies and paleobotany (Faxinal Coalfield, Brazil). **Rev. bras. paleontol.**, Porto Alegre, v. 12, n. 3, p.179-194, Set.-Dez. 2009.

CERLING, T. E. Use of carbon isotopes in paleosols as an indicator of the p(CO₂) of the paleoatmosphere. **Global Biogeochem. Cycles**, Washington v. 6, n. 3, p. 307-314, Sep. 1992.

CHALONER, W. G.; CREBER, G. T. Do fossil plants give a climatic signal? **J. Geol. Soc. London**, Avon, v. 147, p. 343-350, Mar. 1990.

CHEN, L.; LI, C.; CHALONER, W. G.; BEERLING, D. J.; SUN, Q.; COLLINSON, M. E.; MITCHELL, P. L. Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil Ginkgo leaves to signal atmospheric CO₂ change. **Am. J. Bot.**, Columbus, v. 88, n. 7, p. 1309-1315, Jul. 2001.

CLEAL, C. J.; JAMES, R. M.; ZODROW, E. L. Variation in stomatal density in the Late Carboniferous gymnosperm frond *Neuropteris ovata*. **Palaios**, Tulsa, v. 14, n. 2, p. 180-185, Apr. 1999.

CUTTER, E. G. Epiderme. In: _____. **Anatomia Vegetal: células e tecidos**. 2. ed. São Paulo: Roca, 1986. cap. 7, p. 97-145.

DELLA FÁVERA, J. C.; CHAVES, H. A. F.; MEDEIROS, M. A. M.; PEREIRA, S. D. Eventos cíclicos do Permiano das áreas de Candiota (RS) e Figueira-Sapopema (PR). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38, 1994. Camboriú. **Boletim de Resumos Expandidos**. Camboriú: SBG, 1994. p. 594-594.

DiMICHELE, W. A.; MONTAÑEZ, I. P.; POULSEN, C. J.; TABOR, N. J. Climate and vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age earth. **Geobiology**, Malden, v. 7, n. 2, 200-226, Mar. 2009.

EKART, D. D.; CERLING, T. E.; MONTAÑEZ, I. P.; TABOR, N. J. A 400 million year carbon isotope record of pedogenic carbonate: Implications for paleoatmospheric carbon dioxide. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 299, p. 805-827, Dec. 1999.

FITTIPALDI, F. C.; RÖSLER, O. Preparação de cutículas de plantas paleozóicas. **Boletim IG-USP**, São Paulo, v. 13, p. 51-55, 1982.

FITTIPALDI, F. C.; RÖSLER, O. **A cutícula de *Glossopteris communis* da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná**. MME/DNPM, 1985. p. 579-95 (Coletânea de trabalhos paleontológicos, Geologia, 27).

FLORIN, R. Untersuchungen zur Stammengeschichte der Coniferales und Cordaitales. **Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar**, Uppsala / Stockholm, v. 10, p.1-588, 1931.

FRYNS-CLAESSENS, E.; VAN COTTHEM, W. New classification of ontogenetic types of stomata. **Bot. Rev.**, New York, v. 39, n. 1, p. 71-138, Jan-Mar. 1973.

GASTALDO, R. A.; DiMICHELE, W. A.; PFEFFERKORN, H. W. Out of the Icehouse into the Greenhouse: A late Paleozoic analog for modern global vegetational change. **GSA Today**, Boulder, v. 6, n. 10, p. 1-7, Oct. 1996.

GRADSTEIN, F. M.; OGG, J. G.; SMITH, A. G. (Ed.). **A Geologic Time Scale 2004**. Cambridge: University Press, 2005. 610 p.

GRAY, J. Extraction techniques. In: KUMMEL, B.; RAUP, D. (Eds.) **Handbook of paleontological techniques**. San Francisco: W. H. Freeman, 1965. part III, p. 530-586.

GUERRA-SOMMER, Margot. 1988. **Padrões epidérmicos da Flora *Glossopteris* na Jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito, Kunguriano, RS): implicações taxonômicas, bioestratigráficas, paleoecológicas e paleogeográficas**. 1988. 372 f. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1988.

GUERRA-SOMMER, M. Padrões epidérmicos de Glossopteridales da tafoflora do Faxinal (Formação Rio Bonito - Artinskiano-Kunguriano, Bacia do Paraná, Brasil). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 19, n. 1, p. 26-40, Jan.-jun. 1992.

GUERRA-SOMMER, M., CAZZULO-KLEPZIG, M. Biostratigraphy of the Southern Brazilian Neo-Paleozoic Gondwana Sequence: a preliminary palaeobotanical approach. In: INTERNATIONAL CONGRES DE LA STRATIGRAPHIE ET GEOLOGIE DU CARBONIFERE ET PERMIEN, 12., 1991, Buenos Aires. **Comptes rendus...** Buenos Aires: ICC-P, 1993. p.61–72. v. 2.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. Permian Palaeofloras from Southern Brazilian Gondwana: A palaeoclimatic approach. **Rev. Bras. Geoc.**, Curitiba, v. 30, n. 3, p. 486-491, Set. 2000.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; MENEGAT, R.; FORMOSO, M. L. L.; BASEI, M. A. S.; BARBOZA, E. G.; SIMAS, M. W. Geochronological data from the Faxinal coal succession, southern Parana Basin, Brazil: A preliminary approach combining radiometric U-Pb dating and palynostratigraphy. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 25, n. 2, p. 246–256, Mar. 2008a.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; SANTOS, J. O. S.; HARTMANN, L. A.; KETZERC, J. M.; FORMOSO, M. L. L. Radiometric age determination of tonsteins and stratigraphic constraints for the Lower Permian coal succession in southern Paraná Basin, Brazil. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 74, n. 1, p. 13–27, Mar. 2008b.

GUERRA-SOMMER, M.; MARQUES-TOIGO, M.; SILVA, Z. C. C. Original biomass and coal deposition in Southern Brazil (Lower Permian, Paraná Basin). **Bull. Soc. Géol. Fr.**, Paris, v. 162, n. 2, p. 227-237, 1991.

HOLZ, M.; FRANÇA, A. B.; SOUZA, P. A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Parana Basin, Brazil, South America. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 29, n. 2, p. 381-399, Mar. 2010.

INTERGOVERNMENTAL PANEL ON CLIMATE CHANGE. **Climate Change 2007: The Physical Science Basis**. Cambridge: Cambridge University Press, 2007. 996 p. Disponível em: <<http://www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-wg1.htm>>. Acesso em: 05 mar. 2009.

JASPER, A.; UHL D.; MACHADO, N. T. G.; GONÇALVES, C. V.; GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. Late Paleozoic wildfires in the South American part of the Gondwana Realm. In: INTERNATIONAL LATEINAMERIKA-KOLLOQUIUM, 21, 2009. Göttingen. **Abstracts and Program**. Göttingen Universitätsverlag, 2009, p. 146-147.

KERP, H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. **Palaios**, Tulsa, v. 5, n. 6, p. 548-569, Dec. 1990.

KERP, H.; KRINGS, M. Light microscopy of cuticles. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 11, p. 52-56.

KRINGS, M.; KERP, H. An improved method for obtaining large pteridosperm cuticles. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 96, n. 3-4, p. 453-456, May 1997.

KÜRSCHNER, W. M.; VAN DER BURGH, J.; VISSCHER, H.; DILCHER, D. L. Oak leaves as biosensors of late Neogene and early Pleistocene paleoatmospheric CO₂ concentrations. **Mar. Micropaleontology**, Amsterdam, v. 27, n. 1- 4, p. 299-312, Apr. 1996.

LAKE, J. A.; WOODWARD, F. I.; QUICK, W. P. Long-distance CO₂ signalling in plants. **J. Exp. Bot.**, Oxford, v. 53, n. 367, p. 183-193, Feb. 2002.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 2. ed. Amsterdam: Elsevier, 1998. 870 p.

LEVANDOWSKI, J. H.; KALKREUTH, W. Chemical and petrographical characterization of feed coal, fly ash and bottom ash from the Figueira Power Plant, Paraná, Brazil. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 77, n. 3-4, p. 269-281, Jan. 2009.

McELWAIN, J. C. 2003. Atmospheric carbon dioxide – stomata. In: BRIGGS, D. E. G.; CROWTHER, P. R. (Ed.) **Palaeobiology II**, Oxford: Blackwell, cap. 4.3.5, p. 479-480.

McELWAIN, J. C.; BEERLING, D. J.; WOODWARD, F. I. Fossil Plants and Global Warming at the Triassic-Jurassic Boundary. **Science**, Washington, v. 285, n. 5432, p. 1386-1390, Aug. 1999.

McELWAIN, J. C.; CHALONER, W. G. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. **Ann. Bot.**, London, v. 76, n. 4, p. 389-395, Oct. 1995.

McELWAIN, J. C.; CHALONER, W. G. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. **Palaios**, Tulsa, v. 11, n. 4, p.:376-388, Aug. 1996.

McELWAIN, J. C.; MAYLE, F. E.; BEERLING, D. J. Stomatal evidence for a decline in atmospheric CO₂ concentration during the Younger Dryas stadial: a comparison with Antarctic ice core records. **J. Quaternary Sci.**, Sussex, v. 17, n. 1, p.21-29, Jan. 2002.

MEYEN, S. V. Epidermal-cuticular studies. In:_____. **Fundamentals of Palaeobotany**. London: Chapman and Hall, 1987. cap. 5, p. 263-269.

MILANI, Edison J. **Evolução tectono-estratigráfica da bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-oriental**. 1997. 2 v. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.

MORA, C. I.; DRIESE, S. G.; COLARUSSO, L. A. Middle to Late Paleozoic Atmospheric CO₂ Levels from Soil Carbonate and Organic Matter. **Science**, Washington, v. 271, n. 5252, p. 1105-1107, Feb. 1996.

MORRONE, N.; DAEMON, R. F. Jazida de Urânio de Figueira, Paraná. In: SCHOBENHAUS, C. (Ed.) **Principais depósitos minerais do Brasil: recursos minerais energéticos**. DNPM/CVRD, v. 1, 1985. p.133-142.

MOSBRUGGER, V. The nearest living relative method. In: JONES, T. P., ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern Techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 49, p. 261-265.

NIKLAS, K. J. **The Evolutionary Biology of Plants**. Chicago: University Press, 1997. 449 p.

PAGANI, M.; FREEMAN, K. H.; ARTHUR, M. A. Late Miocene atmospheric CO₂ concentrations and the expansion of C₄ grasses. **Science**, Washington, v. 285, n. 5429, p.876-879, Aug. 1999.

PANT, D. D. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. **Plant Sci. Ser.**, Allahabad, v. 1, p. 1-24, 1965.

PANT, D. D.; GUPTA, K. L. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 1. **Palaeontographica Abt. B**, Stuttgart, v. 124, n. 1-3, p. 45-81, Oct. 1968.

PANT, D. D.; GUPTA, K. L. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 2. **Palaeontographica Abt. B**, v. 132, n. 1-4, p. 130-152, Feb. 1971.

PANT, D. D.; SINGH, K. B. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 3. **Palaeontographica B**, Stuttgart, v. 135, n. 1-2, p. 1-40, Sep. 1971.

PEARSON, P. N.; PALMER, M. R. Middle Eocene seawater pH and atmospheric carbon dioxide concentrations. **Science**, Washington, v. 284, n. 5421, p. 1824-1826, Jun. 1999.

PIGG, K. B. Anatomically preserved *Glossopteris* foliage from the central Transantarctic Mountains. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 66, n. 1-2, p. 105-127, Nov. 1990.

PIGG, K. B.; McLOUGHLIN, S. Anatomically preserved *Glossopteris* leaves from the Bowen and Sydney basins, Australia. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 97, n. 3-4, p. 339-359, Sep. 1997.

PILLAR, V. D. **Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling**; User's Guide, v.2.4, 2006. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre, Brazil. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>. Acesso em: 29 Mar. 2010.

PILLAR, V. D.; ORLÓCI, L. On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. **J. Veg. Sci.**, Knivsta, v. 7, n. 4, p. 585-592, Aug. 1996.

POOLE, I.; KÜRSCHNER, W. M. Stomatal density and index: the practice. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: modern techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 48, p. 257-260.

PREVEC, R.; GASTALDO, R. A.; NEVELING, J.; REID S. B.; LOOY, C. V. An autochthonous glossopterid flora with latest Permian palynomorphs and its depositional setting in the *Dicynodon* Assemblage Zone of the southern Karoo Basin, South Africa. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.**, Amsterdam, v. 292, n. 3-4, p. 391-408, Jun. 2010.

PREVEC, R.; LABANDEIRA, C. C.; NEVELING, J.; GASTALDO, R. A.; LOOY, C. V.; BAMFORD, M. Portrait of a Gondwanan ecosystem: A new late Permian fossil locality from KwaZulu-Natal, South Africa. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 156, n. 3-4, p. 454-493, Sep. 2009.

RAVEN, J. A.; SPRENT, J. I. Phototrophy, diazotrophy and palaeoatmospheres: biological catalysis and the H, C, N and O cycles. **J. Geol. Soc. London**, Avon, v. 146, p. 161-170, Jan. 1989.

RETALLACK, G. J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. **Nature**, London, v. 411, n. 6835, p. 287-290, May 2001.

RIBEIRO, G.V.B. Correlação estratigráfica entre três bacias carboníferas do Paleovale Leão-Mariana Pimentel (RS). In: SIMPÓSIO SUL-BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 3, 1987. **Boletim de resumos expandidos**, Curitiba, SBG, 1987. p.335-349. v. 2.

RICARDI-BRANCO, F.; ARAI, M.; RÖSLER, O. Megaspores from coals of the Triunfo Member, Rio Bonito Formation (Lower Permian), northeastern Paraná State, Brazil. **An. Acad. Bras. Cienc.**, Rio de Janeiro, v. 74, n. 3, p. 491-503, Set. 2002.

RICARDI-BRANCO, F.; RÖSLER, O. The paleoflora of Figueira in the context of neopaleozoic of Paraná Basin, Brasil. **Terrae**, Campinas, v. 1, n. 1, p. 11–18, 2004.

ROYER, D. L. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam v. 114, n. 1-2, p. 1-28, Mar. 2001.

ROYER, D. L.; BERNER, R. A.; BEERLING, D. J. Phanerozoic atmospheric CO₂ change: Evaluating geochemical and paleobiological approaches. **Earth-Sci. Rev.**, Amsterdam, v. 54, n. 4, p. 349-392, Aug. 2001.

ROYER, D. L.; WING, S. L.; BEERLING, D. J.; JOLLEY, D. W.; KOCH, P. L.; HICKEY, L. J.; BERNER, R. A. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the Tertiary. **Science**, Washington, v. 292, n. 5525, p. 2310-2313, Jun. 2001.

SALISBURY, E. J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. **Philos. Trans. R. Soc. B**, London, v. 431, n. 256, p. 1-65, Sep. 1927.

SANTOS, R. V.; SOUZA, P. A.; ALVARENGA, C. J. S.; DANTAS, E. L.; PIMENTEL, M. M.; OLIVEIRA, C. G.; ARAÚJO, L. M. Shrimp U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Parana Basin, Brazil. **Gondwana Res.**, Amsterdam, v. 9, n. 4, p. 456-463, Jun. 2006.

SBARAINI, Eduardo. 2006. **Contribuição à interpretação paleoambiental dos depósitos de carvão do município de Figueira-PR, através da integração de dados petrográficos e estratigráficos**. 2006. 55 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28. 1974. Porto Alegre. **Anais ...** Porto Alegre: SBG, 1974. p.41-65. v. 1.

SIMAS, Margarete W. **Origem vulcânica para o *tonstein* da jazida do Faxinal (RS): estudos mineralógicos, petrográficos e de palinofácies.** 2007. 45 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

SOARES, P. C.; CAVA, L. T. Faciologia e Potencial Carbonífero da Formação Rio Bonito no Norte do Estado do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32. 1982. Salvador. **Anais...**, Salvador: SBG, 1982. p. 1120-1128. v.3.

SRIVASTAVA, A. K. Late Palaeozoic floral succession in India. In: INTERNATIONAL CONGRESS ON THE CARBONIFEROUS AND PERMIAN, 13. 1995. Cracow. **Proceedings...** Cracow: Polish Geological Institute, 1997. p. 269-272.

STEWART, W. N.; ROTHWELL, G. W. **Paleobotany and the evolution of plants.** 2. ed. New York: Cambridge, 1993. 521 p.

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L.; KRINGS, M. **Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants.** 2. ed. Burlington: Academic Press, 2009. 1230 p.

TICHÁ, I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves 7: Stomata density and sizes. **Photosynthetica**, Praha, v. 16, n. 3, p. 375-471, 1982.

VAN DER BURGH; J.; VISSCHER; H., DILCHER; D. L.; KÜRSCHNER W. M. Paleoatmospheric signatures in Neogene fossils leaves. **Science**, Washington, v. 260, n. 5115, p. 1788-1790, Jun. 1993.

VÖRDING, B.; KERP, H. Stomatal indices of *Peltaspermum martinsii* (Pteridospermopsida, Peltaspermeaceae) from the Upper Permian Bletterbach Gorge and their possible applicability as CO₂ proxies. **Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh.**, Stuttgart, v. 248, n. 2, p. 245-255, 2008.

VÖRDING, B.; KRINGS, M.; KERP, H. Reconstruction of Late Pennsylvanian CO₂ levels based on *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ?Medullosales) cuticles from France and Germany. **Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh.**, v. 254, n. 3, p. 359-372, Nov. 2009.

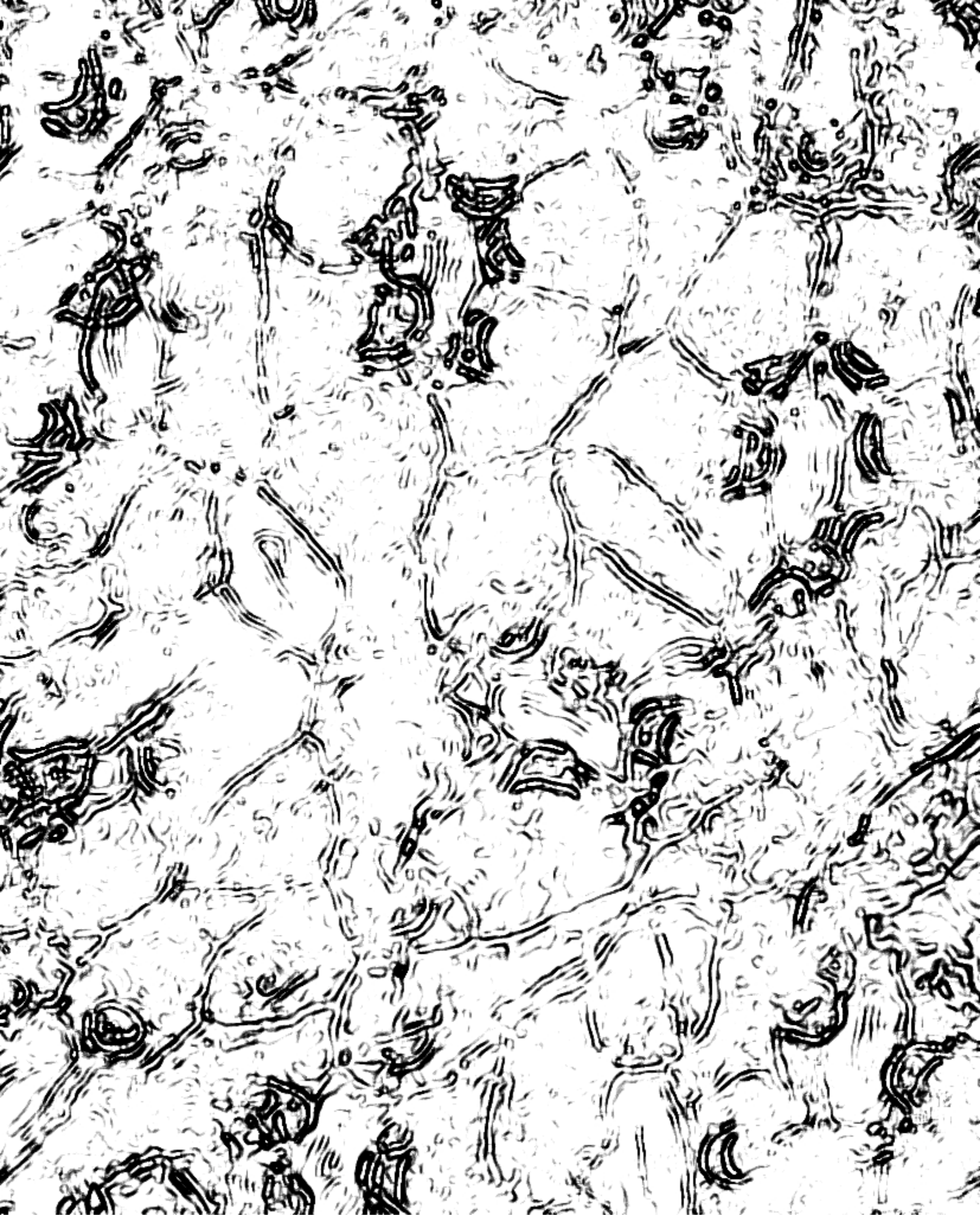
WAGNER, F.; DILCHER, D. L.; VISSCHER, H. Stomatal frequency responses in hardwood-swamp vegetation from Florida during a 60-year continuous CO₂ increase. **Am. J. Bot.**, Saint Louis, v. 92, n. 4, p. 690-695, Apr. 2005.

WILKINSON, H. P. The plant surface (mainly leaf) – Part I: Stomata. In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. (Ed.). **Anatomy of the Dicotyledons**, 2. ed. Oxford: Clarendon Press, 1979. cap. 10, p. 97-117. v. 1.

WILLIS, K. J.; McELWAIN, J. C. **The Evolution of Plants**. Oxford: University Press, 2002. 378 p.

WOODWARD, F.I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. **Nature**, London, v. 327, n. 6123, p. 617-618, Jun.1987.

ZACHARIAS, A. A.; ASSINE, M. L. Modelo de preenchimento de vales incisos por associações de fácies estuarinas, Formação Rio Bonito no norte do estado do Paraná. **Rev. Bras. Geoc.**, Curitiba, v. 35, n. 4, p. 573-583, Dez. 2005.



Capítulo 2

**2 ARTIGO “VARIATION IN STOMATAL FREQUENCY OF *GLOSSOPTERIS* LEAVES FROM THE LOWER PERMIAN OF PARANÁ BASIN (BRAZIL)”
SUBMETIDO À REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA**

“VARIAÇÃO NAS FREQUÊNCIAS ESTOMÁTICAS EM FOLHAS DE *GLOSSOPTERIS* NO PERMIANO INFERIOR DA BACIA DO PARANÁ, BRASIL”

Isabela Degani Schmidt e Margot Guerra Sommer

Instituto de Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx.P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. degani.schmidt@ufrgs.br, margot.sommer@ufrgs.br

Mary Elizabeth C. Bernardes de Oliveira

Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (USP), Universidade de Guarulhos (UnG), Centro de Ciências Exatas e Tecnológicas, Laboratório de Geociências, Praça Tereza Cristina, 1, Centro, 07023-070 Guarulhos, SP, Brasil.

maryeliz@usp.br

ABSTRACT

The stomatal density and index in compressed leaves of *Glossopteris communis* from two different roof shales from the Lower Permian in Paraná Basin, Brazil (Western Gondwana) have been investigated to test for possible relationships with modeled global changes in atmospheric CO₂ for the Phanerozoic. The obtained parameters show that glossopterids from the Cool Temperate biome can be used as CO₂-proxies, despite the impossibility of being compared with living relatives or equivalents. When confronted with already published data for the Tropical Summerwet biome, the present results confirm the detection of low levels of atmospheric CO₂ during the Lower Permian, as predicted by the modeled curve. Nevertheless, the lower stomatal frequencies detected at the climax of the coal interval (Faxinal coalfield, Sakmarian) when compared to the higher ones obtained in leaves from a younger interval (Figueira coalfield, Artinskian) could be attributed to temporarily high levels of atmospheric CO₂. Therefore, the occurrence of an extensive peat generating event at the southern part of the basin and the consequent greenhouse gases emissions from this environment may have been enough to reverse regionally and temporarily the reduction trend in atmospheric CO₂. Additionally, the Faxinal flora is preserved in a tonstein layer, which is a record of volcanic activity that could also imply a rise in atmospheric CO₂. During the Artinskian, the scarce generation of peat mires, as revealed by the occurrence of thin and discontinuous coal layers, and the lack of volcanism evidence would be insufficient to affect the general low CO₂ trend.

Keywords: paleo-CO₂ proxy; pteridosperms, fossil cuticles, Rio Bonito Formation, peat-forming floras, Gondwana

RESUMO

Frequências estomáticas foram calculadas em cutículas de *Glossopteris communis* procedentes de dois afloramentos do Permiano Inferior na Bacia do Paraná com o objetivo de relacioná-las com variações na concentração atmosférica de CO₂ modeladas para o Fanerozoico. Os resultados indicam que as glossopterídeas do bioma Temperado Frio podem ser utilizadas como equivalentes climáticos para inferência de níveis de CO₂ paleoatmosférico, apesar da impossibilidade de estabelecer um equivalente ecológico atual. Quando confrontados com dados obtidos para o bioma Tropical de Verão Úmido, os resultados aqui apresentados confirmam a detecção de baixos níveis de CO₂ na atmosfera durante o período, de acordo com o modelamento da curva. Porém as frequências estomáticas mais baixas detectadas no clímax do intervalo formador de carvão (jazida de Faxinal, Sakmariano), quando comparada às frequências mais altas obtidas nas folhas de intervalo mais jovem (jazida de Figueira, Artinskiano), poderiam ser atribuídas a níveis temporariamente altos de CO₂ na atmosfera. A ocorrência de extenso evento gerador de turfa na parte sul da bacia, com a consequente emissão de gases-estufa deste ambiente, poderia ter sido suficiente para reverter a tendência de queda de CO₂ atmosférico de forma regional e temporária. Além disso, a flora de Faxinal está preservada em uma camada de tonstein, registro de atividade vulcânica que poderia ter afetado os níveis de CO₂. No Artinskiano, a formação de turfeiras em menor escala, evidenciada por camadas de carvão descontínuas e delgadas, sem registro de vulcanismo, teria sido insuficiente para afetar a tendência de baixo CO₂.

Palavras-chave: equivalente paleoclimático para CO₂; pteridospermas, cutículas fósseis, Formação Rio Bonito, floras formadoras de turfa, Gondwana

2.1 INTRODUCTION

The applicability of fossil plant leaves as biosensors of Earth's paleoatmospheric CO₂ fluctuations is being increasingly ratified through the comparison between stomatal frequencies (stomatal density and index) of fossil, living and herbarium material (KOUWENBERG *et al.*, 2003; McELWAIN, 1998; WAGNER; DILCHER; VISSCHER, 2005) since Woodward (1987) observed an inverse correlation between stomatal frequency in extant plants and the concentration of atmospheric CO₂. Even though earlier studies were focused on historical and recent pre-historical approaches (BEERLING; CHALONER, 1992, 1993; KÜRSCHNER *et al.*, 1996), this method has encouragingly been applied to cuticular analyses of leaves from different geological intervals, from the Early Devonian through the Holocene (BEERLING, 2002; KÜRSCHNER *et al.*, 1998; McELWAIN; BEERLING; WOODWARD, 1999; McELWAIN; CHALONER, 1995, 1996; VAN DER BURGH *et al.*, 1993). In general, the estimated results based in stomatal parameters help to calibrate the curve of Phanerozoic levels of paleoatmospheric CO₂ calculated by the GEOCARB model (BERNER, 1991, 1994; BERNER; KOTHAVALA, 2001).

Different authors point out that environmental factors other than atmospheric CO₂ concentration can influence stomatal density; (ROTH-NEBELSICK, 2005; SALISBURY, 1927; TICHÁ, 1982). However, stomatal index is a much more stable parameter and recent data ratify it as being amongst the most robust proxies for paleoatmospheric CO₂ (BEERLING; FOX; ANDERSON, 2009; ROYER; BERNER; BEERLING, 2001).

When dealing with Mesozoic and Cenozoic floras, results from fossils have been compared to close living relatives (CHEN *et al.*, 2001; McELWAIN; BEERLING; WOODWARD, 1999; ROYER *et al.*, 2001), called nearest living relative (NLR) species (MOSBRUGGER, 1999). The method is based in the premise that climatic tolerances of the fossils would be similar to those of their NLR (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009).

In an attempt to overcome the difficulties of identifying taxonomic affinities between extinct and extant forms in large time spans (i.e. Paleozoic to Recent), comparisons have been made between fossil and Nearest Living Equivalent (NLE)

species (McELWAIN; CHALONER, 1995). However, it isn't always possible to find living matches to extinct plant species.

Cleal; James and Zedrow (1999) presented an alternative approach to this problem focusing on foliage of the single species *Neuropteris ovata*, a Paleozoic pteridosperm (Medullosales) from Equatorial swamp forest, to test whether its stomatal frequencies work as CO₂-proxies at different stratigraphic levels from the Upper Carboniferous. They found a marked drop in stomatal density (SD) and stomatal index (SI) in the very Early Stephanian that could reflect a rise in paleoatmospheric CO₂ due to a drastic contraction of tropical forests.

The results obtained by Retallack (2001) for atmospheric CO₂ through SI values in herbarium and fossil leaves of *Ginkgo* since late triassic and paleozoic pteridosperms (*Lepidopteris*, *Tatarina* and *Rachyphyllum*) as CO₂ proxies, agreed partially with the geochemical models proposed for comparison by the author. A transfer function available for *Ginkgo* was applied to the stomatal measurements in the pteridosperms in order to calculate the corresponding atmospheric CO₂ levels.

Vörding and Kerp (2008) analyzed cuticles of the Upper Permian pteridosperm species *Peltaspermum martinsii* from different coeval outcrops in the Southern Alps to test its applicability as a paleo-CO₂ proxy. The authors also employed a transfer function previously determined for *Ginkgo* leaves in order to establish comparisons with the atmospheric CO₂ models. Their estimates for the paleoatmospheric CO₂ levels resulted much higher than those of the geochemical models. Stomatal parameters were considered by the authors as speculative due to the use of a transfer function which has been established for a distinct taxon.

Vörding; Krings and Kerp (2009) tested stomatal parameters of the pteridosperm *Odontopteris brardii* from two geologically and ecologically different localities in Europe (Germany and France) in the late Stephanian. Similar values found in all specimens suggested that habitat-specific factors did not significantly affect SI. The results inferred from the SI values, despite being a little lower than the ones from the paleoatmospheric CO₂ models used for comparison, still corroborate the hypothesis of low levels of the gas during the late Paleozoic.

However, the determination of species which could be modern analogues to the extinct group of pteridosperms, abundant in the fossil record and often with well preserved cuticles, still remains an unresolved matter.

2.1.2 The *Glossopteris* Flora

In the Gondwana realm, the Phylum Pteridospermophyta (TAYLOR; TAYLOR; KRINGS, 2009) was mainly represented by the Glossopteridales, which dominated the flora during the Permian (GASTALDO; DiMICHELE; PFEFFERKORN, 1996). These plants were prominent elements of temperate ecosystems, primarily those of wetlands, and a swampy habitat has been inferred by their dominance in taphofloras which have been recovered mainly from layers associated to Permian Gondwana peat and coals (ANDERSON; ANDERSON, 1985; BANERJEE, 2005; GUERRA-SOMMER; MARQUES-TOIGO; SILVA., 1991; PIGG, 1990; PIGG; McLOUGHLIN, 1997). Nevertheless, fossil remains are known from fluvial and lacustrine deposits as well (HOLZ *et al.*, 2010; PREVEC *et al.*, 2009, 2010; SRIVASTAVA, 1997), suggesting that this group of plants could also occur at wetter areas of seasonally dry environments.

Over 200 morphospecies of glossopterid leaves have been described from the Permian of Africa, Antarctica, Australia, the Indian Peninsula and South America (STEWART; ROTHWELL, 1993), many of them based exclusively on venation patterns of poorly preserved impression material. Epidermal features of leaf adpressions have been used to distinguish some species of *Glossopteris* in material recovered mainly from roof shale levels (GUERRA-SOMMER, 1992; PANT; GUPTA, 1968, 1971; PANT; SINGH, 1971).

In Brazilian Gondwana, abundant and well preserved *Glossopteris* compressed leaves have been described from mud and silty-sandy layers interbedded with coal seams in coalfields in the northeastern and southern areas of the coal bearing Rio Bonito Formation from the Lower Permian of the Paraná Basin. *Glossopteris* leaves are also known from older glaciocontinental facies of the Itararé Group (Asselian to Sakmarian) and younger geologic strata of Irati, Teresina and Rio do Rasto formations (Late Artinskian to Wuchiapingian), but the species are known from impression specimens only (GUERRA-SOMMER; CAZZULO-KLEPZIG, 2000).

The present study focuses on compression leaves of *Glossopteris communis* Feistmantel, recognized from morphographic patterns in roof shale levels from different geographical areas (Figueira coalfield in the northeastern and Faxinal

coalfield in the southern Paraná Basin) in the coal deposition interval of the Rio Bonito Formation in Paraná Basin. Besides their macromorphology, also their similar epidermal features allowed us to consider them as a single biological entity. The use of a single taxon from a specific habitat (peat swamps in the present study) is an important requirement when comparing the effects of altered atmospheric CO₂ regimes on parameters like stomatal frequency (CLEAL; JAMES; ZODROW, 1999).

The main goal of this study is (i) to test whether cuticles of the extinct Gondwanan plant *G. communis* are suitable as proxies for CO₂ concentrations in the paleoatmosphere and (ii) to find lines of evidence to support the inferences from the obtained stomatal patterns.

2.2 GEOLOGICAL AND PALEBOTANICAL SYNTHESIS

The Paraná Basin is a large (1,400,000 km²) intracratonic sag basin covering part of southern Brazil, Paraguay, Uruguay and Argentina (FIG. 7). Basin floor subsidence, in addition to Paleozoic sea-level changes, created six second-order sequences deposited from the Ordovician to Late Cretaceous, separated by regional unconformities (MILANI, 1997). The coal-bearing Rio Bonito Formation, which is the subject of this study, occurs at the base of the second order Carboniferous-Early Triassic sequence (Gondwana I Supersequence). Extensive peat swamps developed during the deposition of Rio Bonito Formation in Paraná Basin at a paleolatitude of approximately 50°S, included in the Cool Temperate biome (REES *et al.*, 2002).

The study area comprises the Faxinal coalfield, in the southeastern outcrop belt of the Rio Bonito Formation in southern Brazil, Rio Grande do Sul State, and the Figueira coalfield, located in the eastern area of the Brazilian portion of the basin in Paraná State (RICARDI-BRANCO; RÖSLER, 2004).

The Faxinal coalfield, mined by the Companhia de Pesquisas e Lavras Minerais - COPELMI, is located near the town of Arroio dos Ratos, about 120 km west of Porto Alegre (Rio Grande do Sul State). The Faxinal coal succession includes five coal seams, named I, IM, M, MS and S from base to top. The present study focuses on a fossiliferous argillite approximately 7 cm thick, interbedded with the upper coal seam (S). Petrographic studies in this argillite reveal a volcanic ash-fall origin for this

sediment, thus identifying it as a tonstein (GUERRA-SOMMER *et al.*, 2008a). Ion microprobe (SHRIMP II) dating of zircons from the tonstein by Guerra-Sommer *et al.* (2008b) yielded an age of 290.6 ± 1.5 Ma (Sakmarian).

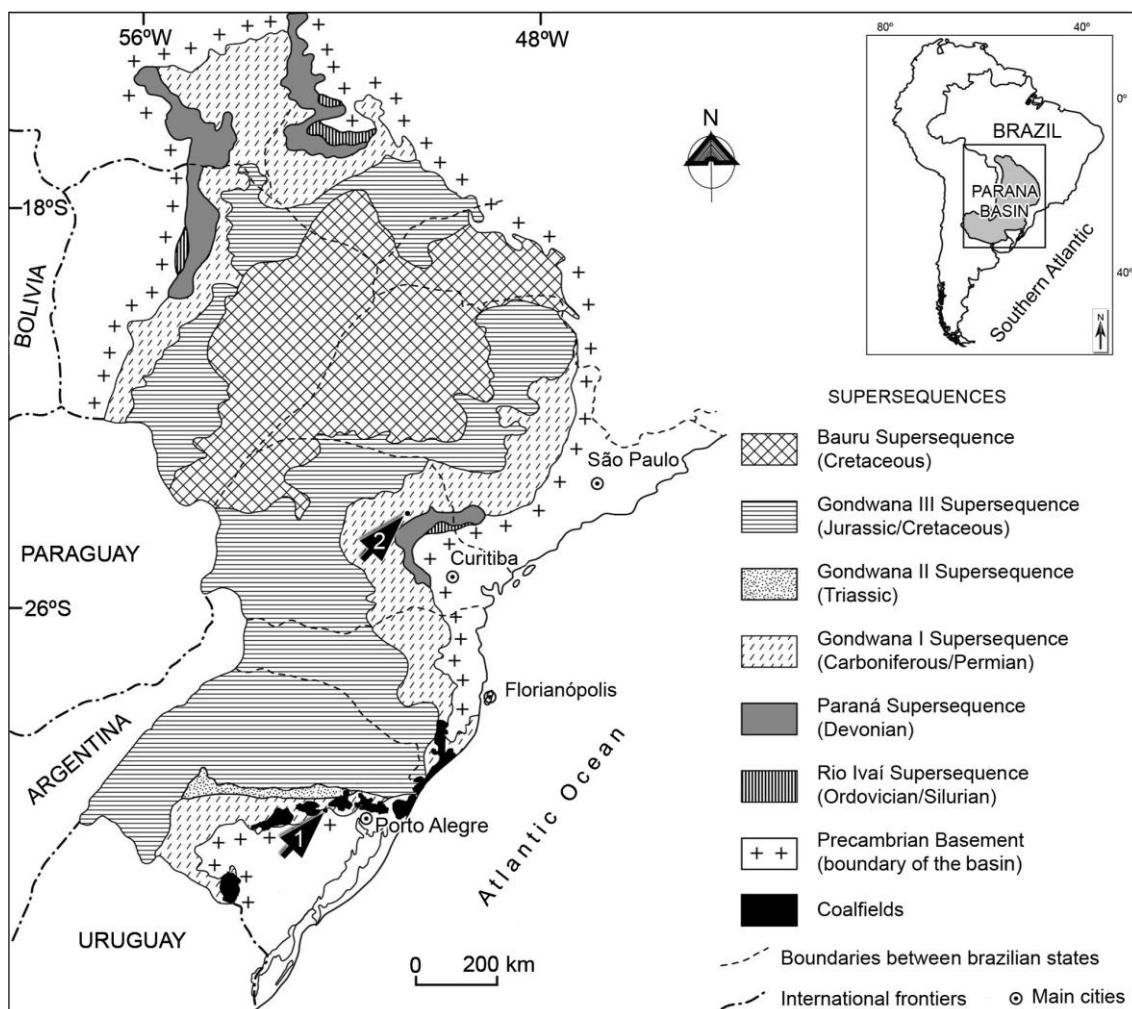


FIGURE 7 - Schematic geological map showing the main Supersequences of the Paraná Basin. Brazilian coalfields are represented according to Aboarrage and Lopes, 1986. Faxinal coalfield is indicated by the arrow #1 and Figueira coalfield by the arrow #2.

FONTE: SANTOS *et al.*, 2006, p. 457 (modif.).

According to Simas (2008), the original thickness of the unconsolidated ash has been inferred at about 28 cm. This evidence suggests the existence of an active and widespread explosive volcanic event in the Lower Permian of Western Gondwana. Volcanic activities in the surrounding areas have been assumed as ignition sources for wildfires, which produced large amounts of charcoal at the basal level of the tonstein layer (JASPER *et al.*, 2009).

The compression taphoflora hosted by the Faxinal tonstein is predominantly gymnospermous (GUERRA-SOMMER, 1992). Fragments of glossopterids constitute 70% of the entire association. Taxa identified include *Glossopteris brasiliensis*, *G. papillosa*, *G. similis-intermittens* *Plumsteadia sennes*, and *Platycardia* sp. Cordaitalean leaves (*Rufloria gondwanensis*) and very delicate filicoid fronds (*Sphenopteris* cf. *ischanovensis*) are subordinate (GUERRA-SOMMER, 1988).

Palynological analyses of the Faxinal coals indicate the dominance of bisaccate (striate and non-striate) and monosaccate pollen grains related to glossopterids, conifers and cordaitaleans (CAZZULO-KLEPZIG *et al.*, 2007). These pollen grains are followed by a low proportion of spores of lycopsids, filicopsids and scarce sphenopsids which emphasizes the minor contribution of pteridophytic plants to the peat-coal forming vegetation (CAZZULO-KLEPZIG *et al.*, 2009).

In the States of Santa Catarina and Paraná stratigraphic analyses conducted by Schneider *et al.* (1974) defined for the Rio Bonito Formation three members, called Triunfo, Paraguaçu (marine) and Siderópolis Members (from base to top). According to these authors, in the State of Paraná, the thickness of the Rio Bonito Formation decreases northwards, mainly because of the thinning and wedging out of the Triunfo Member, which disappears in the south of the State of São Paulo.

Soares and Cava (1982) concluded that the most extensive peat formation event, located in the northern area of the Paraná State, was associated to deltaic plain environments correlative to the upper part of the Triunfo Member and at the base of Paraguaçu Member. Morrone and Daemon (1985) and Della Fávera *et al.* (1994) agree with the inferences by Soares and Cava (1982).

According to Zacharias and Assine (2005), different facies associations from the Rio Bonito Formation in the northeast of the Paraná State result from sedimentation on an irregular depositional surface. Peat swamps, of restricted occurrence, developed in paleoenvironments related to delta plains in the central portion of the estuary and were included in the basal part of the Paraguaçu Member.

The coal seam in Figueira coalfield occurs on average at 40 m depth and is subdivided into a lower seam (0.4 m thickness) and an upper seam (0.2 m thickness) separated by a silty-sandstone layer of approximately 0.4 m thickness (LEVANDOWSKI; KALKREUTH, 2009).

Palynological data are not available for Figueira coalfield. The only results concerning microfloristic analyses were registered by Ricardi-Branco; Arai and

Rösler (2002), who identified megaspores of the genera *Lagenosporites*, *Sublagenicula* and *Setosisporites*, with botanical affinity with arborescent lycophytes from siltstones immediately overlying the coal bed.

The Figueira paleoflora, recovered from siltstone layers interbedded with coal seams in different outcrops, was categorized by Ricardi-Branco; Rösler (2004) in the following plant communities: swamp community (*Brasilodendron* cf. *B. pedroanum*, *Paracalamites australis*), flood plain community (*Sphenophyllum brasiliensis*, *Annularia occidentalis*, *Astherotheca derbyi*, *Pecopteris cambuyensis*, *Sphenopteris lobifolia*, *Glossopteris communis*) and elevated terrain community (*Paranocladus dusenii*, *Paranospermum cambuiense*). Using coal petrography techniques Sbaraini (2006) inferred that the peat-forming flora was composed mainly by arborescent plants, developed in transitional paleoenvironment controlled by fluvial and tidal processes.

Based on sequence stratigraphy, Holz *et al.* (2010) proposed a chronostratigraphic chart (FIG. 8) for the Paraná Basin in which the Rio Bonito succession is included in two third order sequences. In relation to previous studies, this chart presents a new stratigraphic model for peat generation at northeastern and southern regions of the basin. The Siderópolis Member and its coal seams in Santa Catarina and Paraná States are linked to the Late Paleozoic Third-Order Sequence (LPTS) number 4 (Artinskian); in Rio Grande do Sul State the Rio Bonito Formation is not formally subdivided into different lithostratigraphic members and the coal seams are included in the underlying LPTS-3 (Sakmarian). This new stratigraphic model is adopted in the present study.

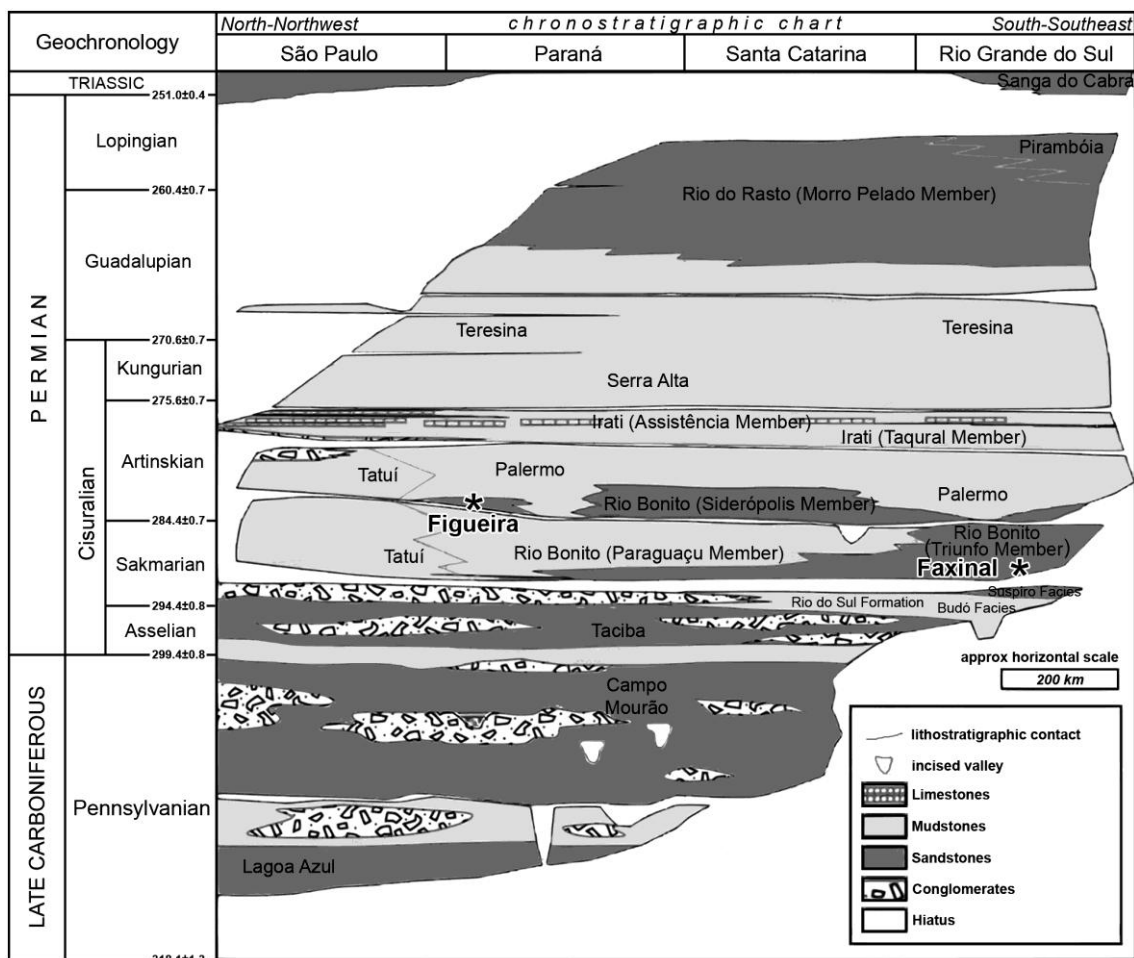


FIGURE 8 - Modified and simplified chronostratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin indicating the approximate position of Faxinal and Figueira coalfields. Stratigraphic position of Faxinal coalfield is based in radiometric age determination by Guerra-Sommer *et al.* (2008b). Stratigraphic position of Figueira coalfield is based on sequence stratigraphy according to Holz *et al.* (2010).

FONTE: HOLZ *et al.*, 2010, p. 397 (modif.)

2.3 MATERIAL AND METHODS

2.3.1 Material

Concentrated assemblages of glossopterid leaves occur in no preferential orientation within the fossiliferous layers. Most of the compressions are fragments of detached leaves and some of them correspond to leaves organically attached to short shoots in whorls (GUERRA-SOMMER, 1988). Selected leaves are oblong to

lanceolate, with entire margins, characterized by a midrib which extends from the base (when present) to near the leaf tip (when present) and curved secondary venation.

The revision of the material described by Fittipaldi and Rösler (1985) and Guerra-Sommer (1992) indicated that assemblages from Figueira and Faxinal show an overall similarity in regard to the epidermal micromorphology, particularly the stomatal complex and the clear delimitation of costal and intercostal zones on one of the leaf faces. However, the stomatal pattern of the *G. communis* leaves described by Fittipaldi and Rösler (1985) for the Paraná State remained insufficiently known because their stomatal description was focused on the sparse ones from the adaxial leaf surface and no stomatal counts were carried out.

Pant and Gupta (1968) described from macerated material very small cuticular pieces of *G. communis* showing polygonal to irregular-shaped cells with straight walls in order to constitute an emended diagnosis to this species. However, only non stomatiferous zones have been observed.

2.3.2 Methods

The cuticles were mechanically lifted from the matrix rock containing large fragments of *Glossopteris* compressions (FIG. 9) with the help of dissecting needles or chisel and hammer and then macerated in hydrofluoric acid for 48 hours (KERP, 1990). The dissolution of the rock allowed the cuticles to be released into the liquid and then to be filtered and gently washed in distilled water until neutralization.

The cuticles from Figueira coalfield were sampled from a total of 11 leaf fragments. They were bleached with dilute Schulze solution for 48 to 60 hours, according to Fittipaldi and Rösler (1982). After being washed with distilled water, the cuticles were submersed in KOH 10 % for five minutes and then washed again.

The dilute Schulze solution was employed in the preparation of the material from Faxinal with no success. It was then necessary to use an alternative method described by Gray (1965) employing saturated dry Schulze solution.

The cuticles from Faxinal coalfield were sampled from a total of 59 leaf fragments. They were macerated with the dry Schulze solution for two hours, then

gently washed and submitted to a bath in KOH 5 % for five minutes and washed again with distilled water (KERP, 1990).

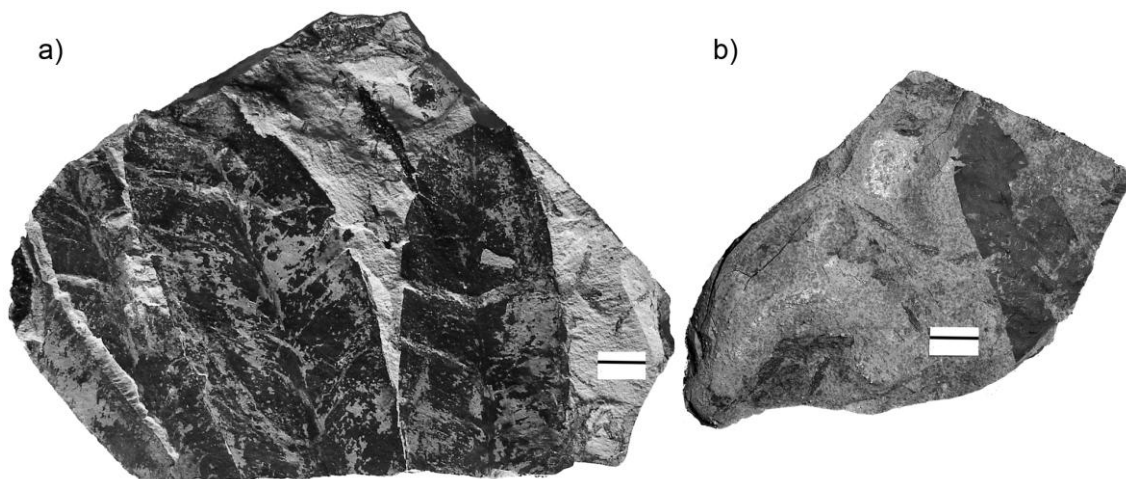


FIGURE 9 - Rock slabs bearing compressed fragments of *Glossopteris* leaves:
 a) tonstein slab from Faxinal coalfield stored in the paleobotanical collection of DPE-IG/UFRGS under the number PB4835
 b) siltstone slab from Figueira coalfield stored in the collection of GSA-IGc/USP under the number GP/3E-6990. Scale bars = 2 cm.

All cuticles were dehydrated in pure glycerin (KRINGS; KERP, 1997) and mounted in glycerin jelly slides with the help of a stereoscopic microscope Leica S8 APO with incident and transmitted light under magnifications between 20x and 160x.

The slides were examined using a microscope Zeiss Axioplan 2 with objectives Plan-Neofluar and differential interference contrast filter H/DIC II (KERP; KRINGS, 1999). Pictures were taken under a 400x magnification with a camera Sony/Ziess Cyber-shot DSC-S75 3.3 Megapixels CCD and the images were analyzed with the software Zeiss AxioVision 4.8.1.

Epidermal cells and stomata were counted and measured in the intercostal, stomatiferous zones. The stomatal density (SD) was determined by manually marking the number of stomata on the computer screen and dividing the result by the area value of the observed field to obtain the number per square millimeter (SALISBURY, 1927).

The stomatal index (SI) was calculated using the formula introduced by Salisbury (1927) $SI = 100S/(E+S)$, where S represents the number of stomata and E the number of epidermal cells per unit area (KERP, 1990). This formula expresses the stomatal frequency independently of the size of the epidermal cells in order to

compensate for the effects of leaf expansion (POOLE; KÜRSCHNER, 1999). All cells were counted manually by marking them on the computer screen.

Data analysis was performed using the MULTIV 2.63 for Windows statistical software (PILLAR, 2006). ANOVA with permutation tests (PILLAR; ORLÓCI, 1996) was employed to evaluate the effects of the factor 'site' (Faxinal vs. Figueira) on the stomatal results. Euclidean distances were used as dissimilarity index, and the sum of squares between groups (Qb statistics) was used as test criterion (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998).

The fossils from Figueira coalfield are stored in the collection of the Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (GSA-IGc/USP) under the code GP3E. The fossils from Faxinal coalfield and all the slides prepared for this study are stored under the code PB in the collection of the Paleobotanical Section of the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, UFRGS (DPE-IG//UFRGS).

2.4 RESULTS

The material from Faxinal yielded excellent slides and, from a total of 59 leaf fragments sampled, 43 cuticle fragments could be analyzed.

The cuticles from Figueira coalfield were sampled from a total of 11 leaf fragments. However, only 5 fragments yielded well preserved cuticles from which measurements could be made, since the material appeared to be decayed.

Epidermal cells were clearly visible in the Faxinal material (FIG. 10), while in the material from Figueira the cell walls weren't always preserved. Therefore, cell counts could not be obtained for the most part of Figueira material.

The adaxial leaf surface of *G. communis* is highly cutinized, mostly devoid of stomata and is composed by elongate, subrectangular cells. Papillae are absent from this lamina surface. The abaxial epidermis is less cutinized, with elongated polygonal or subrectangular cells bearing a single papilla in the costal zones, while those of the intercostal zones consist mostly of subsidiary cells which are polygonal, sometimes subtriangular, subquadrangular, oval or irregularly shaped. Stomata of abaxial surface are haplocheilic and occur randomly oriented and sunken, with 4 to 8

(generally 5-7) subsidiary cells arranged in irregular rings, each bearing a prominent hollow papilla arching over the stomatal pore in the center. Subsidiary cells are sometimes shared between adjacent stomata (FIG. 10).

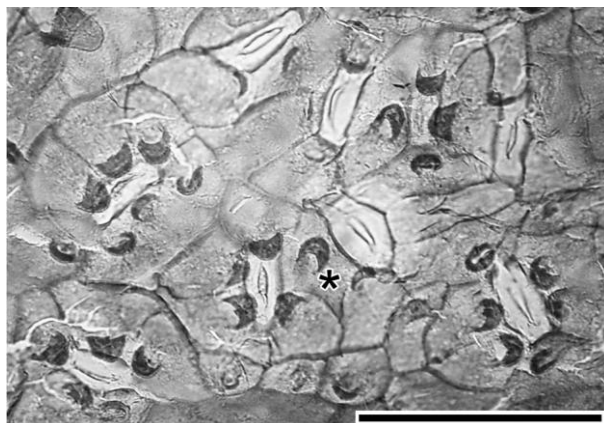


FIGURE 10 - Stomatal pattern of *Glossopteris communis* under magnification of 400x in transmitted light microscopy. Stomatal apparati are composed by 4-8 subsidiary cells, generally 5-7, each featuring a hollow papilla which arches over the stomatal pore in the center. *Note the subsidiary cell shared between two adjacent stomatal apparati. Slide of Faxinal coalfield material stored in the DPE-IG/UFRGS collection under the number PB4801-37-021. Scale bar = 100 μm .

The results of stomatal counts are given in TABLE 1. Calculations for both SD and SI for the two stratigraphical levels indicate an increase of approximately 20% in stomatal frequencies from the older (Sakmarian) to the younger (Artinskian) strata. Mean densities increased from 234.73 mm^{-2} in the Faxinal coalfield to 284.14 mm^{-2} in the Figueira coalfield, and indices increased respectively from 15.7 (mean) to 18.9. The trend in stomatal density observed in the Sakmarian to the Artinskian of coalfields in the Rio Bonito Formation is represented in FIG. 11.

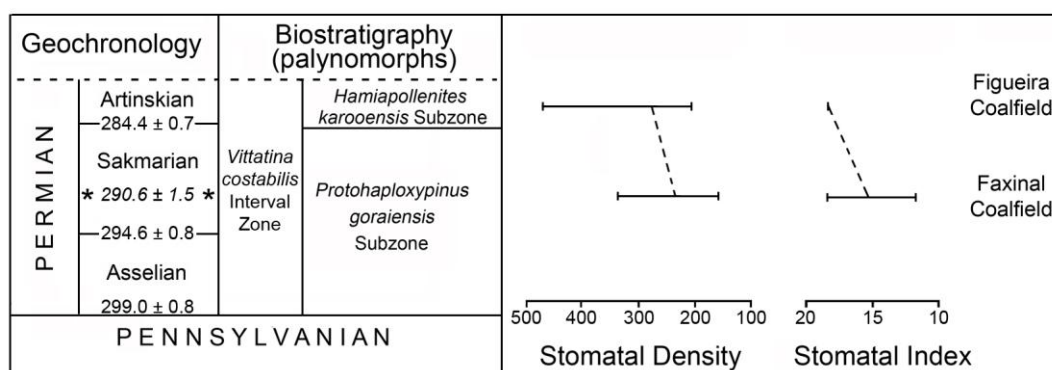


FIGURE 11 - Trends of stomatal density and index in *Glossopteris communis* observed in the Sakmarian (Faxinal coalfield) to Artinskian (Figueira coalfield) of the Paraná Basin, Brazil (after model by CLEAL; JAMES; ZODROW, 1999). The Faxinal sample is shown against the absolute dating by Guerra-Sommer *et al.* (2008). The Figueira sample is plotted according to data by Holz *et al.* (2010). The bar for each sample represents the total range in stomatal frequencies observed, joined by the mean values through a dashed line. Stomatal index of Figueira samples is based on only one count.

TABLE 1
 Calculation results of epidermal cell density, stomatal density and stomatal index
 a) results for Faxinal coalfield (Sakmarian)
 b) results for Figueira coalfield (Artinskian)

(a) Faxinal coalfield (Sakmarian)	ED	SD	SI
Mean	1269.74	234.73	15.7
Minimum	977.68	160.78	12.6
Maximum	1779.03	328.06	18.75
Standard deviation	203.80	36.26	1.51
Coefficient of variation (%)	16.05	15.45	9.66

NL=59; NC= 43; NE=5355; NS=992

(b) Figueira coalfield (Artinskian)	ED	SD	SI
Mean	979.14	284.14	18.9
Minimum	...	204.04	...
Maximum	...	481.26	...
Standard deviation	...	74.81	...
Coefficient of variation (%)	...	26.33	...

NL=5; NC= 17; NE=90; NS=355

ED= epidermal cell density

SD= stomatal density

SI= stomatal index

NL= number of leaves sampled

NC= number of cuticle fragments analyzed

NE= number of epidermal cells counted

NS= number of stomata counted

... = not available

SI calculation could be carried out on only one cuticle fragment from Figueira and therefore statistical analysis could only be applied to the SD data.

The difference found for SD between the two sites is statistically significant, being P between groups = 0,0018 (TABLE 2). The test applied is sufficiently robust and did not require data transformation, despite the sampling difference between the two sites in the data here presented.

TABLE 2
 Results of ANOVA data analysis
 Permutation tests were used to evaluate the effects of the factor 'site' (Faxinal vs. Figueira) on the stomatal densities.

Source	Sum squares (Q)	$P(QbNULL \geq Qb)$ *
site		
Between groups	29742	0.0018

* P probabilities generated for sum squares (Qb), except for interactions, where $F=Qb/Qw$ was employed as testing criterion.

2.5 DISCUSSION

There are no published records that could be directly compared to the present results. Previously published data by Pant and Gupta (1968) for cuticular analyses in different species of *Glossopteris* from the Raniganj Coalfield (Wordian) do not include stomatal counts for *G. communis*, as did not the description by Fittipaldi and Rösler (1985). Based exclusively on micromorphological features Guerra-Sommer (1992) described a new species for the Faxinal coalfield, *G. papillosa*, which could be *G. communis*. Given that the specific epithet *papillosa* had already been employed to designate a glossopterid species from India by Srivastava (1969), the designation by Guerra-Sommer (1992) is invalid. It is beyond the scope of this paper to establish formal descriptions. However, considering the association of venation and stomatal patterns in the specimens of *G. communis*, it is considered here that epidermal patterns must be included in future emended diagnosis of this species.

Taking into account that Glossopteridales is an extinct group of plants with no living relatives or equivalents, we decided not to apply, in the present study, the transfer functions available for *Ginkgo* to SI values of *G. communis*. As a consequence, the data here obtained cannot be plotted on the curve modeled by Berner and Kothavala Geocarb III (2001) and Berner GEOCARBSULF (2006) for atmospheric CO₂ variation in the Phanerozoic.

Thus we adopted the alternative approach by Cleal; James and Zedrow (1999) of comparing data of a single species from different fossil assemblages in similar paleoenvironments, but within distinct stratigraphic levels, to test the capability of detection of CO₂ atmospheric fluctuations by *G. communis*.

According to Royer (2006), low levels of atmospheric CO₂ are estimated for the Namurian-Kazanian interval. Different authors (Berner and Kothavala, 2001; Crowley and Berner, 2001; Royer et al., 2004) associated this event to an extensive Phanerozoic glaciation, suggesting strong coupling between CO₂ and temperature. Isbell et al. (2003), instead of a continuous record of ice, argued for two shorter phases of glaciation. The coal interval from the Lower Permian of Paraná Basin can be associated with the termination of the second ice phase and was developed during a cool phase, from 290 until 267 Ma (ROYER, 2006).

The stomata frequencies obtained in *G. communis* can be confronted to those of the Early Permian conifer *Lebachia frondosa*. This species, among other taxa, was used by McElwain and Chaloner (1995) to give support to the hypothesis that stomata parameters in fossil leaves would have potential value for detecting changes in the atmospheric CO₂ concentration through geological time. The difference range between the stomatal frequency here calculated and of *L. frondosa* is narrow. Whereas mean SDs in *G. communis* vary between 234.73 and 284.14, in *L. frondosa* it corresponds to 309. The mean SI values obtained for such distinct species as conifer (14.6) from the Tropical Summerwet biome and glossopterid (15.7 to 18.9) from the Cool Temperate biome (*sensu* Rees *et al.* 2002) also display uniformity (cf. Beerling; Royer, 2002). A consistency is evidenced through the inferences of global low levels of atmospheric CO₂ during the Lower Permian as predicted by the GEOCARB model (Berner, 1991, 1994; Berner and Kothavala, 2001). On the strictly northern hemisphere reconstructions published so far, this could be the first cross-check with southern hemisphere stomatal data as expected by Beerling and Royer (2002).

G. communis in the Sakmarian has lower stomatal frequencies than in the Artinskian, implying relatively higher levels of atmospheric CO₂ during the former interval. Many factors could have influenced this trend. Considering the absolute age of 290.6 ±1.5 Ma (Sakmarian) for the Faxinal coalfield (GUERRA-SOMMER *et al.*, 2008b) and the relative age of the Figueira coalfield (Artinskian) according to the chronostratigraphic chart by Holz *et al.* (2010) for the Permian of Paraná Basin, a probable time span of about 8 Ma should have occurred between peat formation in the southern and the northeastern part of the basin. Additionally, the multiple coal seams (five or more), continuous and above one meter thickness registered at the Sakmarian southern coalfields are indicative of extensive peat accumulating swamps, generated in barrier-lagoon depositional system, found behind barrier (ALVES; ADE, 1996; HOLZ *et al.*, 2010). On the other hand, only one thin (about 0.6 m thickness) and discontinuous coal bed is found in the northeastern part of the basin at the Artinskian, generated in restricted peat swamp areas developed in saturated ambits of delta plain systems (ZACHARIAS; ASSINE 2005). During the generation of peat mires in these northern areas, wetland forests were disappearing in the Brazilian Paraná Basin as indicated by palynostratigraphic data (HOLZ *et al.*, 2010). An overall change in flora composition is marked by the transition of *Vittatina costabillis* Zone to the

Luekispurites wyrkae palynozone right after the coal deposition of Figueira coalfield attributed to climate change and tectonic activity (HOLZ *et al.*, 2010).

A relation between the low stomatal frequencies of *G. communis* in the Sakmarian (Faxinal coalfield) of the southern Paraná Basin and the development of extensive mires can be inferred here. This important and extensive event of peat generation may have been sufficient to reverse regionally and temporarily the reduction trend in atmospheric CO₂ according to the global curves established by the GEOCARB model (BERNER; KOTHAVALA, 2001). Studies in present-day peatlands point out that this type of environment plays a significant role in the emission of greenhouse gases, especially under warming and flooding conditions (AERTS; LUDWIG, 1997; BILLINGS *et al.*, 1982; MCKENZIE *et al.*, 1998) On the other hand, the younger peat mires developed in the northern areas of the basin were very sparse and therefore insufficient to affect the general low trend in atmospheric CO₂.

It must also be observed that the integration of the results presented in this study with previously published data for the Faxinal coalfield (GUERRA-SOMMER *et al.*, 2008a; JASPER *et al.*, 2009) allows us to infer that volcanic events could be identified as one of the potential sources of greenhouse gases.

According to Guerra-Sommer *et al.*, (2008b) the volcanism detected in the southern Brazilian coal interval through the presence of tonstein layers was interpreted as the same which produced the Choioy Group in western Argentina (LÓPEZ-GAMUNDI, 2006). Nevertheless, unpublished data (verbal communication Dr. João Orestes Schneider Santos) leads to the hypothesis that in the Brazilian region the explosive event occurred in closer surrounding areas, still unidentified.

2.6 CONCLUSIONS

Finer-scale patterns of atmospheric CO₂ variations were detected for a 8Ma interval in the Lower Permian of the Paraná Basin using stomatal frequency in *G. communis* from two assemblages of different age intervals (Sakmarian and Artinskian).

The lower stomatal frequencies observed at the climax of the peat deposition interval (Sakmarian) during a phase of globally estimated low

paleoatmospheric CO₂ is related to a temporary increase in CO₂ levels due to extensive areas of peat accumulation and/or under intense ash fall due to volcanic activities.

The results show that the permian Glossopteridales can be used as CO₂-proxies. Although the evidence does not give direct results about the past atmosphere which could be compared to present-day levels, it does reveal fluctuations within the Sakmarian –Artinskian interval during the development of peat-forming systems in Brazilian sequences.

ACKNOWLEDGEMENTS

We wish to thank CPGq and CECO (IG/UFRGS) and the GSA-IGc/USP for their assistance and making available their facilities for the preparation and observation of the fossil material. This study was conducted during the tenure of a project funded by the Brazilian National Counsel of Technological and Scientific Development CNPq (project 471845/2007-8) and is submitted in partial fulfillment of the requirements for the M. S. degree at the Programa de Pós-Graduação em Geociências/UFRGS, Porto Alegre, Rio Grande do Sul (CNPq 565586/2008-4).

REFERENCES

ABOARRAGE, A. M.; LOPES R. C. **Projeto - A Borda Leste da Bacia do Paraná: integração geológica e avaliação econômica**. Porto Alegre: DNPM/CPRM, 1986. 18 v., Relatório interno.

AERTS, R.; LUDWIG, F. Water-table changes and nutritional status affect trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. **Soil Biol. Biochem.**, Oxford, v. 29, n. 11-12, p.1691-1698, Nov.-Dec. 1997.

ALVES, R. G.; ADE, M. V. B. Sequence stratigraphy and coal petrography applied to the Candiota Coal Field, Rio Grande do Sul, Brazil: A depositional model. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 30, n. 3, p. 231-248, Jul. 1996.

ANDERSON, J. M.; ANDERSON, H. M. **The Palaeoflora of southern Africa. Prodrum of South African megaflores Devonian to Cretaceous**. Rotterdam: AA Balkema, 1985. 423 p.

BANERJEE, M. Autochthonous deposition of Indian coal beds with palaeobotanical evidences of in situ plants from Saharjuri Basin, Jharkhand. **Curr. Sci. India**, Bangalore, v. 88, n. 9, p.1487-1490, May 2005.

BEERLING, D. J. Low atmospheric CO₂ levels during the Permo-Carboniferous glaciation inferred from fossil lycopsids. **Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.**, Washington, v. 99, n. 20, p. 12567-12571, Oct. 2002.

BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Stomatal density as an indicator of atmospheric CO₂ concentration. **The Holocene**, London, v. 2, n. 1, p. 71-78, Mar. 1992.

BEERLING, D. J.; CHALONER, W. G. Stomatal density responses of Egyptian *Olea europaea* L. leaves to CO₂ change since 1327 BC. **Ann. Bot.**, London, v. 71, n. 5, p. 431-435, May 1993.

BEERLING, D. J.; FOX, A.; ANDERSON, C. W. Quantitative uncertainty analyses of ancient atmospheric CO₂ estimates from fossil leaves. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 309, n. 9, p. 775-787, Nov. 2009.

BEERLING, D. J.; ROYER, D. L. Fossil plants as indicators of the phanerozoic global carbon cycle. **Annu. Rev. Earth Pl. Sci.**, Palo Alto, n. 30, p. 527-556, 2002.

BERNER, R. A. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 291, n. 4, p. 339–376, Apr. 1991.

BERNER, R. A. 3GEOCARB-II - A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 294, n. 1, p. 56-91, Jan. 1994.

BERNER, R. A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. **Geochim. Cosmochim. Acta**, Oxford, v. 70, n. 23, p. 5653-5664, Dec. 2006.

BERNER, R. A.; KOTHAVALA, Z. GEOCARB III: A Revised Model of Atmospheric CO₂ over Phanerozoic Time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 301, n. 2, p. 182-204, Feb. 2001.

BILLINGS, W. D.; LUKEN, J. O.; MORTENSEN, D. A.; PETERSON, K. M. Arctic tundra - a source or sink for atmospheric carbon-dioxide in a changing environment? **Oecologia**, New York, v. 53, n. 1, p. 7-11, 1982.

CAZZULO-KLEPZIG, M.; GUERRA-SOMMER M.; MENEGAT, R.; SIMAS, M. W.; MENDONÇA FILHO, J. G. Peat-forming environment of Permian coal seams from the Faxinal coalfield (Paraná Basin) in Southern Brazil, based on palynology and palaeobotany. **Rev. bras. paleontol.**, Porto Alegre, v. 10, n. 2, p. 117-127, Mai.-Ago. 2007.

CAZZULO-KLEPZIG, M.; MENDONÇA FILHO, J. G.; GUERRA-SOMMER, M.; MENEZES, T. R.; SIMAS, M. W., MENDONÇA, J. O.; DEGANI-SCHMIDT, I. Effect of volcanic ash-fall on a permian peat-forming environment, on the basis of palynology, palynofacies and paleobotany (Faxinal Coalfield, Brazil). **Rev. bras. paleontol.**, Porto Alegre, v. 12, n. 3, p.179-194, Set.-Dez. 2009.

CHEN, L.; LI, C.; CHALONER, W. G.; BEERLING, D. J.; SUN, Q.; COLLINSON, M. E.; MITCHELL, P. L. Assessing the potential for the stomatal characters of extant and fossil Ginkgo leaves to signal atmospheric CO₂ change. **Am. J. Bot.**, Columbus, v. 88, n. 7, p. 1309-1315, Jul. 2001.

CLEAL, C. J.; JAMES, R. M.; ZODROW, E. L. Variation in stomatal density in the Late Carboniferous gymnosperm frond *Neuropteris ovata*. **Palaios**, Tulsa, v. 14, n. 2, p. 180-185, Apr. 1999.

CROWLEY, T. J.; BERNER, R. A. CO₂ and climate change. **Science**, Washington, v. 292, n. 5518, p. 870-872, May 2001.

DELLA FÁVERA, J. C.; CHAVES, H. A. F.; MEDEIROS, M. A. M.; PEREIRA, S. D. Eventos cíclicos do Permiano das áreas de Candiota (RS) e Figueira-Sapopema (PR).

In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 38, 1994. Camboriú. **Boletim de Resumos Expandidos**. Camboriú: SBG, 1994. p. 594-594.

FITTIPALDI, F. C.; RÖSLER, O. Preparação de cutículas de plantas paleozóicas. **Boletim IG-USP**, São Paulo, v. 13, p. 51-55, 1982.

FITTIPALDI, F. C.; RÖSLER, O. **A cutícula de *Glossopteris communis* da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná**. MME/DNPM, 1985. p. 579-95 (Coletânea de trabalhos paleontológicos, Geologia, 27).

GASTALDO, R. A.; DiMICHELE, W. A.; PFEFFERKORN, H. W. Out of the Icehouse into the Greenhouse: A late Paleozoic analog for modern global vegetational change. **GSA Today**, Boulder, v. 6, n. 10, p. 1-7, Oct. 1996.

GRAY, J. Extraction techniques. In: KUMMEL, B.; RAUP, D. (Eds.) **Handbook of paleontological techniques**. San Francisco: W. H. Freeman, 1965. part III, p. 530-586.

GUERRA-SOMMER, Margot. 1988. **Padrões epidérmicos da Flora *Glossopteris* na Jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito, Kunguriano, RS): implicações taxonômicas, bioestratigráficas, paleoecológicas e paleogeográficas**. 1988. 372 f. Tese (Doutorado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1988.

GUERRA-SOMMER, M. Padrões epidérmicos de Glossopteridales da tafoflora do Faxinal (Formação Rio Bonito - Artinskiano-Kunguriano, Bacia do Paraná, Brasil). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 19, n. 1, p. 26-40, Jan.-jun. 1992.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. Permian Palaeofloras from Southern Brazilian Gondwana: A palaeoclimatic approach. **Rev. Bras. Geoc.**, Curitiba, v. 30, n. 3, p. 486-491, Set. 2000.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; MENEGAT, R.; FORMOSO, M. L. L.; BASEI, M. A. S.; BARBOZA, E. G.; SIMAS, M. W. Geochronological data from the Faxinal coal succession, southern Parana Basin, Brazil: A preliminary approach combining radiometric U-Pb dating and palynostratigraphy. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 25, n. 2, p. 246-256, Mar. 2008a.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; SANTOS, J. O. S.; HARTMANN, L. A.; KETZERC, J. M.; FORMOSO, M. L. L. Radiometric age determination of tonsteins and stratigraphic constraints for the Lower Permian coal succession in southern Paraná Basin, Brazil. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 74, n. 1, p. 13-27, Mar. 2008b.

GUERRA-SOMMER, M.; MARQUES-TOIGO, M.; SILVA, Z. C. C. Original biomass and coal deposition in Southern Brazil (Lower Permian, Paraná Basin). **Bull. Soc. Géol. Fr.**, Paris, v. 162, n. 2, p. 227-237, 1991.

HOLZ, M.; FRANÇA, A. B.; SOUZA, P. A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Parana Basin, Brazil, South America. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 29, n. 2, p. 381-399, Mar. 2010.

ISELL, J. L.; MILLER, M. F.; WOLFE, K. L.; LENAHER, P. A. Timing of late Paleozoic glaciation in Gondwana: Was glaciation responsible for the development of northern hemisphere cyclothems? In: CHAN, M. A.; ARCHER, A. W. (Ed.). **Extreme Depositional Environments: Mega end Members in Geologic Time**. Boulder: Geological Society of America Special Paper 340, 2003. p.5–24.

JASPER, A.; UHL D.; MACHADO, N. T. G.; GONÇALVES, C. V.; GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. Late Paleozoic wildfires in the South American part of the Gondwana Realm. In: INTERNATIONAL LATEINAMERIKA-KOLLOQUIUM, 21, 2009. Göttingen. **Abstracts and Program**. Göttingen Universitätsverlag, 2009, p. 146-147.

KERP, H. The study of fossil gymnosperms by means of cuticular analysis. **Palaios**, Tulsa, v. 5, n. 6, p. 548-569, Dec. 1990.

KERP, H.; KRINGS, M. Light microscopy of cuticles. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern techniques**. London: Geological Society, 1999, p. 52-56.

KOUWENBERG, L.L.R.; MCELWAIN, J.C.; KURSCHNER, W.M.; WAGNER, F.; BEERLING, D.J.; MAYLE, F.E.; VISSCHER H. Stomatal frequency adjustment of four conifer species to historical changes in atmospheric CO₂. **Am. J. Bot.**, Columbus, v. 90, n. 4, p. 610-619, Apr. 2003.

KRINGS, M.; KERP, H. An improved method for obtaining large pteridosperm cuticles. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 96, n. 3-4, p. 453-456, May 1997.

KÜRSCHNER, W. M.; STULEN, I.; WAGNER, F.; KUIPER, P. J. C. Comparison of palaeobotanical observations with experimental data on the leaf anatomy of durmast oak [*Quercus petraea* (Fagaceae)] in response to environmental change. **Ann. Bot.**, London, v. 81, n. 5, p. 657-664, May 1998.

KÜRSCHNER, W. M.; VAN DER BURGH, J.; VISSCHER, H.; DILCHER, D. L. Oak leaves as biosensors of late Neogene and early Pleistocene paleoatmospheric CO₂

concentrations. **Mar. Micropaleontology**, Amsterdam, v. 27, n. 1- 4, p. 299-312, Apr. 1996.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**. 2. ed. Amsterdam: Elsevier, 1998. 870 p.

LEVANDOWSKI, J. H.; KALKREUTH, W. Chemical and petrographical characterization of feed coal, fly ash and bottom ash from the Figueira Power Plant, Paraná, Brazil. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 77, n. 3-4, p. 269-281, Jan. 2009.

LÓPEZ-GAMUNDI, O. Permian plate margin volcanism and tuffs in adjacent basins of west Gondwana: Age constraints and common characteristics. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 22, n. 3-4, p. 227-238, Dec. 2006.

McELWAIN, J. C. Do fossil plants signal palaeoatmospheric CO₂ concentration in the geological past? **Philos. Trans. R. Soc. B**, London, v. 353, n. 1365, p. 83-96, Jan. 1998.

McELWAIN, J. C.; BEERLING, D. J.; WOODWARD, F. I. Fossil Plants and Global Warming at the Triassic-Jurassic Boundary. **Science**, Washington, v. 285, n. 5432, p. 1386-1390, Aug. 1999.

McELWAIN, J. C.; CHALONER, W. G. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. **Ann. Bot.**, London, v. 76, n. 4, p. 389-395, Oct. 1995.

McELWAIN, J. C.; CHALONER, W. G. The fossil cuticle as a skeletal record of environmental change. **Palaios**, Tulsa, v. 11, n. 4, p.:376-388, Aug. 1996.

McKENZIE, C.; SCHIFF, S.; ARAVENA, R.; KELLY, C.; LOUIS V. S. Effect of temperature on production of CH₄ and CO₂ from peat in a natural and flooded boreal forest wetland. **Climatic Change**, Dordrecht, v. 40, n. 2, p. 247-266, Oct. 1998.

MILANI, Edison J. **Evolução tectono-estratigráfica da bacia do Paraná e seu relacionamento com a geodinâmica fanerozóica do Gondwana sul-oriental**. 1997. 2 v. Tese (Doutorado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1997.

MORRONE, N.; DAEMON, R. F. Jazida de Urânio de Figueira, Paraná. In: SCHOBENHAUS, C. (Ed.) **Principais depósitos minerais do Brasil: recursos minerais energéticos**. DNPM/CVRD, v. 1, 1985. p.133-142.

MOSBRUGGER, V. The nearest living relative method. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 49, p. 261-265.

PANT, D. D.; GUPTA, K. L. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 1. **Palaeontographica Abt. B**, Stuttgart, v. 124, n. 1-3, p. 45-81, Oct. 1968.

PANT, D. D.; GUPTA, K. L. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 2. **Palaeontographica Abt. B**, Stuttgart, v. 132, n. 1-4, p. 130-152, Feb. 1971.

PANT, D. D.; SINGH, K. B. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 3. **Palaeontographica Abt. B**, Stuttgart, v. 135, n. 1-2, p. 1-40, Sep. 1971.

PIGG, K. B. Anatomically preserved *Glossopteris* foliage from the central Transantarctic Mountains. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 66, n. 1-2, p. 105-127, Nov. 1990.

PIGG, K. B.; McLOUGHLIN, S. Anatomically preserved *Glossopteris* leaves from the Bowen and Sydney basins, Australia. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 97, n. 3-4, p. 339-359, Sep. 1997.

PILLAR, V. D. **Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling**; User's Guide, v.2.4, 2006. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre, Brazil. Disponível em: <<http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>. Acesso em: 29 Mar. 2010.

PILLAR, V. D.; ORLÓCI, L. On randomization testing in vegetation science: Multifactor comparisons of releve groups. **J. Veg. Sci.**, Knivsta, v. 7, n. 4, p. 585-592, Aug. 1996.

POOLE, I.; KÜRSCHNER, W. M. Stomatal density and index: the practice. In: JONES, T. P.; ROWE, N. P. (Ed.). **Fossil Plants and Spores: Modern techniques**. London: Geological Society, 1999. cap. 48, p. 257-260.

PREVEC, R.; GASTALDO, R. A.; NEVELING, J.; REID S. B.; LOOY, C. V. An autochthonous glossopterid flora with latest Permian palynomorphs and its depositional setting in the *Dicynodon* Assemblage Zone of the southern Karoo Basin, South Africa. **Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.**, Amsterdam, v. 292, n. 3-4, p. 391-408, Jun. 2010.

PREVEC, R.; LABANDEIRA, C. C.; NEVELING, J.; GASTALDO, R. A.; LOOY, C. V.; BAMFORD, M. Portrait of a Gondwanan ecosystem: A new late Permian fossil locality from KwaZulu-Natal, South Africa. **Rev. Palaeobot. Palynol.**, Amsterdam, v. 156, n. 3-4, p. 454-493, Sep. 2009.

REES, P. M.; ZIEGLER A. M.; GIBBS M. T.; KUTZBACH J. E.; BEHLING P. J.; ROWLEY D. B. Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. **J. Geol.**, Chicago, v. 110, n. 1, p. 1-31, Jan. 2002.

RETALLACK, G. J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. **Nature**, London, v. 411, n. 6835, p. 287-290, May 2001.

RICARDI-BRANCO, F.; ARAI, M.; RÖSLER, O. Megaspores from coals of the Triunfo Member, Rio Bonito Formation (Lower Permian), northeastern Paraná State, Brazil. **An. Acad. Bras. Cienc.**, Rio de Janeiro, v. 74, n. 3, p. 491-503, Set. 2002.

RICARDI-BRANCO, F.; RÖSLER, O. The paleoflora of Figueira in the context of neopaleozoic of Paraná Basin, Brasil. **Terrae**, Campinas, v. 1, n. 1, p. 11-18, 2004.

ROTH-NEBELSICK, A. Reconstructing atmospheric carbon dioxide with stomata: possibilities and limitations of a botanical pCO₂-sensor. **Trees Struct. Funct.**, New York, v. 19, n. 3, p. 251-265, May 2005.

ROYER, D. L. CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic. **Geochim. Cosmochim. Acta**, Oxford, v. 70, n. 23, p. 5665-5675, Dec. 2006.

ROYER, D. L.; BERNER, R. A.; BEERLING, D. J. Phanerozoic atmospheric CO₂ change: Evaluating geochemical and paleobiological approaches. **Earth-Sci. Rev.**, Amsterdam, v. 54, n. 4, p. 349-392, Aug. 2001.

ROYER, D. L.; BERNER, R. A.; MONTAÑEZ, I. P.; TABOR, N. J.; BEERLING, D. J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate. **GSA Today**, Boulder, v. 14, n. 3, p. 4-10, Mar. 2004.

ROYER, D. L.; WING, S. L.; BEERLING, D. J.; JOLLEY, D. W.; KOCH, P. L.; HICKEY, L. J.; BERNER, R. A. Paleobotanical evidence for near present-day levels of atmospheric CO₂ during part of the Tertiary. **Science**, Washington, v. 292, n. 5525, p. 2310-2313, Jun. 2001.

SALISBURY, E. J. On the causes and ecological significance of stomatal frequency, with special reference to the woodland flora. **Philos. Trans. R. Soc. B**, London, v. 431, n. 256, p. 1-65, Sep. 1927.

SANTOS, R. V.; SOUZA, P. A.; ALVARENGA, C. J. S.; DANTAS, E. L.; PIMENTEL, M. M.; OLIVEIRA, C. G.; ARAÚJO, L. M. Shrimp U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Parana Basin, Brazil. **Gondwana Res.**, Amsterdam, v. 9, n. 4, p. 456-463, Jun. 2006.

SBARAINI, Eduardo. 2006. **Contribuição à interpretação paleoambiental dos depósitos de carvão do município de Figueira-PR, através da integração de dados petrográficos e estratigráficos.** 2006. 55 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2006.

SCHNEIDER, R. L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28. 1974. Porto Alegre. **Anais ...** Porto Alegre: SBG, 1974. p.41-65. v. 1.

SIMAS, M. W. **Origem vulcânica para o tonstein da jazida do Faxinal (RS): estudos mineralógicos, petrográficos e de palinofácies.** 2007. 45 f. Dissertação (Mestrado em Geociências) - Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2007.

SOARES, P. C.; CAVA, L. T. Faciologia e Potencial Carbonífero da Formação Rio Bonito no Norte do Estado do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 32. 1982. Salvador. **Anais...**, Salvador: SBG, 1982. p. 1120-1128. v.3.

SRIVASTAVA, A. K. Late Palaeozoic floral succession in India. In: INTERNATIONAL CONGRESS ON THE CARBONIFEROUS AND PERMIAN, 13. 1995. Cracow. **Proceedings...** Cracow: Polish Geological Institute, 1997. p. 269-272.

SRIVASTAVA, S. C. Two new species of *Glossopteris* from the Triassic of Nidpur, Madhya Pradesh, India. In: SANTAPAU, H. (Ed.). **J. Sen Memorial Volume.** Calcutta: Botanical Society of Bengal, 1969. p. 299-303.

STEWART, W. N.; ROTHWELL, G. W. **Paleobotany and the evolution of plants.** 2. ed. New York: Cambridge, 1993. 521 p.

TAYLOR, T. N.; TAYLOR, E. L.; KRINGS, M. **Paleobotany: The biology and evolution of fossil plants.** 2 ed. Burlington: Academic Press, 2009. 1230 p.

TICHÁ, I. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves 7: Stomata density and sizes. **Photosynthetica**, v. 16, n. 3, p. 375-471, 1982.

VAN DER BURGH, J.; VISSCHER, H.; DILCHER, D. L.; KÜRSCHNER, W. M. Paleatmospheric signatures in Neogene fossil leaves. **Science**, Washington, v. 260, n. 5115, p. 1788-1790, Jun. 1993.

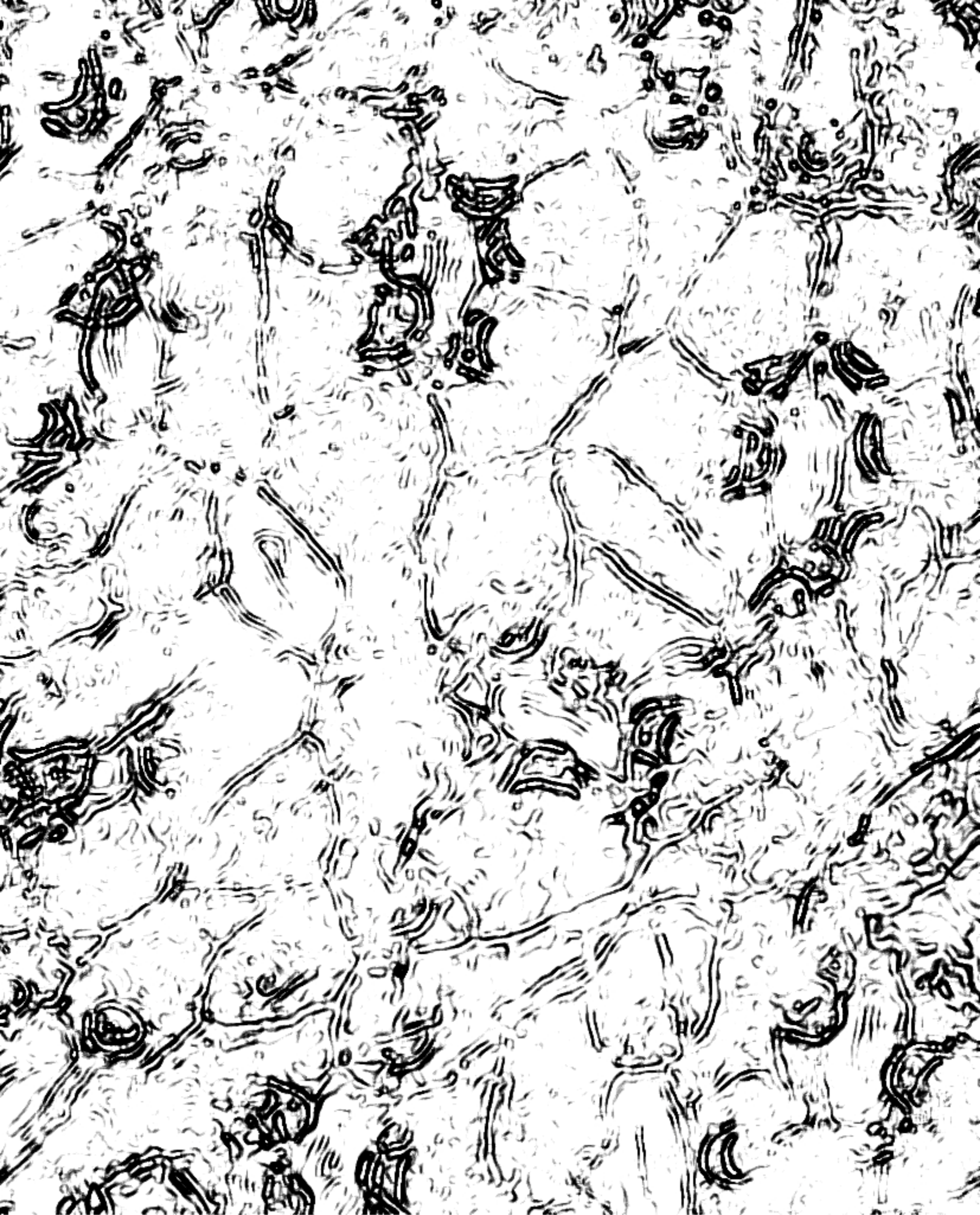
VÖRDING, B.; KERP, H. Stomatal indices of *Peltaspermum martinsii* (Pteridospermopsida, Peltaspermaceae) from the Upper Permian Bletterbach Gorge and their possible applicability as CO₂ proxies. **Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh.**, v. 248, n. 2, p. 245–255, 2008.

VÖRDING, B.; KRINGS, M.; KERP, H. Reconstruction of Late Pennsylvanian CO₂ levels based on *Odontopteris brardii* (Pteridospermopsida, ?Medullosales) cuticles from France and Germany. **Neues Jahrb. Geol. Palaeontol. Abh.**, v. 254, n. 3, p. 359-372, Nov. 2009.

WAGNER, F.; DILCHER, D. L.; VISSCHER, H. Stomatal frequency responses in hardwood-swamp vegetation from Florida during a 60-year continuous CO₂ increase. **Am. J. Bot.**, Saint Louis, v. 92, n. 4, p. 690-695, Apr. 2005.

WOODWARD, F.I. Stomatal numbers are sensitive to increases in CO₂ from pre-industrial levels. **Nature**, London, v. 327, n. 6123, p. 617-618, Jun.1987.

ZACHARIAS, A. A.; ASSINE, M. L. Modelo de preenchimento de vales incisos por associações de fácies estuarinas, Formação Rio Bonito no norte do estado do Paraná. **Rev. Bras. Geoc.**, Curitiba, v. 35, n. 4, p. 573-583, Dez. 2005.



Capítulo 3

3 CONSIDERAÇÕES FINAIS

3.1 RESULTADOS

O processamento do material procedente da Jazida de Faxinal resultou em excelentes lâminas; de um total de 59 fragmentos de folhas amostrados, foi possível conduzir análises em 43 fragmentos de cutículas.

A amostragem referente à jazida de Figueira, por outro lado, foi reduzida, pois além da menor proporção de *Glossopteris* ocorrente em relação ao total dos grupos vegetais registrados para o afloramento, as cutículas resultaram bastante degradadas após a preparação. Dessa forma, de um total 11 fragmentos de folhas, apenas cinco oportunizaram contagens em 17 fragmentos de cutículas.

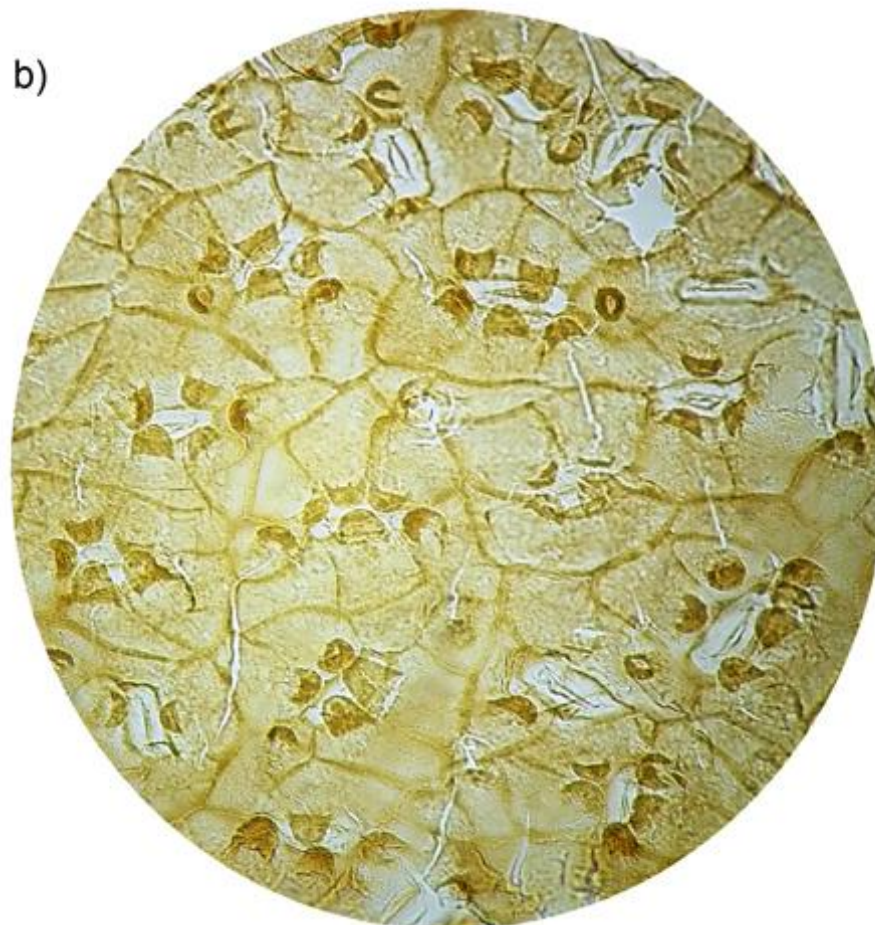
Enquanto que as paredes das células epidérmicas eram claramente visíveis no material de Faxinal, nos espécimes de Figueira os contornos celulares nem sempre eram visíveis (FIG. 12). Dessa forma, a contagem de células ficou dificultada nesse material.

A cutícula adaxial de *G. communis* é bastante cutinizada, praticamente desprovida de estômatos, e é composta por células alongadas e subretangulares. Não se observam papilas nesta face. A cutícula abaxial é menos cutinizada, com células alongadas poligonais ou subretangulares, portando uma única papila, nas zonas costais (venação), enquanto que as zonas intercostais (retículo) consistem majoritariamente de células subsidiárias. Estas são poligonais, às vezes de forma subtriangular, subquadrangular, oval ou irregulares.

FIGURA 12 – Padrão estomático em *Glossopteris communis*:

- a) estômato com 5 células subsidiárias (Figueira PBGP/3E 6986-10, foto 021)
- b) visão geral do padrão estomático, onde predominam estômatos com 5-7 células subsidiárias (Faxinal PB-b66, foto 013)
- c) estômatos adjacentes compartilhando (*) células subsidiárias (PB-b61, foto 022)

Lâminas tombadas na laminoteca do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia – IG/UFRGS. Escala= 50 µm. ►



Os estômatos da superfície abaxial são haploquéricos, ocorrendo em depressões e distribuídos sem orientação. Apresentam 4-8 células subsidiárias (geralmente 5-7), arranjadas em anéis irregulares em torno do estômato, portando uma papila oca, saculiforme, centralizada ou não, arredondada ou alongada, que se inclina e, em conjunto, arqueiam-se sobre o poro estomático (FIG. 12, a, b). Frequentemente ocorrem células subsidiárias compartilhadas entre dois estômatos (FIG. 12, c).

Os resultados de cálculos estomáticos relativos aos dois níveis estratigráficos estão apresentados na TAB. 3. Resultados referentes a DEs e IEs para os dois níveis indicaram um aumento nas frequências estomáticas a partir de estratos mais antigos (Sakmariano) para os mais jovens (Artinskiano). Ambas as médias de DEs e IEs aumentaram em torno de 20%. A DE média $234,73 \text{ mm}^{-2}$ na jazida de Faxinal aumentou para $284,14 \text{ mm}^{-2}$ na jazida de Figueira e os IEs aumentaram respectivamente de 15,66 médio para 18,92. A tendência das frequências estomáticas observada no intervalo estudado está sintetizada na FIG. 13.

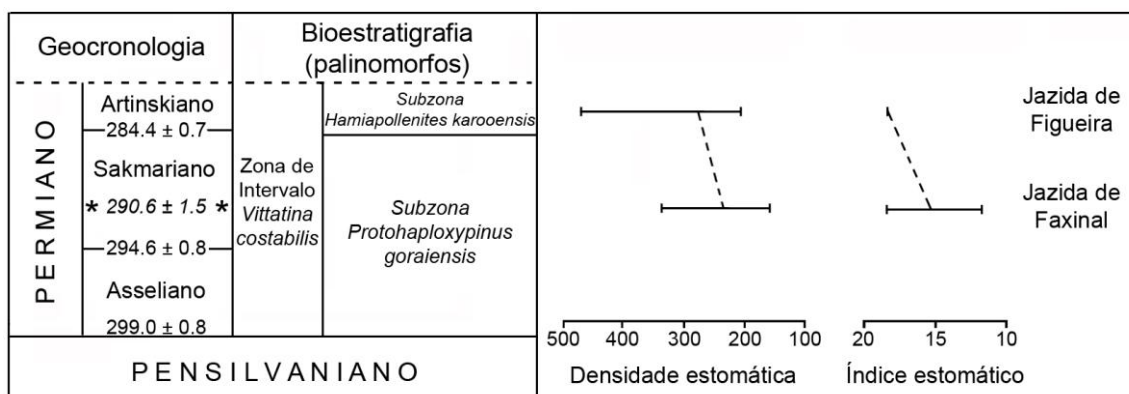


FIGURA 13 – Tendências da densidade e índice estomáticos em *Glossopteris communis*: observações do intervalo Sakmariano (jazida de Faxinal) ao Artinskiano (jazida de Figueira) da Bacia do Paraná (segundo modelo de CLEAL; JAMES; ZODROW, 1999). Resultados de Faxinal representados de acordo com datação absoluta de Guerra-Sommer *et al.* (2008). Resultados de Figueira representados de acordo com estratigrafia de sequências de Holz *et al.* (2010). A barra horizontal para cada medida representa a amplitude total das ocorrências observadas (do mínimo ao máximo), unidas pelos valores médios por linha tracejada. O índice estomático de Figueira baseia-se em uma única contagem.

TABELA 3
 Resultados para densidade de células epidérmicas, densidade e índice estomáticos
 a) resultados para a jazida de Faxinal (Sakmariano)
 b) resultados para a jazida de Figueira (Artinskiano)

(a) JAZIDA DE FAXINAL (SAKMARIANO)	DP	DE	IE
Média	1269,74	234,73	15,7
Mínimo	977,68	160,78	12,6
Máximo	1779,03	328,06	18,75
Desvio padrão	203,80	36,26	1,51
Variância (%)	16,05	15,45	9,66

NF=59; NC= 43; NP=5355; NE=992

(b) JAZIDA DE FIGUEIRA (ARTINSKIANO)	DP	DE	IE
Média	979,14	284,14	18,9
Mínimo	...	204,04	...
Máximo	...	481,26	...
Desvio padrão	...	74,81	...
Variância (%)	...	26,33	...

NF=5; NC= 17; NP=90; NE=355

DP= densidade de células epidérmicas
 DE= densidade estomática
 IE= índice estomático
 NL= quantidade de folhas amostradas
 NE= quantidade de estômatos contados

NC= quantidade de fragmentos de cutículas analisados
 NP= quantidade de células epidérmicas contadas
 ...= não disponível

A diferença de DE entre os afloramentos é estatisticamente significativa, sendo Valor-*P* entre grupos = 0,0018 (TAB. 4).

Os dados aqui apresentados diferem em quantidade amostral, porém o teste aplicado é robusto o suficiente neste caso e não requereu transformação de dados.

O cálculo de IE para Figueira foi realizado em um único fragmento de cutícula, portanto não foi possível a comparação estatística para este valor.

TABELA 4
Resultados da análise estatística ANOVA
Testes de permutação foram realizados para avaliar os efeitos do fator "localidade" (Faxinal vs. Figueira) nas densidades estomáticas

FONTE DE VARIAÇÃO	SOMA DE QUADRADOS (Q)	$P(QB_{NULL} \geq QB)$ *
localidade		
Entre grupos	29742	0,0018

(*) Probabilidades P geradas para somas de quadrados (Qb), exceto para interações, em que $F=Qb/Qw$ foi usado como critério do teste.

3.2 DISCUSSÃO

Não existem dados publicados com os quais se poderiam conduzir aqui comparações diretas. Dados previamente publicados por Pant e Gupta (1968) abordando a frequência estomática em diferentes espécies de *Glossopteris* para a jazida de Raniganj (Índia Peninsular, Wordiano) não incluem contagens para *G. communis*, bem como os dados de Fittipaldi e Rösler (1985) e Guerra-Sommer (1992).

As Glossopteridales são um grupo extinto de plantas, não ocorrendo formas equivalentes em floras atuais. Considerando essa peculiaridade, optou-se por não aplicar no presente estudo as funções de transferência disponíveis para *Ginkgo* a valores obtidos em índices estomáticos de *G. communis*. Conseqüentemente, os dados aqui obtidos não podem ser plotados nos modelos de curva de CO₂ atmosférico obtido para o Fanerozoico por Berner e Kothavala Geocarb III (2001) e Berner (2006), dada a impossibilidade de cálculo da razão estomática.

Foi adotada, então, a metodologia utilizada alternativamente por Cleal; James e Zodrow (1999), que consiste na comparação de diferentes associações fósseis apresentando compatibilidade espécie-específica, procedente de paleoambientes similares, mas relacionadas a intervalos estratigráficos distintos, para testar a capacidade do táxon na detecção de flutuações atmosféricas de CO₂.

De acordo com Royer (2006), baixos índices de CO₂ atmosférico são estimados para o intervalo Namuriano-Kazaniano. Diferentes autores (BERNER; KOTHAVALA 2001; CROWLEY; BERNER 2001, ROYER *et al.*, 2004) associaram esse evento a uma extensa glaciação ocorrente no Paleozoico que reflete uma estreita vinculação entre teores de CO₂ e temperatura. Isbell *et al.* (2003) sugerem a ocorrência

de dois intervalos mais discretos de glaciação ao invés de um único intervalo mais amplo. Nessa concepção, o intervalo portador de carvões no Eopermiano da Bacia do Paraná desenvolveu-se em uma fase de clima ameno no intervalo aproximado de 290 até 267 Ma (ROYER, 2006), associado ao término da segunda fase glacial.

As frequências estomáticas obtidas em *G. communis* são aqui brevemente confrontadas com aquelas obtidas em *Lebachia frondosa*, uma conífera do Eopermiano da França. Os resultados obtidos para essa espécie e para outros taxa foram utilizados por McElwain e Chaloner (1995) na sustentação da hipótese de que determinados parâmetros obtidos em folhas fósseis têm valor potencial na detecção de alterações na concentração de CO₂ atmosférico ao longo do tempo geológico. A diferença entre as frequências aqui calculadas e aquelas obtidas em *L. frondosa* são muito tênues. Enquanto que a DE em *G. communis* varia entre 234,73 (Faxinal) e 284,1 (Figueira), em *L. frondosa* ela corresponde a 309. Os IEs de organismos distintos como a conífera (14,6) procedente do bioma Tropical de Verões Úmidos e a glossopterídea (15,66 - Faxinal e 18,92 - Figueira) do bioma Temperado Frio do hemisfério sul (*sensu* REES *et al.*, 2002) também apresentam certa uniformidade (cf. BEERLING; ROYER, 2002). Essa evidência é consistente com as inferências de baixos níveis globais de CO₂ atmosférico durante o Permiano Inferior de acordo com as predições do modelo GEOCARB (Berner, 1991, 1994; Berner; Kothavala, 2001).

Os valores menores de DE e IE em *G. communis* do Sakmariano em relação àqueles obtidos nos espécimes do Artinskiano implicariam em níveis relativamente mais elevados de CO₂ durante o Sakmariano. Muitos fatores poderiam ter influenciado essa tendência. Levando-se em consideração a idade absoluta de 290.6 ± 1.5 Ma obtida para a turfeira de Faxinal (GUERRA-SOMMER *et al.*, 2008) e a idade relativa atribuída à jazida de Figueira de acordo com o modelo cronoestratigráfico proposto por Holz *et al.* (2010) para o Permiano da Bacia do Paraná, um provável intervalo de aproximadamente 8 Ma deve ter ocorrido na a origem da turfa entre as porções sul e nordeste da bacia. Constitui também evidência importante a presença de múltiplas camadas de carvão (cinco no caso de Faxinal), contínuas e com espessuras superiores a 1 metro nas jazidas de idade Sakmariano do sul da bacia. Essas características são indicativas de turfeiras extensas, as quais, de acordo com diferentes autores teriam se desenvolvido em sistemas deposicionais de tipo laguna-barreira (ALVES; ADE, 1996; HOLZ *et al.*, 2010). Por outro lado, a delgada (0,6 m de espessura) e descontínua camada de carvão ocorrente na região nordeste da bacia no

Artinskiano ter-se-ia originado a partir de turfeiras desenvolvidas em ambientes mais restritos, vinculados a áreas saturadas de um sistema de planície deltaica (ZACHARIAS; ASSINE, 2005). Durante a geração dos pântanos de turfa no intervalo Artinskiano nessas regiões localizadas mais ao norte, as florestas úmidas restringiram-se bastante no Gondwana sul-brasileiro conforme pode ser detectado pela análise de dados palinoestratigráficos apresentados por Holz *et al.* (2010). Uma modificação muito importante na composição florística pode ser detectada pela transição da palinozona *Vittatina costabilis* para a *Lueckisporites virkkiae* imediatamente após o registro dos carvões na parte norte da bacia. Essa modificação no padrão florístico tem sido atribuída a intensas modificações climáticas associadas à atividade tectônica (HOLZ *et al.*, 2010).

As evidências aqui relacionadas permitem inferir uma relação entre os valores mais baixos de DE e IE em *G. communis* procedente do Sakmariano da porção sul da Bacia do Paraná e o desenvolvimento de um ambiente de pântanos com extensas turfeiras contemporâneas nessa região, em amplos sistemas laguna-barreira. Esse importante evento teria sido suficiente para reverter regional e temporariamente a tendência de redução nos teores de CO₂ atmosférico detectados pelos modelos geoquímicos (e.g. BERNER, 2006).

Estudos conduzidos em turfeiras atuais concluem que elas desempenham um papel preponderante na composição atmosférica enquanto emissoras naturais de gases-estufa, tais como dióxido de carbono, metano e óxido nitroso. Em contato com a atmosfera, o metano, principal gás dali emanado, é rapidamente oxidado, gerando CO₂ (RESTALLACK, 2001). Nestes ambientes, caracteristicamente, detritos vegetais não-lenhosos encontram-se em decomposição na superfície, enquanto que o material lenhoso, não decomposto, deposita-se em subsuperfície (BEHRENSMEYER; HOOK, 1992).

Por outro lado, a influência dos pântanos de turfeiras esparsas e pouco extensas em áreas saturadas da planície deltaica no Artinskiano na região nordeste da bacia teria sido insuficiente para alterar a tendência global de baixos teores de CO₂.

Deve-se também observar que a integração dos presentes resultados com informações previamente publicadas por Guerra-Sommer *et al.* (2008) e Jasper *et al.* (2009) permite inferir que eventos vulcânicos também devem ser considerados como fonte emissora potencial de gases-estufa na atmosfera do Sakmariano no sul da Bacia do Paraná.

De acordo com Guerra-Sommer et al. (2008), o vulcanismo registrado no tonstein da jazida de Faxinal foi interpretado como sendo o mesmo que produziu o Grupo Choioy no oeste argentino (LÓPEZ-GAMUNDI, 2006). Não obstante, dados inéditos (comunicação verbal do Dr. João Orestes Schneider Santos) levam à formulação da hipótese de que o evento vulcânico explosivo teria ocorrido em localidade ainda mais próxima, ainda não identificada.

3.3 CONCLUSÕES

Padrões de variação de CO₂ atmosférico em curta escala de tempo foram detectados em um intervalo de aproximadamente 8 Ma no Eopermiano da Bacia do Paraná utilizando frequências estomáticas de *G. communis* procedentes de duas associações florísticas relacionadas a intervalos estratigráficos distintos (Sakmariano e Artinskiano).

Valores mais baixos de DE e IE evidenciados no material procedente do intervalo gerador de carvões mais expressivo na Bacia do Paraná (Sakmariano), para o qual são estimados baixos teores de CO₂ em âmbito global, são aqui vinculados à atuação temporária de gases-estufa gerados pelas extensas áreas de acumulação de turfa e/ou atividades vulcânicas.

Os resultados demonstram que as glossopterídeas do Permiano podem ser utilizadas como equivalentes climáticos na detecção de teores de CO₂ paleoatmosférico. As evidências aqui fornecidas não oferecem resultados que permitam estabelecer comparações diretas entre padrões atmosféricos vigentes e aqueles vigorantes no passado, mas revelam flutuações no intervalo Sakmariano–Artinskiano durante o desenvolvimento de sistemas geradores de turfa em sequências gondwânicas.

3.4 RECOMENDAÇÕES

Para ratificar os resultados aqui obtidos, recomenda-se ampliação da amostragem através de coletas em turfeiras desenvolvidas no oeste (África do Sul) e leste (Índia peninsular) do continente de Gondwana em diferentes estágios do Permiano, bem como em sequências depositadas em intervalos anteriores, relacionadas aos primeiros estágios de deglaciação. Tais análises poderão ser desenvolvidas em proposta de doutorado.

REFERÊNCIAS

AERTS, R.; LUDWIG, F. Water-table changes and nutritional status affect trace gas emissions from laboratory columns of peatland soils. **Soil Biol. Biochem.**, Oxford, v. 29, n. 11-12, p.1691-1698, Nov.-Dec. 1997.

ALVES, R. G.; ADE, M. V. B. Sequence stratigraphy and coal petrography applied to the Candiota Coal Field, Rio Grande do Sul, Brazil: A depositional model. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 30, n. 3, p. 231-248, Jul. 1996.

BEERLING, D. J.; ROYER, D. L. Fossil plants as indicators of the phanerozoic global carbon cycle. **Annu. Rev. Earth Pl. Sci.**, Palo Alto, n. 30, p. 527-556, 2002.

BEHRENSMEYER, A. K.; HOOK, R. W. Paleoenvironmental contexts and taphonomic modes. In: BEHRENSMEYER, A. K.; DAMUTH, J. D.; DiMICHELE, W. A.; POTTS, R.; SUES, H. D.; WING, S. L. (Ed.). **Terrestrial Ecosystems through Time**. Chicago: University Press, 1992. cap 2, p. 15-136.

BERNER, R. A. A model for atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 291, n. 4, p. 339-376, Apr. 1991.

BERNER, R. A. 3GEOCARB-II - A revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 294, n. 1, p. 56-91, Jan. 1994.

BERNER, R. A. GEOCARBSULF: A combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. **Geochim. Cosmochim. Acta**, Oxford, v. 70, n. 23, p. 5653-5664, Dec. 2006.

BERNER, R. A.; KOTHAVALA, Z. GEOCARB III: A Revised Model of Atmospheric CO₂ over Phanerozoic Time. **Am. J. Sci.**, New Haven, v. 301, n. 2, p. 182-204, Feb. 2001.

BILLINGS, W. D.; LUKEN, J. O.; MORTENSEN, D. A.; PETERSON, K. M. Arctic tundra - a source or sink for atmospheric carbon-dioxide in a changing environment? **Oecologia**, New York, v. 53, n. 1, p. 7-11, 1982.

CLEAL, C. J.; JAMES, R. M.; ZODROW, E. L. Variation in stomatal density in the Late Carboniferous gymnosperm frond *Neuropteris ovata*. **Palaios**, Tulsa, v. 14, n. 2, p. 180-185, Apr. 1999.

CROWLEY, T. J.; BERNER, R. A. CO₂ and climate change. **Science**, Washington, v. 292, n. 5518, p. 870-872, May 2001.

FITTIPALDI, F. C.; RÖSLER, O. **A cutícula de *Glossopteris communis* da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná**. MME/DNPM, 1985. p. 579-95 (Coletânea de trabalhos paleontológicos, Geologia, 27).

GUERRA-SOMMER, M. Padrões epidérmicos de Glossopteridales da tafloflora do Faxinal (Formação Rio Bonito - Artinskiano-Kunguriano, Bacia do Paraná, Brasil). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 19, n. 1, p. 26-40, Jan.-jun. 1992.

GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M.; SANTOS, J. O. S.; HARTMANN, L. A.; KETZERC, J. M.; FORMOSO, M. L. L. Radiometric age determination of tonsteins and stratigraphic constraints for the Lower Permian coal succession in southern Paraná Basin, Brazil. **Int. J. Coal Geol.**, Amsterdam, v. 74, n. 1, p. 13-27, Mar. 2008.

HOLZ, M.; FRANÇA, A. B.; SOUZA, P. A.; IANNUZZI, R.; ROHN, R. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Parana Basin, Brazil, South America. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 29, n. 2, p. 381-399, Mar. 2010.

ISBELL, J. L.; MILLER, M. F.; WOLFE, K. L.; LENAHER, P. A. Timing of late Paleozoic glaciation in Gondwana: Was glaciation responsible for the development of northern hemisphere cyclothem? In: CHAN, M. A.; ARCHER, A. W. (Ed.). **Extreme Depositional Environments: Mega end Members in Geologic Time**. Boulder: Geological Society of America Special Paper 340, 2003. p.5-24.

JASPER, A.; UHL D.; MACHADO, N. T. G.; GONÇALVES, C. V.; GUERRA-SOMMER, M.; CAZZULO-KLEPZIG, M. Late Paleozoic wildfires in the South American part of the Gondwana Realm. In: INTERNATIONAL LATEINAMERIKA-KOLLOQUIUM, 21, 2009. Göttingen. **Abstracts and Program**. Göttingen Universitätsverlag, 2009, p. 146-147.

LÓPEZ-GAMUNDI, O. Permian plate margin volcanism and tuffs in adjacent basins of west Gondwana: Age constraints and common characteristics. **J. S. Am. Earth Sci.**, Oxford, v. 22, n. 3-4, p. 227-238, Dec. 2006.

McELWAIN, J. C.; CHALONER, W. G. Stomatal density and index of fossil plants track atmospheric carbon dioxide in the Palaeozoic. **Ann. Bot.**, London, v. 76, n. 4, p. 389-395, Oct. 1995.

McKENZIE, C.; SCHIFF, S.; ARAVENA, R.; KELLY, C.; LOUIS V. S. Effect of temperature on production of CH₄ and CO₂ from peat in a natural and flooded boreal forest wetland. **Climatic Change**, Dordrecht, v. 40, n. 2, p. 247-266, Oct. 1998.

PANT, D. D.; GUPTA, K. L. Cuticular structure of some Indian Lower Gondwana species of *Glossopteris* Brongniart: Part 1. **Palaeontographica Abt. B**, Stuttgart, v. 124, n. 1-3, p. 45-81, Oct. 1968.

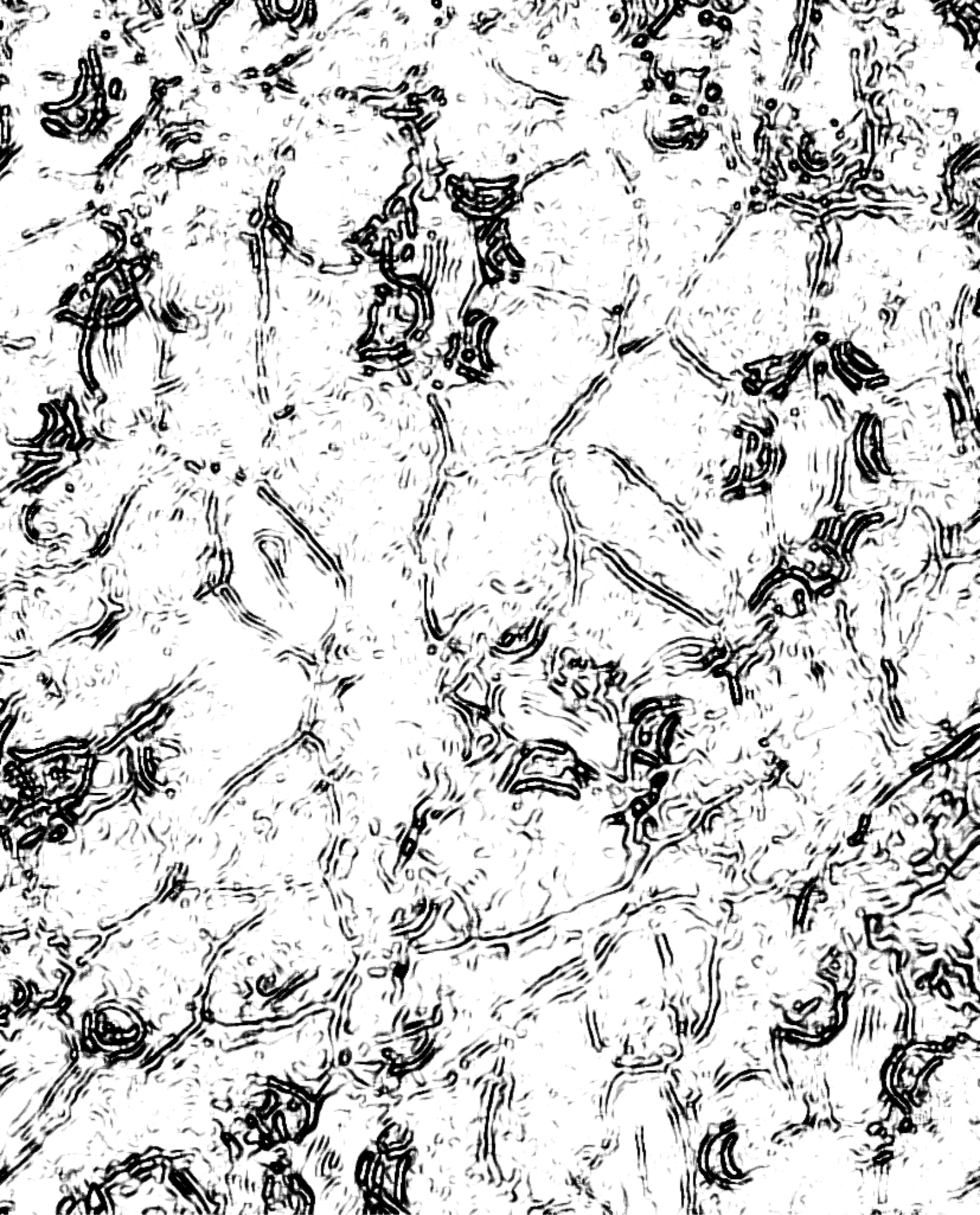
REES, P. M.; ZIEGLER A. M.; GIBBS M. T.; KUTZBACH J. E.; BEHLING P. J.; ROWLEY D. B. Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. **J. Geol.**, Chicago, v. 110, n. 1, p. 1-31, Jan. 2002.

RETALLACK, G. J. A 300-million-year record of atmospheric carbon dioxide from fossil plant cuticles. **Nature**, London, v. 411, n. 6835, p. 287-290, May 2001.

ROYER, D. L. CO₂-forced climate thresholds during the Phanerozoic. **Geochim. Cosmochim. Acta**, Oxford, v. 70, n. 23, p. 5665-5675, Dec. 2006.

ROYER, D. L.; BERNER, R. A.; MONTAÑEZ, I. P.; TABOR, N. J.; BEERLING, D. J. CO₂ as a primary driver of Phanerozoic climate. **GSA Today**, Boulder, v. 14, n. 3, p. 4-10, Mar. 2004.

ZACHARIAS, A. A.; ASSINE, M. L. Modelo de preenchimento de vales incisos por associações de fácies estuarinas, Formação Rio Bonito no norte do estado do Paraná. **Rev. Bras. Geoc.**, Curitiba, v. 35, n. 4, p. 573-583, Dez. 2005.



Anexos

ANEXO A – Carta de recebimento do artigo submetido
“Variation in stomatal frequency of *Glossopteris* leaves from the
Lower Permian of Paraná Basin (Brazil)”



REVISTA BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

Porto Alegre, 5 de agosto de 2010

Ilma. Paleontóloga
ISABELA DEGANI SCHMIDT
PPG-Geociências UFRGS
Porto Alegre, RS

Prezada Autora

Informamos que recebemos o manuscrito intitulado **VARIATION IN STOMATAL FREQUENCY OF GLOSSOPTERIS LEAVES FROM THE LOWER PERMIAN OF PARANÁ BASIN (BRAZIL)** de sua autoria e colaboradores.

Cordialmente,

Dr. João Carlos Coimbra
Editor-chefe

CORPO EDITORIAL - RBP

Dra. Ana Maria Ribeiro
FZB-RS, Av. Dr. Salvador França, 1427
90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil
ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br

Dr. João Carlos Coimbra
UFRGS/IG, Av. Bento Gonçalves, 9500
91501-970, Porto Alegre RS, Brasil
joao.coimbra@ufrgs.br

Dra. Renata Guimarães Netto,
UNISINOS, Av. Unisinos, 950
93022-000, São Leopoldo, RS, Brasil
nettorg@unisinos.br

ANEXO B – Artigo publicado em coautoria

“Effect of volcanic ash-fall on a Permian peat-forming environment, on the basis of palynology, palynofacies and paleobotany (Faxinal coalfield, Brazil)”. Disponível em <http://www.sbpbrasil.org/revista/edicoes/12_3/indexpt.htm>.

Acesso em: 5 ago. 2010.

EFFECT OF VOLCANIC ASH-FALL ON A PERMIAN PEAT-FORMING ENVIRONMENT, ON THE BASIS OF PALYNOLOGY, PALYNOFACIES AND PALEOBOTANY (FAXINAL COALFIELD, BRAZIL)

MIRIAM CAZZULO-KLEPZIG

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil. *miriam.klepzig@ufrgs.br*

JOÃO GRACIANO MENDONÇA FILHO

Laboratório de Palinofácies e Fácies Orgânica, IGEO, UFRJ, Ilha do Fundão, 21941-916, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

MARGOT GUERRA-SOMMER

Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, IGEO, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

TAÍSSA REGO MENEZES

CENPES, PETROBRÁS, Cidade Universitária, Ilha do Fundão, 21941-598, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

MARGARETE WAGNER SIMAS

Programa de Pós-graduação em Geociências, IGEO, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

JOALICE OLIVEIRA MENDONÇA

Laboratório de Palinofácies e Fácies Orgânica, IGEO, UFRJ, Ilha do Fundão, 21941-916, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

ISABELA DEGANI-SCHMIDT

Programa de Pós-graduação em Geociências, IGEO, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, Cx. P. 15001, 91501-970, Porto Alegre, RS, Brasil.

ABSTRACT – The aim of this paper was to assess, in a study case, whether ash-fall deposition influenced the character of the peat-forming vegetation in some coal beds in the southernmost Paraná Basin in Brazil, taking into consideration that records of tonstein levels are common in some coal bearing-strata. An investigation was made of the uppermost Faxinal coal seam (Coal Seam S), which displays two adjacent coal beds interbedded with a tonstein level. On the basis of the botanical affinity between the miospores and the parent plants as well as the relative abundance of the different plant groups, each coal plant assemblage was determined. Furthermore, previous paleobotanical data obtained on the tonstein level that identified a compressed *Glossopteris* flora were incorporated in the study. Palynofacies analyses performed on both coal and tonstein levels demonstrated good results for the recognition of preserved organic matter and changes in paleoenvironmental conditions along the coal sequence. The effect of volcanic ash-fall deposition was reflected by changes in the character of the vegetation associated with coal layers below and above the tonstein. Palynofacies results corroborated palynological and paleobotanical interpretation and contributed to the establishment of the floral succession deposited over a short time interval, under the effect of volcanic ash-fall deposition.

Key words: palynology, paleobotany, palynofacies, coal, tonstein, Paraná Basin.

RESUMO – O trabalho objetivou avaliar o efeito da deposição de cinza vulcânica sobre o caráter da vegetação responsável pela formação de alguns carvões na jazida do Faxinal, levando em consideração que registros de *tonstein* são comuns em seqüências de carvão na porção sul da bacia do Paraná, no Brasil. Em estudo de caso, foi analisada a camada de carvão superior (Camada S) que apresenta, na sua porção mais superior, dois leitos adjacentes de carvão intercalados por um nível de *tonstein* originado de cinza vulcânica. A composição das palinofloras foi determinada com base na afinidade dos esporos e dos grãos de pólen e na relação de frequência dos diferentes grupos vegetais. Dados paleobotânicos anteriores desenvolvidos nesse nível de *tonstein*, que demonstraram a presença de uma importante Flora *Glossopteris*, foram incorporados ao trabalho aqui proposto. As análises de palinofácies produziram resultados significativos para o reconhecimento da matéria

orgânica preservada tanto nos carvões como no *tonstein* e das variações nas condições do paleoambiente, ao longo da sucessão de carvão. Análises de palinofácies desenvolvidas tanto sobre os carvões como sobre o *tonstein* demonstraram bons resultados para o reconhecimento da matéria orgânica preservada e de mudanças nas condições paleoambientais ao longo da sequência de carvão. O efeito de deposição de cinza vulcânica refletiu-se claramente nas variações do caráter da vegetação relacionada aos níveis inferior e superior de carvão. Os resultados de palinofácies corroboraram a interpretação palinológica e paleobotânica, demonstrando modificações na composição florística ao longo dessa sucessão, que foi depositada em curto intervalo de tempo, sob efeito da deposição de cinza vulcânica.

Palavras-chave: palinologia, paleobotânica, palinofácies, carvão, *tonstein*, bacia do Paraná.

INTRODUCTION

The coal-bearing strata in the southernmost Paraná Basin are part of the southeastern outcrop belt of the Rio Bonito Formation which integrates, according to Holz *et al.* (2002), part of two third-order depositional sequences of the Carboniferous-Early Triassic second-order sequence, called S2 and S3. In Rio Grande do Sul State, most of the coals occur within the transgressive systems tract of Sequence 2, as detailed by Holz (1998) and Holz *et al.* (2000).

Extensive paleobotanical, palynological and sedimentological studies on the southernmost Brazilian coals have demonstrated, in a general way, a close compositional similarity of the floras from different coal seams (Marques-Toigo & Corrêa da Silva, 1984; Guerra-Sommer *et al.*, 1991; Cazzulo-Klepzig, 2002). The results indicate the presence of hypautochthonous coals which were recognized by palynological composition and accumulation of peat retarded during drier intervals, according to the concepts of Glasspool (2003). The coals were generated by peat-forming floras characterized by the same basic plant groups, with minor variations. However, relative dominance-diversity patterns and species composition differed between the different coal seams. In general, the microfloras are characterized by the dominance of pteridophytic spores derived from shrub-like and arborescent vegetation (mainly lycopsids, filicopsids and sphenopsids) and lower representation of pollen grains of gymnospermic plants (glossopterids, *Cordaites* and conifers). Otherwise, the presence of algae and algae-like forms has been mentioned as a common feature in these coal palynofloras (Cazzulo-Klepzig, 2001).

However, for the Faxinal coal-bearing strata, the focus of the present study, prior paleobotanical and palynological studies conducted by Guerra-Sommer *et al.* (1984), which included the coals and a *tonstein* layer interbedded in the uppermost coal seam (Coal Seam S in Figure 1), referred to significant compositional differences in the peat coal-forming flora in relation to other floras previously recognized for the south Brazilian coal seams, although all the coals were considered hypautochthonous coals. Furthermore, for the *tonstein* layer interbedded in the uppermost Faxinal coal seam, an important compressed *Glossopteris* flora was described by Guerra-Sommer (1988, 1992). This autochthonous flora is composed of leaves, branches and reproductive structures of glossopterids, leaves of *Cordaites* and filicoid fronds.

Previous palynological results from the Faxinal coals obtained by Dias & Guerra-Sommer (1994) for the whole uppermost coal seam mentioned, in a preliminary analysis, a poorly diversified palynoflora, composed of spores produced by a pteridophytic plant community with a dominance of lycopsids and filicopsids which are followed by pollen grains of pteridosperms, *Cordaites* and conifers as well as algae-like forms. However, these data contrasted with more recent results obtained by Cazzulo-Klepzig *et al.* (2007). In detailed palynological analyses, the authors mentioned that in Faxinal coals, mainly in the uppermost coal seam (Coal Seam S), palynoassemblages are marked by the dominance of bisaccate (striate and non-striate) and monosaccate pollen grains related to glossopterids, conifers and *Cordaites*. These pollen grains are followed by a low proportion of spores of lycopsids, filicopsids and scarce sphenopsids, which points out the minor contribution of pteridophytic plants to the peat coal-forming vegetation, in contrast to the majority of palynofloras recognized for the southernmost Brazilian coals. Otherwise, there was a minor presence of algal elements (*incertae sedis*) or acritarchs (*Maculatasporites* and *Portalites*). In addition, paleobotanical analyses of Guerra-Sommer *et al.* (1984) identified for the same coal seam some dispersed wood fragments, tracheids and epidermal cuticles related to glossopteridales. Besides these mega- and microfloristic data, petrological results obtained by Henz (1986) on the basis of petrographical and chemical analyses pointed out for this coal seam the presence of a maceral group with a dominance of vitrinite (mainly vitrite) and low amount of the exinite and inertinite groups. Based on these results, the author also interpreted for these coals a peat-forming vegetation dominated by arborescent plants, corroborating palynological and paleobotanical interpretation.

These particular paleobotanical and paleoecological characters of the Faxinal coal-forming floras suggest, according to the authors, that the compositional differences, mainly in quantitative terms, may have originated from particular paleoenvironmental conditions. Therefore, these particular conditions could be inferred based on the record of an important megafloora showing leaves and other fragments of glossopterids, *Cordaites* and sphenopterids well-preserved in claystone levels interbedded in the uppermost coal seam (Guerra-Sommer, 1988).

As the peats, in a general way, yield information on the changes of vegetation in the mire and in the surrounding vegetation through palynomorphs (Hughes & DuMayne-

Peaty, 2002), it is possible to obtain, through the palynological content, insight into the flora composition which can be a good control for the interpretation of palynofloras from the same coals.

Based on palynological, paleobotanic and paleoecological criteria, a reconstruction of landscape units and peat-forming plant communities for the peat mires in southernmost Brazil was tentatively outlined by Cazzulo-Klepzig (2002) and Cazzulo-Klepzig *et al.* (2007). For the Faxinal coal formation, the authors suggested, based on the peculiar characteristics of the micro- and megafloristic content, a particular scenario for the placement of the peat-forming environment, in contrast to the scenario previously suggested for peat accumulation in other southern Brazilian coals (Cazzulo-Klepzig, 2001).

Therefore, it is important to highlight the evidence of volcanic activity recorded for the south Brazilian coal-bearing strata, mainly in the Candiota and Faxinal coalfields (Formoso *et al.*, 1999; Matos *et al.*, 2001; Cazzulo-Klepzig *et al.*, 2005; Guerra-Sommer *et al.*, 2008a,b,c; Simas, 2008; Simas *et al.*, 2009). The volcanic rocks, identified as tonsteins, are represented by discrete and continuous horizons of clay beds interbedded within different coal seams. According to most literature sources, under conditions favorable to coal formation, tuffs are converted into tonsteins.

Hudle & Englund (1966) reported that tonsteins are excellent time markers for stratigraphic and basin analyses, corresponding to units deposited during a limited period of time. Creech (2002) pointed out the importance of tonsteins in correlating different coal seams with those stratigraphically equivalent in adjacent coalfields, so that radiometric data supplied by tonstein layers facilitate their application as isochronous markers in coal bearing-strata.

Considering that U/Pb SHRIMP age determination in zircons from tonstein indicated a near contemporaneous time interval for coal formation in both different coal successions, the floristic compositional differences between these coal seams were considered as representing only local paleoenvironmental conditions, with no stratigraphic significance (Guerra-Sommer *et al.*, 2008a,b,c), in contrast to previous conceptions of Guerra-Sommer *et al.* (2006). This interpretation is in accordance with the model presented by Pfefferkorn & Wang (2007) for some peat-forming plant communities in the Permian of Mongolia and China, which shows a great variability of vegetation and landscapes over a geologically short time span.

Taking into account important characteristics identified in the uppermost Coal Seam S, such as the patterns of floristic changes across the coal accumulation phase and the important compressed flora (*Glossopteris* Flora) preserved in the tonstein level (Guerra-Sommer *et al.*, 2006, 2008a,b,c), and recent data from Jasper *et al.* (2009) recording the presence of charcoal in this tonstein, the aim of the present study was to estimate, in a study case, the persistence of paleoecological conditions over a geologically short time span

and to evaluate the effect of ash-fall deposition on coal-forming plants. According to Crowley *et al.* (1994), the water in peat mire often increased after deposition of volcanic ash, and palynological analysis could contribute significantly to determining if volcanic ash-fall affected the peat-forming vegetation in the mires, which formed the coals (Williams, 1992).

Furthermore, considering that palynofacies methods constitute an important tool for paleoenvironmental reconstruction and can improve the recognition of geochemical changes in the preserved organic matter through the identification of phytoclasts, amorphous organic matter and palynomorphs (Gastaldo *et al.*, 1994), results from palynofacies analyses were incorporated into the present study. In the literature, few studies so far have employed palynofacies analyses as a tool to interpret paleoecological conditions controlling the process of coal formation.

GEOLOGICAL AND STRATIGRAPHICAL SETTING

The Paraná Basin is a large intracratonic basin (1.400.000 km²) covering part of Uruguay, Argentina, Paraguay and southern Brazil. Basin floor subsidence, in addition to Paleozoic sea level changes, created six second-order sequences deposited from the Ordovician to the Late Cretaceous, separated by regional unconformities (Milani *et al.*, 1998).

In Rio Grande do Sul State, according to Holz (1998) and Holz *et al.* (2000, 2002), most of the coals occur within a transgressive systems tract of Sequence 2, linked to swamps and marshes in a lagoonal/estuary setting.

The Faxinal coalfield (Figure 1), mined by the Companhia de Pesquisas e Lavras Mineraias (COPELMI), is located near the town of Arroio dos Ratos, about 120 km southwest of Porto Alegre (UTM N432.7/E6651.5) and contains 3.50 million tons of coal reserves. It is located close to the Água Boa and Sul do Leão coalfields, in a graben, previously referred as the Leão/Mariana Pimentel paleovalley (Ribeiro *et al.*, 1987), which is an elongate structure trending SE-NW in its eastern portion and E-W to the west. The graben, inserted in the basement, is 60 km long and up to 5 km wide. The three coalfields are downthrown structural blocks, mainly controlled by a N40°E fault system, and their extent is limited by subsequent erosion. The Faxinal coalfield is situated in the eastern part of the graben and includes five coal seams, named from the base to top as: I, IM, M, MS and S. The seams are interbedded with siltstones, claystones, sandstones and paleosoils.

The present study focuses on the whole uppermost Coal Seam S, of approximately 2.10 m thick, including two coal beds, the lower being 0.60 m and the upper 1.40 m, interbedded with a light gray clay bed of approximately 0.10 m thick, identified as a tonstein layer (Figure 2: levels a, b and c).

MATERIALS AND METHODS

Palynology: sampling and analytical procedures

For the palynological analyses, samples were collected from two adjacent coal beds and from the interbedded tonstein layer in the uppermost Coal Seam S (Figure 2: levels a, b and c). Samples were processed in Schulze Solution (65% nitric acid; HNO_3), saturated with potassium chloride (KClO_3) and neutralized in potassium hydroxide (KOH), enabling the rapid maceration of the palynomorphs. A total of 200 miospores were counted from each sample to determine the relative proportions of miospore taxa, following the method of percentage frequency cited by de Jekhowsky (1963). Assignments of dispersed spores and pollen grains to their respective parent plant groups were based on the compilations of Balme (1995), Gould & Delevoryas (1977) and Quadros *et al.* (1995).

Cuticular and dispersed wood analyses were based on the same slides used for palynological studies, focusing on the notable fragments of epidermal fragments and other plant debris.

Palynofacies: sampling and analytical procedures

For palynofacies studies, samples were collected from the different cutbanks of the open pit areas aiming to compare the distribution of the particulate organic matter (POM) along the succession coal profile. In the coals, six levels were considered for the study, three of them corresponding to the coal bed below the tonstein and the other one to the coal bed above it. In the tonstein, three different levels were analyzed

independently, corresponding to the basal, intermediate and top levels (detailed in Simas *et al.*, 2009).

Samples were first treated with HCl and HF followed by heavy liquid (ZnCl_2), in order to concentrate the organic matter. The isolated organic matter was then mounted on strewn slides. The preparation technique employed was the standard non-oxidative palynological procedure.

Sample preparation for isolated kerogen. The concentrated organic matter was prepared using the standard procedure described by Menezes *et al.* (2008). It is believed that the about thirty-forty grams per sample provides enough residue.

Palynofacies analysis was carried out to evaluate the content of particulate organic matter in coal seam and tonstein. The microscopy method combined the use of transmitted white light and blue light/UV fluorescence techniques (Tyson, 1995).

The palynofacies technique involved the qualitative and quantitative assessment of the total organic matter comprising the identification of all particulate organic matter constituents and their size, preservation state and relative proportions. The relative percentage of these components is based on counting at least 300 particles per slide (Mendonça Filho, 1999). A Zeiss microscope (AXIOSKOP 2 PLUS model with 10x oculars and 20x objective) was used to count the particles in each sample.

Kerogen classification. The particulate organic matter (kerogen) present in sedimentary rock has various definitions (e.g., Staplin, 1969; Combaz, 1980; Whitaker, 1984). The kerogen classification used in this study was modified and

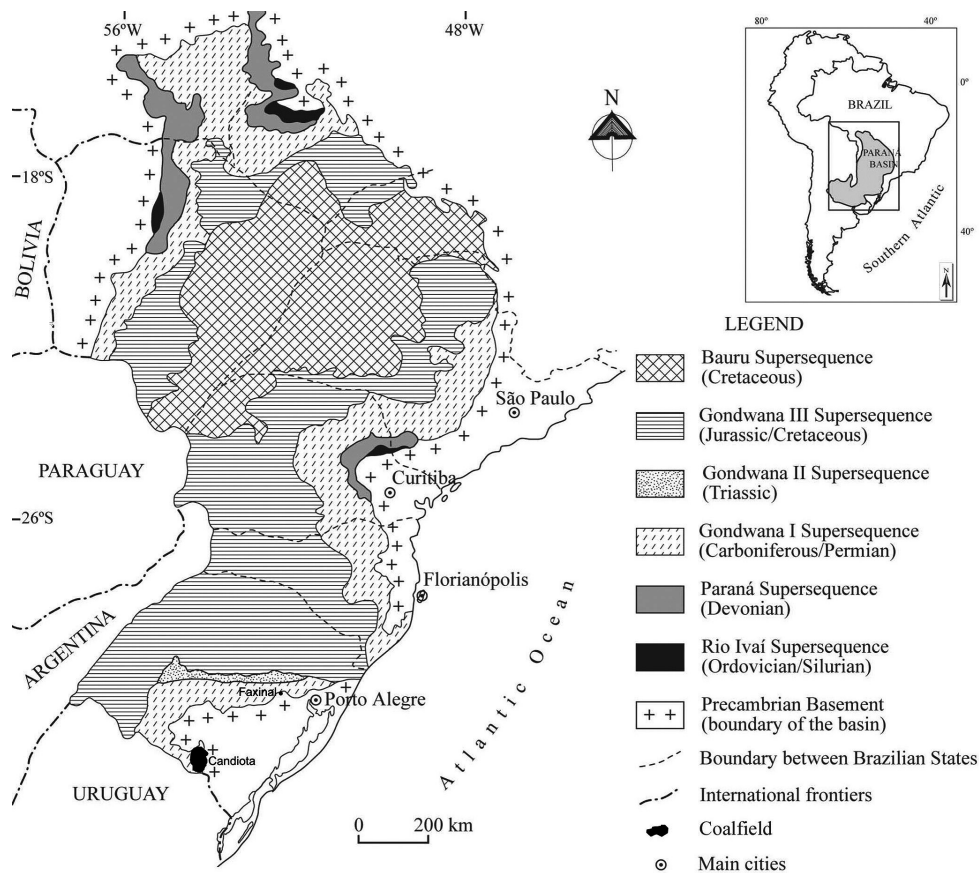


Figure 1. Location map of the study area (from Simas *et al.*, 2009).

extended from Tyson (1995), Mendonça Filho (1999) and Mendonça Filho *et al.* (2002).

The kerogen assemblage is arranged in three main groups of morphological constituents: phytoclast (a continental fraction derived from macrophyte tissue flora), AOM (reworked bacterial derived) and palynomorph (continental fraction including pollen grains, spores and freshwater algae, marine components and zoomorphs).

Graphic representation of the relative abundance of the main components in each coal bed and tonstein was prepared (Figures 11-12).

RESULTS

Although palynological and palynofacies results obtained for both coal beds show a certain similarity between them, mainly in terms of the qualitative composition, important floristic changes were detected, mainly in the coal bed above

the tonstein, which shows a weak presence of pteridophytic vegetation (Figure 2).

Coal bed below the tonstein

Palynology. Palynological analyses demonstrated abundant and well-preserved palynomorphs showing a dominance of trilete spores related to pteridophytic vegetation. Arborescent lycopsids are represented by *Lundbladispora* (approximately 22% of the whole palynological assemblage) while herbaceous lycopsids are evidenced by the presence of *Vallatisporites*, *Cristatisporites*, *Kraeuselisporites*, making up approximately 19%. Forms of *Apiculatisporis*, *Cyclogranisporites*, *Horriditriletes*, *Granulatisporites*, *Punctatisporites*, *Leiotriletes* and *Convolutispora* (6%) reflect the presence of filicopsids. Scarce sphenopsids (2%) are represented by *Calamospora* and *Retusotriletes*. This coal palynoflora shows a compositional similarity to that previously recognized for the southernmost Paraná Basin in

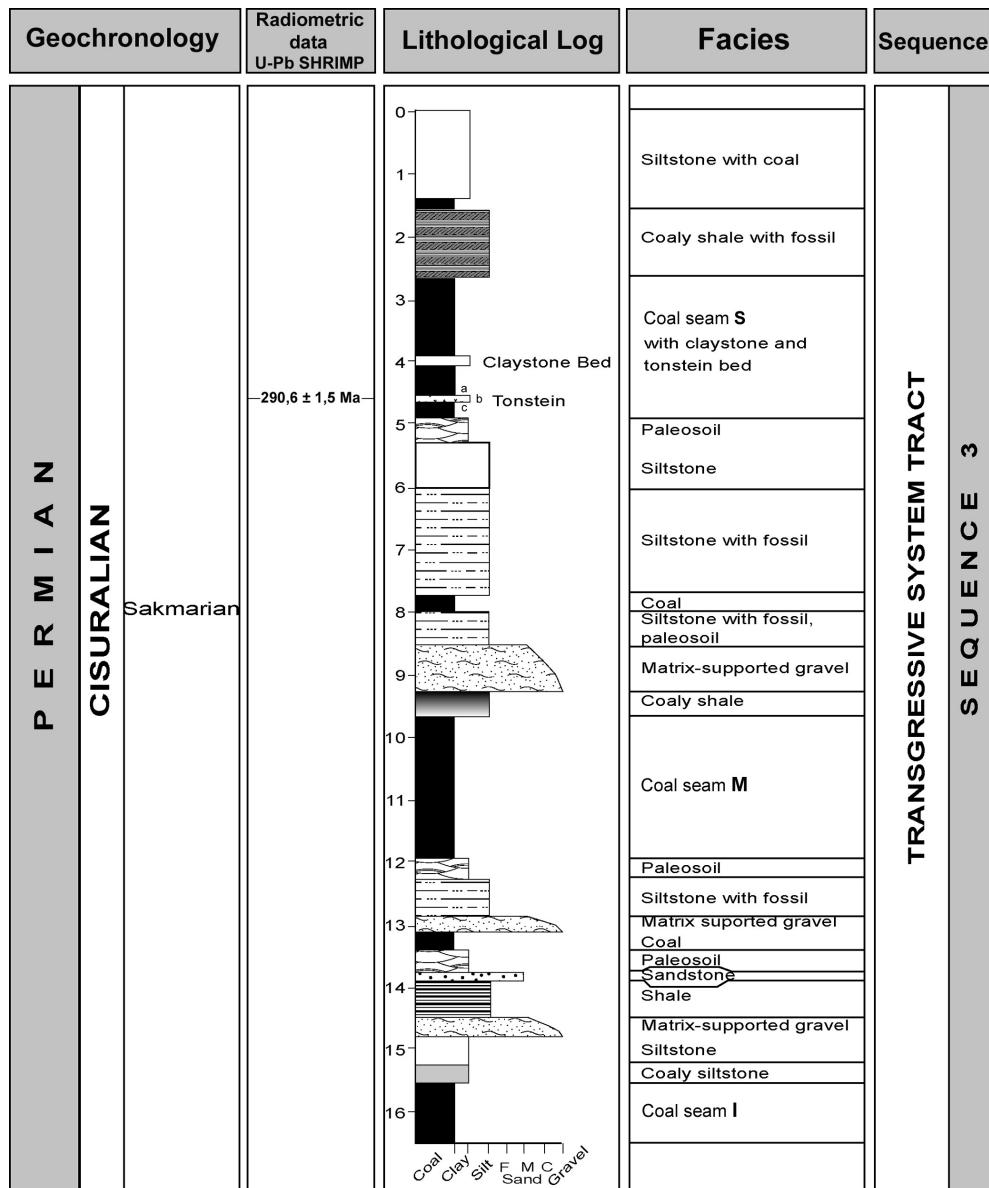


Figure 2. Lithostratigraphy of the Faxinal coal succession, indicating the uppermost coal seam (from Simas *et al.* 2009) displaying the coal bed above the tonstein (a), tonstein (b) and the coal below the tonstein (c).

Brazil, although the bissacate pollen grains appear in this case as the most important components in the palynoassemblage (41%). Within this group, the dominant forms are *Scheuringipollenites*, *Alisporites* and *Vesicaspora* reflecting, according to Gould & Delevoryas (1977), a conspicuous presence of glossopterids in the peat-forming plant community. These taxa are followed by some monosaccate pollen grains with botanical affinity to *Cordaites*, such as *Cannanoropollis* and *Plicatipollenites* (9%) and striate pollen grains (e.g. *Protohaploxypinus* and *Vittatina*) comprising approximately 6%), indicating that the conifers were also significant constituents of the original plant community (Balme, 1995; Quadros *et al.*, 1995). Algae-like elements, commonly found in other coal palynofloras (Cazzulo-Klepzig, 2001), are represented mainly by *Portalites*, *Maculatasporites* and *Tetraporina* (5%). Rare fragments of the alga *Botryococcus* were identified (less than 1%) together with the algae-like forms and spores derived from the terrestrial material.

Features of the environment could be interpreted from known ecological preferences of particular plant groups.

According to DiMichele & Phillips (1994), this paleoflora with a dominance of lycopsids, ferns and sphenopsids, occurring in varying proportions together with common algal forms characterize a hypautochthonous flora developed in lowland areas surrounding the paleomire. This flooding environment propitiated the development of shrub-like vegetation (herbaceous lycopsids, filicopsids and sphenopsids) as well as tree lycopsids due to their specialized growth and reproductive strategies (DiMichele & Phillips, 1994). Poorly preserved and less abundant pollen grains of arborescent plants (glossopterids, *Cordaites* and conifers), suggest that, since they are produced by these plants that flourished in mesophyllous and xerophyllous environments, they were probably transported to the mire over a short distance. These results confirm previous information by Guerra-Sommer *et al.* (1984) and Dias & Guerra-Sommer (1994) about the presence of pteridophytic spores together with poorly preserved pollen grains related to glossopterids and *Cordaites*. Some of the most important palynological forms are illustrated in Figures 3A-I and 4A-I.

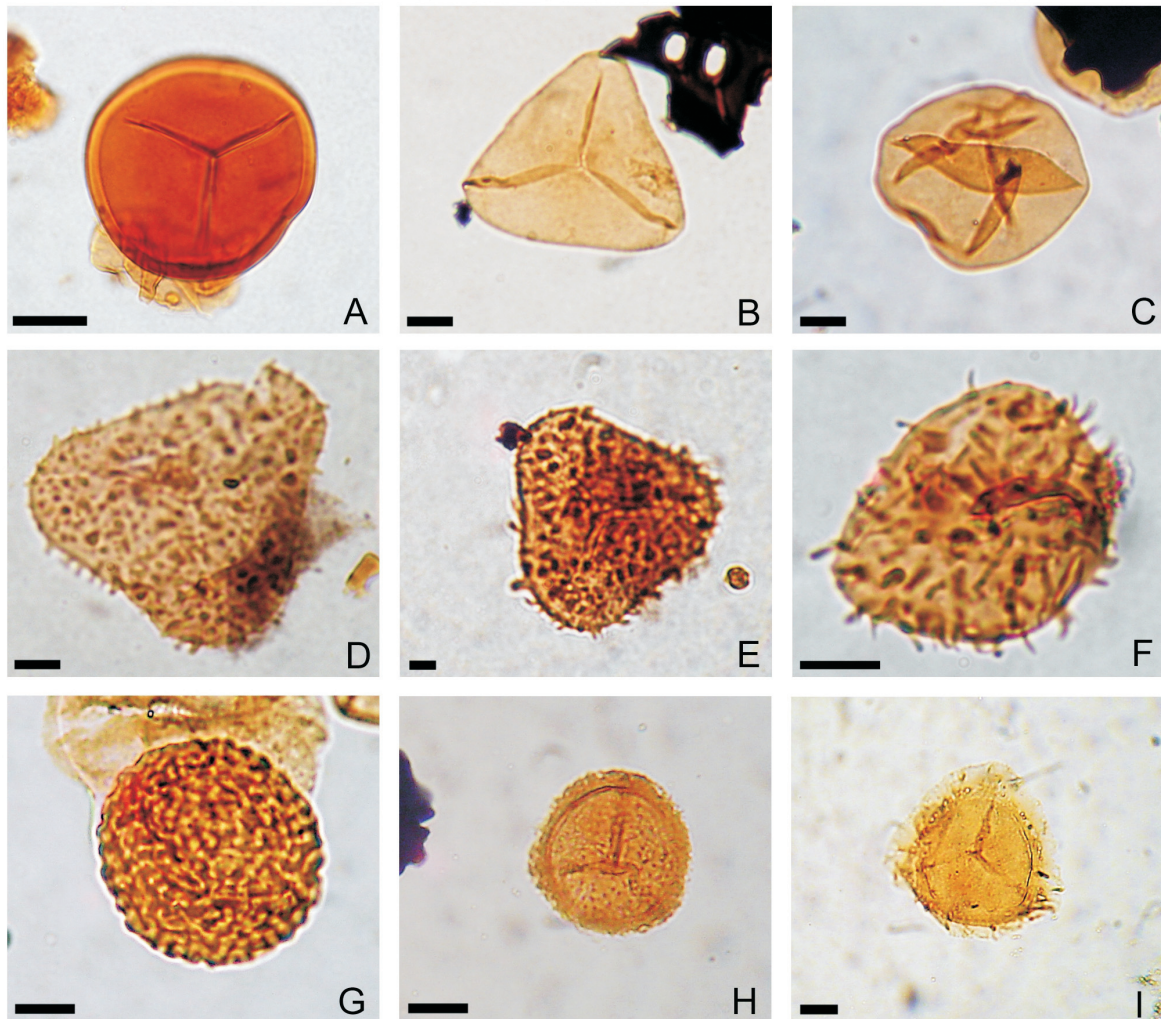


Figure 3. A, *Punctatisporites gretensis* forma minor Hart, 1965 04978 9.2/109.0; B, *Leiotriletes virkii* Tiwari, 1965 4978 12.0/95.2; C, *Calamospora minuta* Bharadwaj, 1967; D, *Lophotriletes rectus* Bharadwaj & Salujha, 1963 4978 9.7/120.0; E, *Horriditriletes* sp. 4244 30.3/ 90.0; F, *Horriditriletes* cf. *H. ramosus* (Balme & Hennely) Bharadwaj & Salujha, 1964 4325 12.4/104.0; G, *Convolutispora candiotensis* Ybert, 1975 4301 32.1/100; H, *Lundbladispora braziliensis* (Pant & Srivastava) Marques-Toigo & Picarelli, 1984 4301 3.9/108.0; I, *Kraeuselisporites* sp. 4325 7.8/80.5. Scale bars = 20 μ m.

Palynofacies. The organic components in this coal have been grouped in continental organic matter. The sample contains a high relative abundance of the phytoclast group, and this fraction is represented mainly by well-preserved stripped phytoclasts. Besides, well-preserved tracheid tissues as well as lath and equant-shaped black particles were observed. The palynomorphs constitute only an insignificant part of particulate organic matter and are represented mainly by dominant trilete spores and bisaccate pollen grains. Algal fragments were also identified (Figure 9).

Tonstein

Palynology and paleobotany. Results from palynological studies revealed the presence of scarce and poorly preserved material, identified mainly in the basal level. A scarce presence of monosaccate and bisaccate pollen

grains (*Cannanoropollis* and *Scheuringipollenites*) was noted, comprising approximately 33% of the whole assemblage, which were found together with some forms of *Protohaploxylinus* (8%), all of them showing botanical affinity with *Cordaites*, glossopterids and conifers. Poorly preserved trilete spores (9%) reflect the weak presence of Pteridophyta in the original plant community. Only spores of lycopsids (*Lundbladispora* and *Vallatisporites*) and filicopsids (*Punctatisporites* and *Granulatisporites*) were identified. Although the palynological material is poorly preserved, a few poorly preserved tetrads of *Lundbladispora* could be recognized (5%). Scarce fragments of the colonial alga *Botryococcus* were identified (less than 2%), as well as scarce algae-like elements belonging to the genus *Portalites* (less than 2%). Other palynological constituents were unidentifiable. The palynoassemblage reflects a plant community dominated

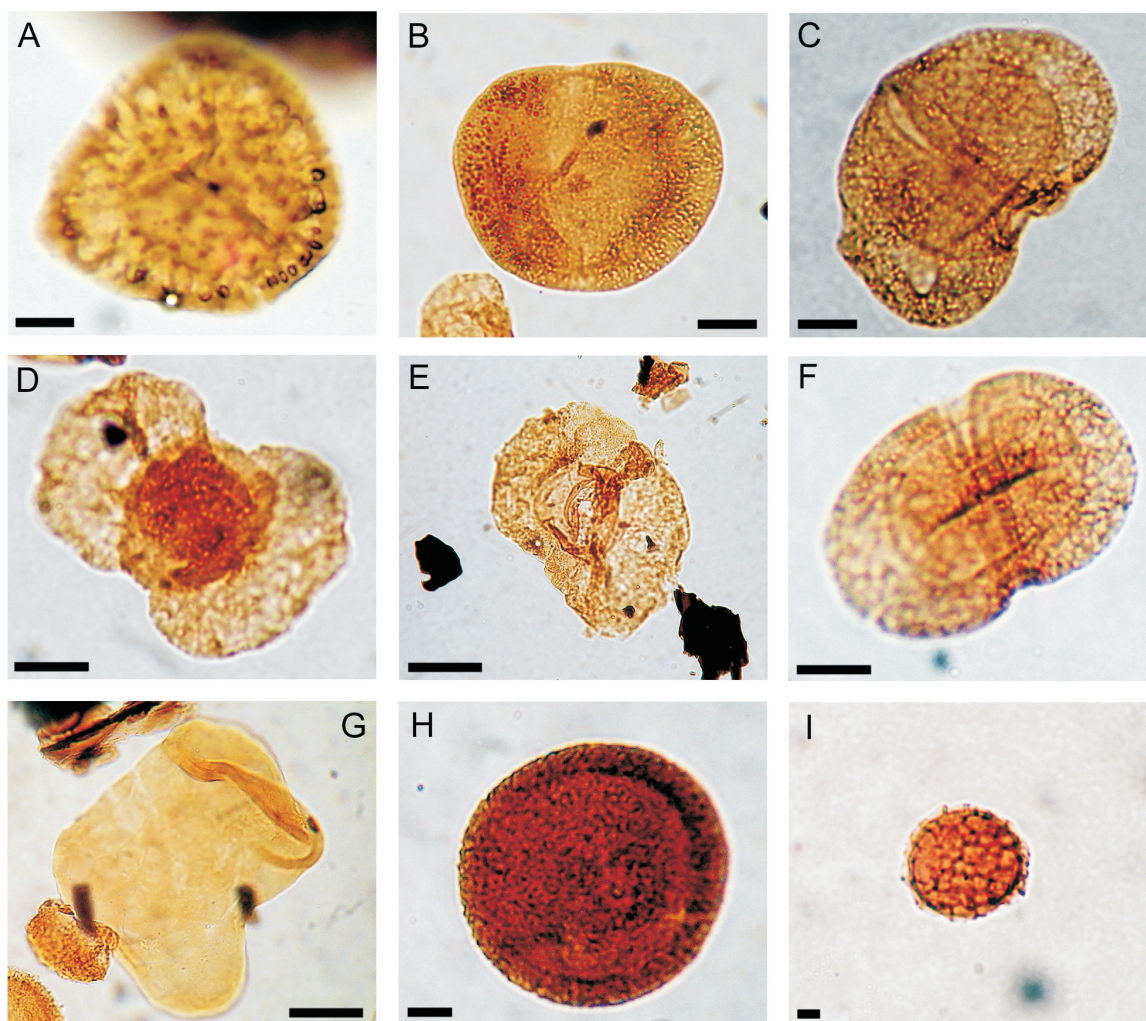


Figure 4. A, *Vallatisporites arcuatus* (Marques-Toigo) Archangelsky & Gamero, 1979 4244 29.3/105; B, *Alisporites splendens* (Leschik) Foster, 1975 4243 9.9/109.8; C, *Vesicaspora wilsonii* (Schemel) Wilson & Venkatachala, 1963 4304 10.8/96.0; D, *Caheniasaccites ovatus* (Bose & Kar) Archangelsky & Gamero, 1979 4304 28.8/100.5; E, *Plicatipollenites* cf. *trigonalis* Lele, 1964 4301 28.6/100.5; F, *Protohaploxylinus* sp. 4301 8.9/107.0; G, *Tetraporina tetragona* (Tiwari & Navale) Kar & Bose, 1976 4301 22.4/98.0; H, *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert, 1968 3295 13.0/90.0; I, *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari, 1964 4325 11.5/98. Scale bars = 20 μ m.

by gymnosperms (*Cordaites*, glossopterids and conifers), probably formed in a forest swamp in a habitat with periods of standing water (Teichmüller, 1962), as suggested by the presence of tetrads from arborescent lycopsids together with algal forms such as *Portalites* (Figures 5A-E).

In contrast to the poorly preserved palynological material, previous paleobotanical analyses of this tonstein recognized the presence of an important coalified adpressed flora characterized by the dominance of gymnospermic forms (Guerra-Sommer, 1988; Guerra-Sommer, 1992; Dias & Guerra-Sommer, 1984). Foliar fragments related to glossopterids are dominant (70% of the whole association), often preserved as foliar tufts (Figure 6), and unattached reproductive structures were identified. Leaves of *Cordaites* were also identified as well as small fronds of sphenopterids. Furthermore, well-preserved cuticular fragments and dispersed woody fragments are also

abundant in the tonstein and confirm the dominance of glossopterids and *Cordaites*. In the basal levels of this tonstein, the fossil plant assemblage is composed mainly of elements representing the canopy (glossopterids, *Cordaites* and conifers), while understorey forms (small fronds) were identified in the upper levels. The presence of dispersed woody fragments showing uni- and pluriserial tracheids as well as small and well-preserved epidermal cuticles related to glossopterids was also observed. Among the epidermal debris, fragments of elongate and square cells with central papillae compose the most frequent group (Figure 5). Fragments of charcoal were recently identified by Jasper *et al.* (2009), which indicates the occurrence of paleowildfires in this level.

Palynofacies. Palynofacies analyses of the kerogens from different parts of the tonstein layer were conducted by Simas (2008) and indicated high percentages of phytoclasts

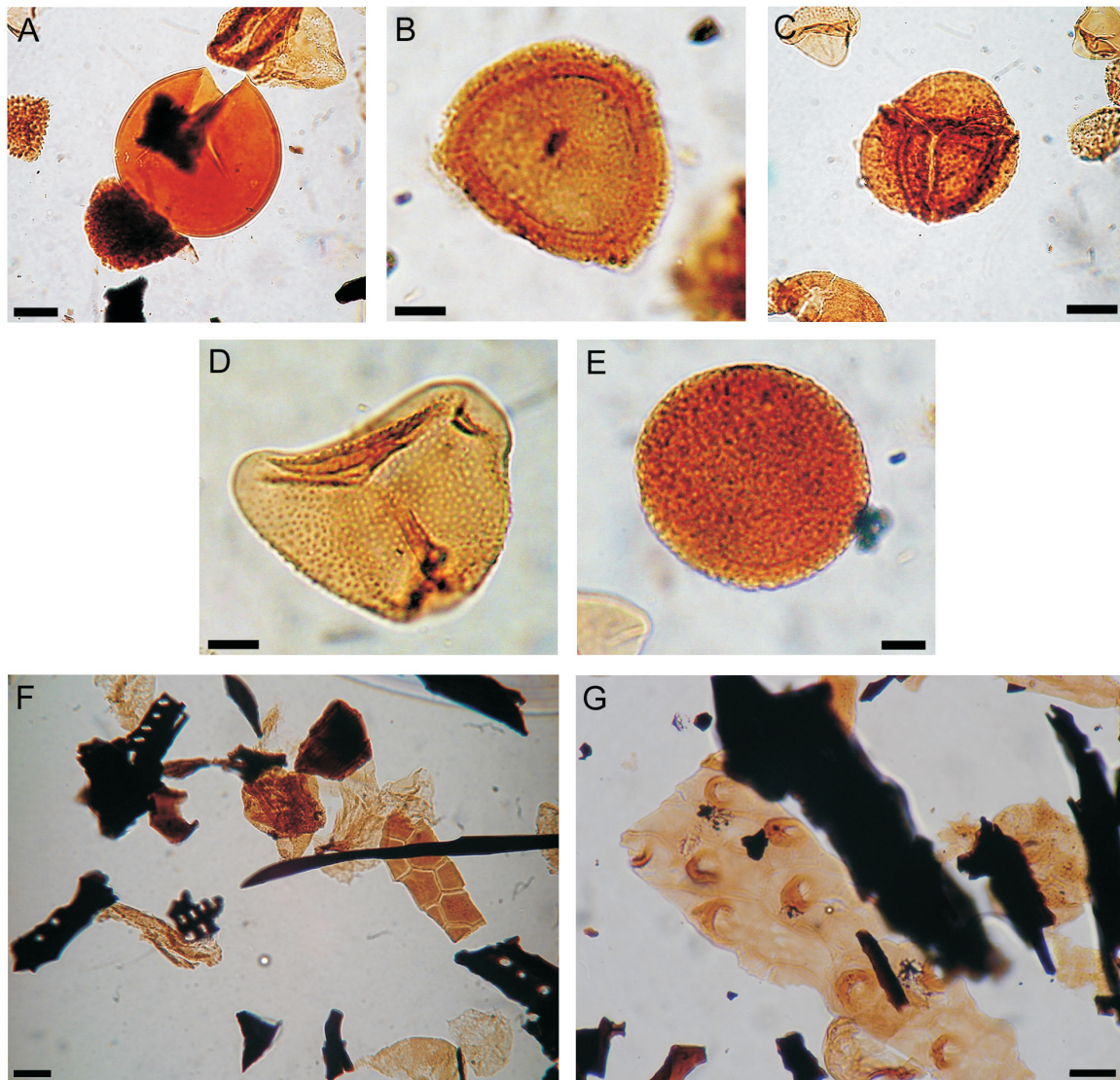


Figure 5. A, *Punctatisporites* sp. 2160 3293 1.5/107.0; B, *Lundbladispora braziliensis* (Pant & Srivastava) Marques-Toigo & Picarelli, 1984 3293 33.2/97.0; C, Tetrads of *Lundbladispora* sp. 3924 32.0/102.0; D, *Granulatisporites micronodosus* Balme & Hennelly, 1956 3293 22.0/103.5; E, *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert, 1968 3293 12.0/98.0; F, general view of fragmented tracheids and epidermal cuticles; G, fragment of epidermal cuticle showing cells with papillae. Scale bars = 20 µm.

combined with low palynomorph content. Microstratigraphic analyses revealed the presence of hundreds of amalgamated sporomorphs at the base level and the presence of algal colonies of *Botryococcus* at the top level (Figure 10). Special environmental conditions have been inferred from the preservation type, which is linked to a rapid saturation and precipitation of palynomorphs, associated with a subaqueous deposition of the bed. This evidence challenged the hypothesis of a detrital input for the structured organic matter and pointed to a rapid burial process. Thus, the hypothesis of volcanic air fall deposition corroborates the palynofacies results.

The preservation of *Botryococcus* colonies at the top of the tonstein layer demonstrated the subaqueous deposition of the bed (Traverse, 1955). Although palynological analyses performed on the tonstein showed scarce fragments of this alga, in contrast to the results obtained in palynofacies studies, it is important to remark that, according to Batten & Grenfell (1996), fossil *Botryococcus* colonies are usually insufficiently translucent for satisfactory study in transmitted light. Their structure is often more clearly revealed if they are subjected to blue light or ultraviolet irradiation, because like other palynomorphs they have a high lipid content

and the surface details are brought into relief as they strongly respond to fluorescence (Figures 10E-F).

The brown color of several cuticle fragments and tracheids was linked to thermal alteration.

Coal bed above the tonstein

Palynology. Palynological analyses on this coal provided results very similar to those obtained preliminarily by Guerra-Sommer *et al.* (1984) and Cazzulo-Klepzig *et al.* (2007). Bisaccate pollen grains are the most important group in the palynoassemblages. The dominance of forms of *Scheuringipollenites*, *Vesicaspora* and *Alisporites* is reflected by their identification as 57% of the palynoassemblage and point out the significance of glossopterids in the peat coal-forming vegetation. The presence of *Cordaites* is indicated by monosaccate pollen grains mainly of the genus *Plicatipollenites* (11%). Forms of *Protohaploxylinus*, *Complexisporites* and *Vittatina*, that are recorded in similar proportion to the monosaccate and bisaccate pollen grains (12%), reflect the presence of conifers in the peat-forming flora. Contrary to the majority of coal palynofloras identified in the southernmost Brazilian Gondwana, including the palynoflora identified in the coal bed below the tonstein, trilete spores of



Figure 6. Foliar tuft of *Glossopteris papillosa* Guerra-Sommer, 1992.

Peridophyta, commonly found in the coals, are sub-dominant in this palynoassemblage (approximately 18% of the trilete group). *Lundbladispora* is the most important genus (11%), representing arborescent lycopsids. *Leiotriletes*, *Lophotriletes*, *Horriditriletes*, *Convolutispora*, *Punctatisporites* and *Calamospora* (filicopsids) are less common in the palynoassemblage (8%). These compositional peculiarities demonstrate that this coal palynoflora was derived from a more

diverse plant community than those recorded for other South Brazilian coals, mainly in quantitative terms. The peculiarity of the palynofloristic composition may be confirmed mainly considering the scarcity of algae-like elements. *Portalites* and *Maculatasporites* are the only elements of this group (1%). Scarce and very fragmented colonies of *Botryococcus* were identified. The most important palynological forms are shown in Figures 7A-L and 8A-F.

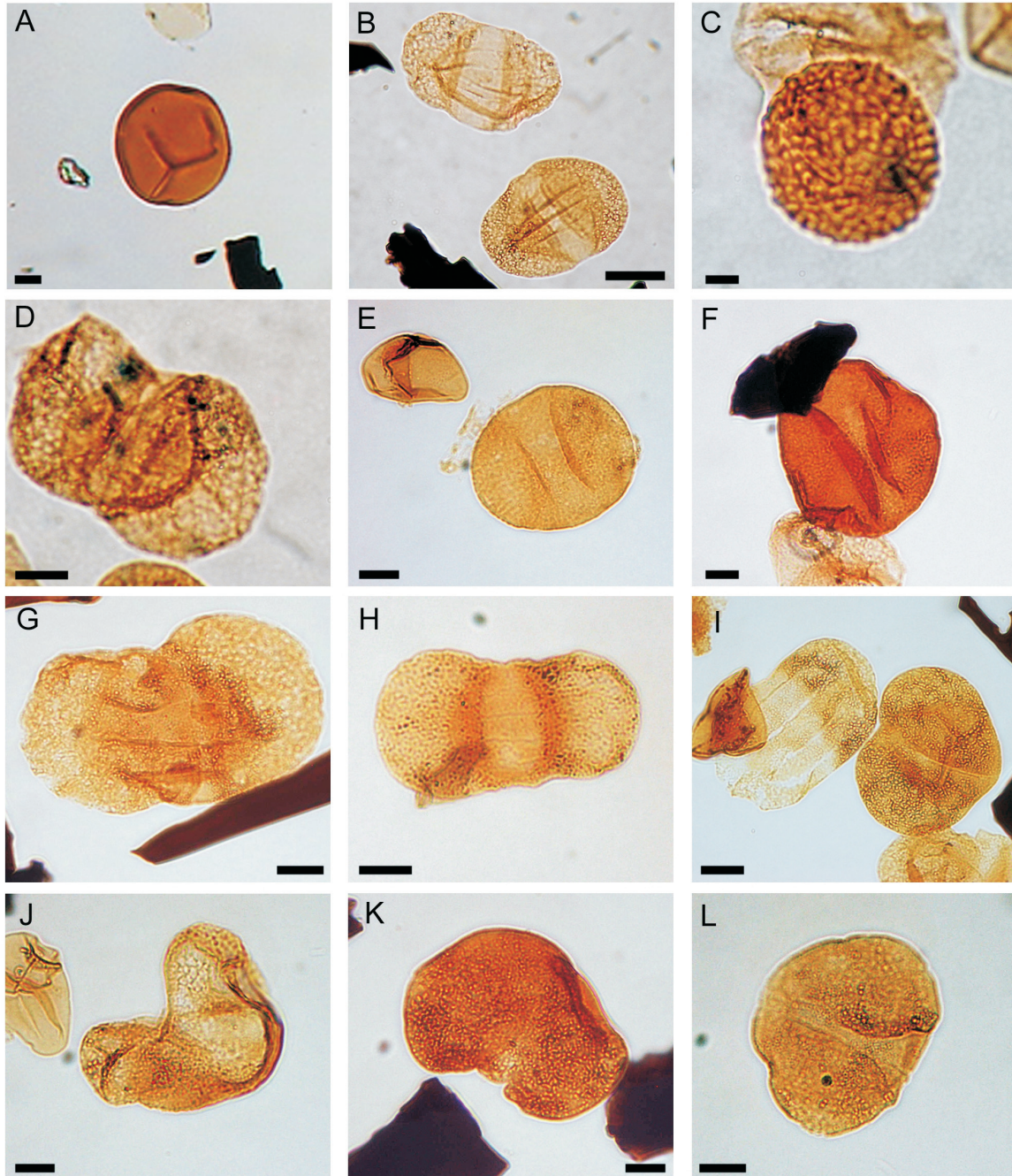


Figure 7. A, *Retusotriletes simplex* Naumova, 1963 4985 8.0/97.0; B, *Protohaploxypinus* sp. 4980 11.8/109.0; C, *Convolutispora candiotensis* Ybert, 1975 4980 9.0/97.6; D, *Lunatisporites* cf. *L. variesectus* Archangelsky & Gamero, 1979 4985 12.2/95.0; E, *Alisporites* sp. 4984 10.0/107.0 and *Protohaploxypinus* sp. 4980 1.8/109.0; F, K, *Scheuringipollenites ovatus* (Balme & Hennely) Foster, 1975 4980 6.0/104.0; G, *Protohaploxypinus* cf. *P. hartii* Foster, 1979 4982; H, *Protohaploxypinus* sp. 4980 9.2/104.0; I, *Complexisporites polymorphus* Jizba, 1962; Ib, *Vesicaspora ovata* 4983 7.0/105.0; J, K, L, *Vesicaspora wilsonii* (Schemel) Wilson & Venkatachala, 1963 4984 10.8/94.0. Scale bars = 20 μ m.

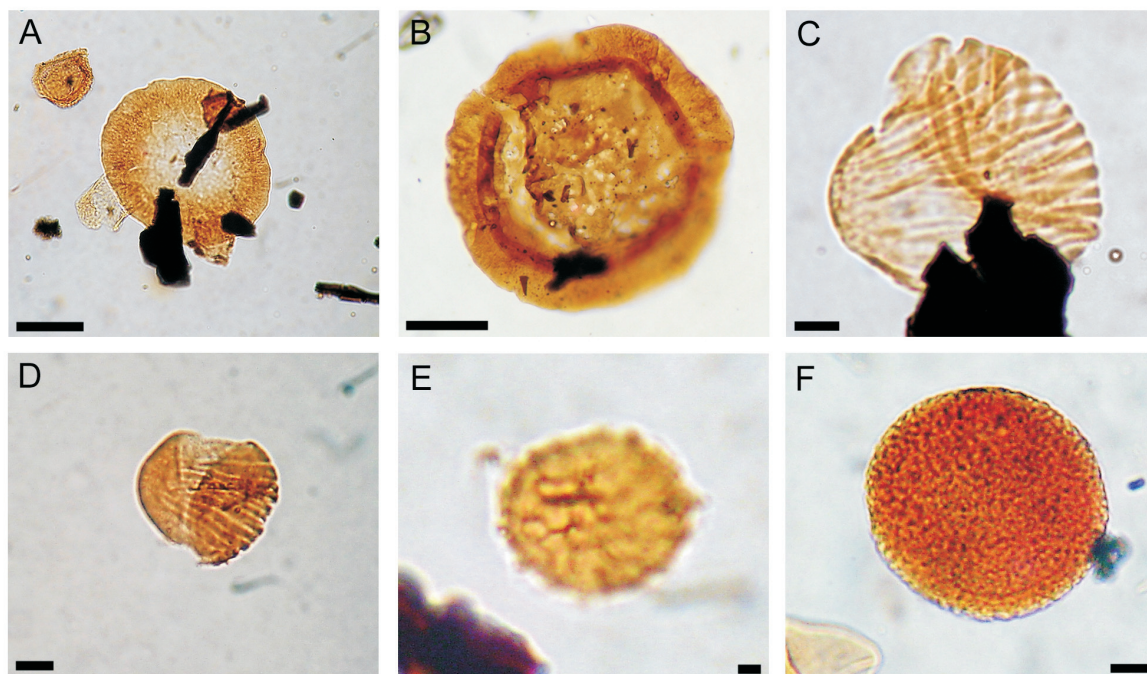


Figure 8. A, *Cannanoropollis* sp. 4985 9.1/114.0; B, *Plicatipollenites gondwanensis* (Balme & Hennelly) Lele, 1964 4980 6.8/105.0; C, *Vittatina* sp. 4980 5.0/124.0; D, *Vittatina* sp. 4980 11.9/123.0; E, *Maculatasporites gondwanensis* Tiwari, 1964 4983 12.0/108.6; F, *Portalites gondwanensis* Nahuys, Alpern & Ybert, 1968 4980 9.9/114.0. Scale bars = 20 µm.

The dominance of subarborescent/arborescent vegetation suggests a development in a forest swamp, probably in a small distant marginal part of the mire. Similar results obtained in palynological studies which have demonstrated the dominance of pollen grains produced by pteridosperms in the palynoflora were confirmed through cuticular analyses. Abundant dispersed woody fragments (mainly tracheids) which occurred oxidized may be related to pteridosperms. Likewise, better-preserved pieces of cuticles found together with the dispersed wood fragments correspond to pteridosperms, mainly to glossopterids and *Cordaites*, pointing out the significant presence of these plants in the peat-forming vegetation. Dispersed pteridophytic remains are subdominant and fragmented, confirming the same characteristics shown by the palynological content.

Palynofacies. In this sample, the terrestrial organic components have, in qualitative terms, a similar composition compared to the sample from the coal bed below the tonstein; however, the relative frequency differs between them. The percentage of sporomorphs is very low, and bistrate and striate pollen grains are dominant. Fragments of *Botryococcus* are less common. The phytoclasts are dominated either by opaque phytoclasts and thick cuticular layer fragments associated with the innermost part of the epiderm (Figures 9H, L). This thick cuticular debris could indicate that the land plant fragments came from leaves. Cuticular fragments showed a dark-orange fluorescence, suggesting an oxidation process that occurred as an alteration in water column due to the process of ash-fall deposition.

FINAL REMARKS

Palynological studies on the uppermost Coal Seam S in the Faxinal coalfield demonstrate that three fossil floras may be distinguished. The first, corresponding to the coal bed below the tonstein, is indicated by the miospore assemblage giving evidence, as a whole, of a parent plant association composed dominantly of herbaceous and arborescent lycopsids, *Calamites* and ferns, with low occurrence of gymnosperms. Algae-like elements are common and fragments of *Botryococcus*, although scarce, were identified. This megafloora displays a composition very similar to that of the hypautochthonous peat-forming vegetation recorded in the majority of southernmost Brazilian coal-forming floras. In the peat coal-forming environment, the vegetation, composed predominantly of shrub-like vegetation and algal elements, was growing on the peat swamp and surrounding areas when the ash-fall occurred and interrupted peat deposition for a while (Figure 13, stage A).

The second one, corresponding to the intermediary tonstein level, is represented by well-preserved leaves and reproductive structures of an autochthonous *Glossopteris* flora, which occur together with fragmentary fronds identified as pteridophylls. A probable selective process of preservation resulted from the differential effect of the ash-fall on this flora growing on the peat. Air fall events generally allow differential survival of organisms and cause less extreme changes in the local ecology. The initial phase of ash-

fall probably affected the arborescent plants (glossopterids, *Cordaites* and conifers) representing, in the scenario, the canopy. Leaves and reproductive structures of these plants were drawn to the basal level and deposited by precipitation together with saccate pollen grains and other plant remains (Figure 13, stage B). At the final phase (top of the tonstein), with the decrease in the intensity of the process of ash-fall, closing a rapid time interval of deposition, the megafloristic remains are less common with scarce pollen grains. In this stage, the algal content, showing abundant fragments of *Botryococcus* and other algae-like elements, reflects a subaqueous deposition and the probable reestablishment of favorable conditions for peat accumulation.

The third phase, corresponding to the peat coal-forming vegetation which originated the coal bed above the tonstein deposition, is distinct from the plant community which characterized the first stage of peat accumulation (lower coal bed). The palynoflora is dominated by bissaccate pollen grains (taeniate or non-taeniate) with botanical affinity with glossopterids, *Cordaites* and conifers. These elements, found together with dispersed woody fragments, tracheids and epidermal cuticles, represent arborescent plant communities formed in a forest swamp or in a habitat with short periods of standing water. A minor representation of spores from pteridophytic vegetation probably reflects the effect of the ash-fall disturbance hindering pioneer plants from

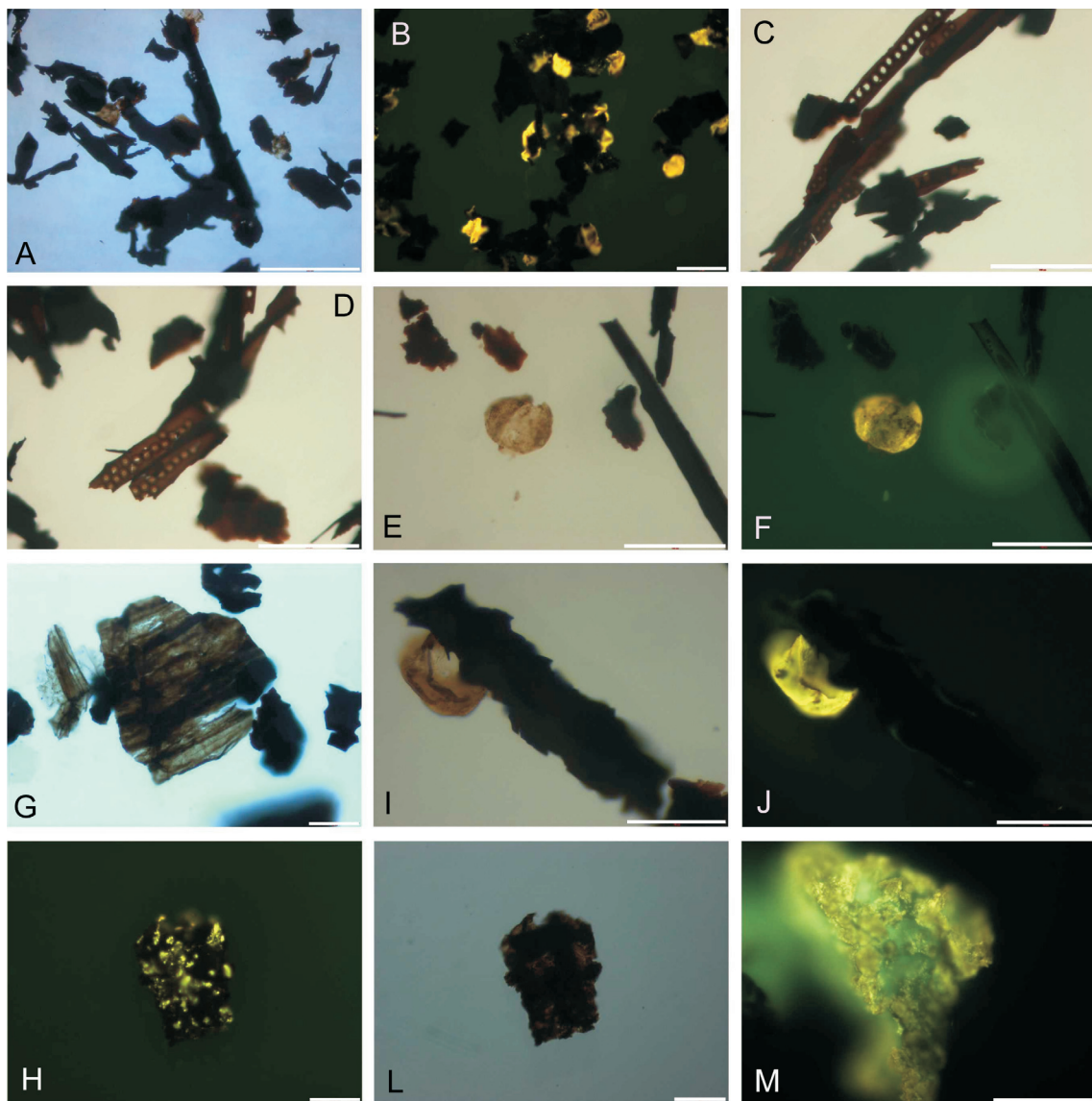


Figure 9. A, B, general view of cuticular fragments, woody tissues and spore; C, D, tracheids of gymnosperm with bordered pits; E, F, bissaccate pollen grain; G, fragment of parenchyma; H, L, fragment of coal; I, J, fragment of tracheids and bissaccate pollen grain; M, amorphous organic matter. Figures A, C, D, E, G, I, L with transmitted light; B, F, J, H, M with fluorescence. Scale bars: A, B = 200 μ m; C-F = 100 μ m; G-M = 20 μ m.

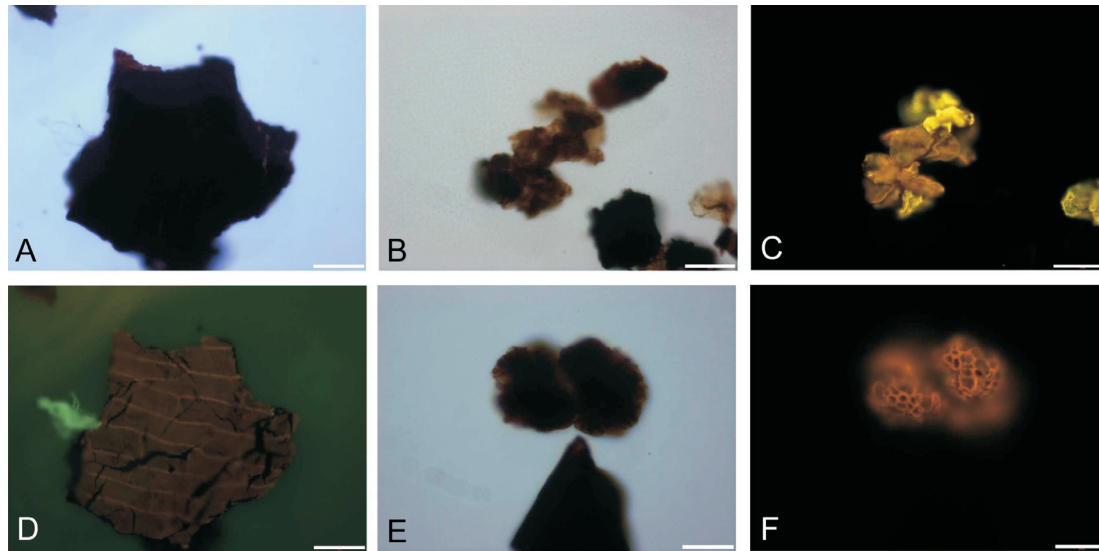


Figure 10. A, D, fragment of upper epidermal cuticle; B, C, amalgamated spores; E, F, degraded and fragmentary colony of *Botryococcus*. Figures A, B, E with transmitted light; C, D and F with fluorescence. Scale bars = 20 µm.

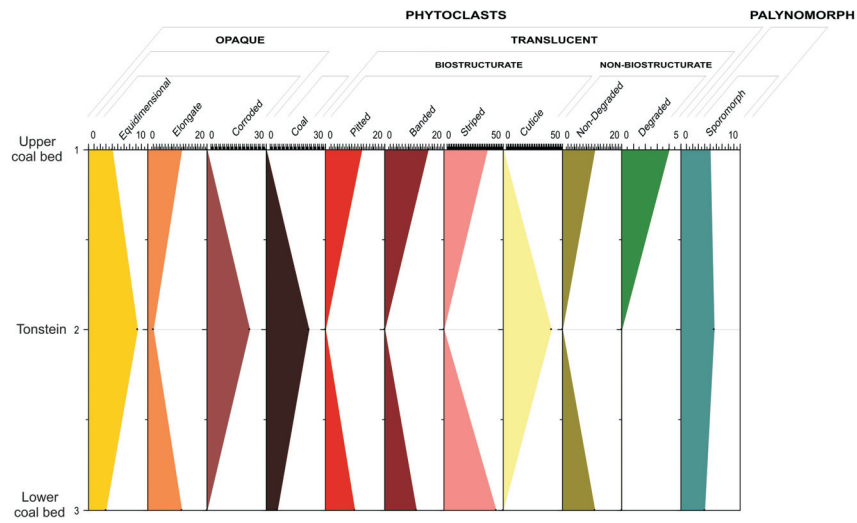


Figure 11. Histogram showing the relative abundance of each component of the phytoclast group in the lower coal bed, tonstein and upper coal bed.

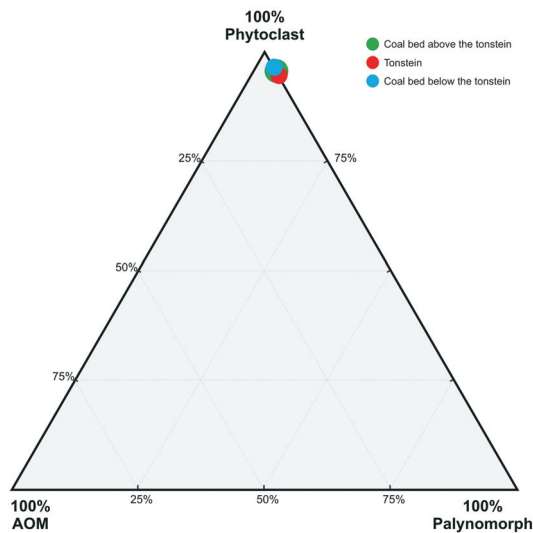


Figure 12. Ternary graphic representing relative frequency of the main constituents of coals and tonstein (phytoclasts, palynomorphs and amorphous organic matter).

flourishing in the marginal areas of the mire (Figure 13, stage C).

Thus, this floral succession deposited over a short time interval provides clear evidence of the effect of the ash-fall deposition on the vegetation character. The vegetation most clearly changes across the tonstein level and the coal bed above it. In the tonstein, favorable conditions for organic matter preservation were demonstrated by the well-preserved megafloristic remains as well as by the presence of massive associations of well-preserved amalgamated clusters of sporomorphs through palynofacies analyses. Palynofacies studies were shown to be an important tool for recognizing the paleofloristic evolution as well as paleoecological changes and contributed to the final interpretation. A tentative reconstruction of the floristic evolution in the coal succession is outlined in Figure 13.

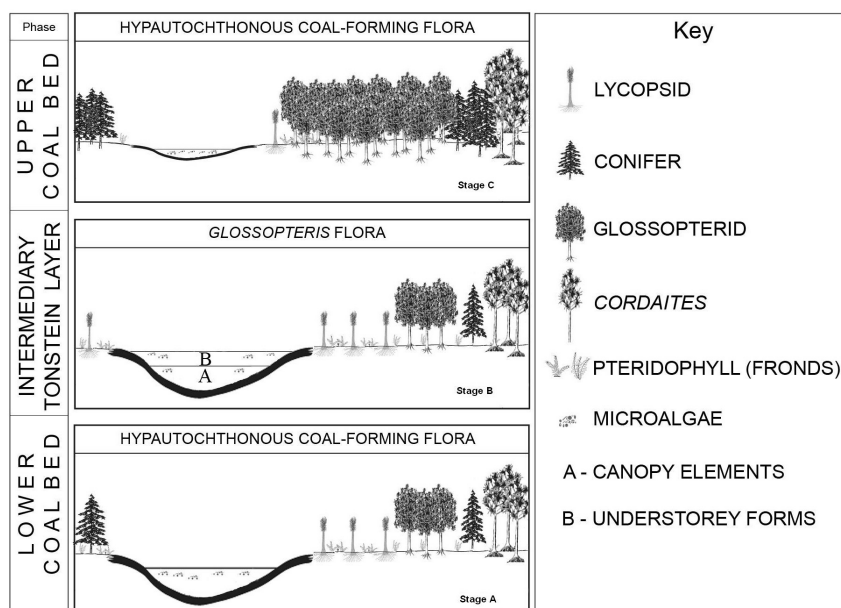


Figure 13. Reconstruction of the floristic evolution of peat-forming plant communities in a coal succession at the Faxinal coalfield. Stage A, representing the hypautochthonous flora composed of herbaceous and arborescent lycopsids, glossopterids, *Cordaites* and conifers, growing around the mire besides algal elements (filicopsids and sphenopsids not shown in reconstruction). Stage B, representing a compressed flora preserved in tonstein (glossopterids, *Cordaites*, conifers, pteridophylls, scarce lycopsids; sphenopsids not shown in reconstruction) and algal elements. Stage C, consisting of a peat-forming plant community dominated by arborescent plants (glossopterids, *Cordaites* and conifers), growing in marginal areas around the mire (coastal mires in inland areas), with lower representation of pioneer vegetation (herbaceous lycopsids and ferns) and scarce algal elements.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank Companhia de Pesquisas e Lavras Mineraias (COPELMI) for access to the samples and also Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the financial support. W.A. DiMichele and A. Jasper provided constructive comments and suggestions which greatly improved the paper.

REFERENCES

- Balme, B.E. 1995. Fossil *in situ* spores and pollen grains: an annotated catalogue. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **87**:81-323.
- Batten, D.J. & Grenfell, H.R. 1986. Green and blue-green algae. *Botryococcus*. In: J. Jansonius & D. McGregor (eds.) *Palynology: principles and applications*. American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation, vol. 1, 7d:205-214.
- Cazzulo-Klepzig, M. 2001. Significado paleoecológico de alguns palinomorfos ocorrentes nos carvões eopermianos do Rio Grande do Sul, sul do Brasil. *Pesquisas*, **2**:81-97.
- Cazzulo-Klepzig, M. 2002. *Palinologia aplicada à reconstituição das unidades de paisagem e dinâmica das turfeiras formadoras dos carvões permianos do Rio Grande do Sul, sul do Brasil*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 300 p.
- Cazzulo-Klepzig, M.; Guerra-Sommer, M.; Menegat, R.; Simas, M.W. & Mendonça Filho, J.G. 2007. Peat-forming environment of Permian coal seams from the Faxinal coalfield (Paraná Basin) in Southern Brazil, based on palynology and palaeobotany. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10**(2):117-127.
- Combaz, A. 1980. Les kérogens vus au microscope. In: B. Duran (ed.) *Kerogen-insoluble organic matter from sedimentary rocks*, Edition Technip, p. 55-112.
- Creech, M. 2002. Tuffaceous deposition in the Newcastle Coal Measures: challenging existing concepts of peat formation in the Sydney Basin, New South Wales, Australia. *International Journal of Coal Geology*, **51**:185-214.
- Crowley, S.S.; Dufek, D.A.; Stanton, R.W. & Ryert, T.A. 1994. The effects of volcanic ash disturbances on a peat-forming environment: environmental disruption and taphonomic consequences. *Palaios*, **9**:158-174.
- De Jenkhowsky, B. 1963. Sur les diverses notions de fréquence intéressant l'étude des populations fossiles, spécialement en palynologie. *Revue de l'Institut Français du Pétrole*, **18**:868-885.
- Dias, M.E. & Guerra-Sommer, M. 1994. Integração entre dados mega e microflorísticos na Jazida do Faxinal, Rio Grande do Sul: estudos preliminares. *Acta Geologica Leopoldensia*, **39**(1):249-260.
- DiMichele, W.A. & Phillips, T.L. 1994. Palaeobotanical and palaeoecological constraints on models of peat-formation in the Late Carboniferous in Euramerica. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **106**:39-90.
- Formoso, M.L.L.; Calarge, L.M.; Garcia, A.J.V.; Alves, D.B.; Gomes, M.E.B & Mizusaki, A.M. 1999. Permian tonsteins from the Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Proceedings of the International Clay Conference*, **11**:613-621.
- Gastaldo, R.A. 1994. The genesis and sedimentation of phytoclasts with examples from coastal environments In: A. Traverse (ed.) *Sedimentation of organic particles*, Cambridge University Press, p. 103-127.
- Glasspool, I.J. 2003. Hypautochthonous-allochthonous coal deposition in the Permian, South African, Witbank Basin no.2 seam: a combined approach using sedimentology, coal petrology and palaeontology. *International Journal of Coal Geology*, **53**:81-135.

- Gould, R.E. & Delevoryas, J. 1977. The biology of *Glossopteris*: evidence from petrified seed-bearing and pollen-bearing organs. *Alcheringa*, **1**:1387-99.
- Guerra-Sommer, M. 1988. *Padrões epidérmicos da Flora Glossopteris na Jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito, Kunguriano, RS): implicações taxonômicas, bioestratigráficas e paleogeográficas*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 751 p.
- Guerra-Sommer, M. 1992. Padrões epidérmicos de glossopteridales da Taoflora do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano-Kunguriano, Bacia do Paraná, Brasil). *Pesquisas*, **19**:26-40.
- Guerra-Sommer, M.; Cazzulo-Klepzig, M.; Santos, I.O.; Hartmann, L.A.; Ketzer, J.M.F. & Formoso, M.L.L. 2008b. Radiometric age determination of tonsteins and stratigraphic constraints for the Lower Permian coal succession in southern Paraná Basin, Brazil. *International Journal of Coal Geology*, **74**:13-27.
- Guerra-Sommer, M.; Cazzulo-Klepzig, M.; Formoso, M.L.L.; Menegat, R. & Mendonça Filho, J.G. 2008c. U-Pb dating of tonstein layers from a coal succession of the southern Paraná Basin (Brazil): a new geochronological approach. *Gondwana Research*, **14**:474-482.
- Guerra-Sommer, M.; Cazzulo-Klepzig, M.; Menegat, R.; Formoso, M.L.L.; Basei, A.M.S.; Barboza, E.G. & Simas, M.W. 2008a. Geochronological data from the Faxinal coal succession, southern Paraná Basin, Brazil: a preliminary approach combining radiometric U-Pb dating and palynostratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*, **25**(2):246-256.
- Guerra-Sommer, M.; Marques-Toigo, M. & Corrêa da Silva, Z.C. 1991. Original biomass and coal depositional environment in Southern Brazil, Lower Permian, Paraná Basin. *Bulletin de Société Géologique de France*, **62**:227-237.
- Guerra-Sommer, M.; Marques-Toigo, M.; Paim, P.S.G.; Henz, G.I.; Silveira, J.B.R. & Backeuser, Y. 1984. Estudo microflorístico e petrológico dos carvões da Mina do Faxinal, Formação Rio Bonito (Permiano), RS. *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, **15**:73-83.
- Guerra-Sommer, M.; Santos, J.O.S.; Cazzulo-Klepzig, M.; Hartmann, L.A.; Menegat, R. & McNaughton, N.J. 2006. The geochronological significance of tonstein in coal-bearing strata from the southern Paraná Basin. In: SOUTH AMERICAN SYMPOSIUM ON ISOTOPE GEOLOGY, 5, 2006. *Short Papers*, Punta del Este, p. 254-257.
- Henz, G.I. 1986. *Organopetrologia e organogeoquímica dos carvões da Jazida do Faxinal, Município de Arroio dos Ratos, RS, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 158 p.
- Holz, M. 1998. The Eopermian coal seams of the Paraná Basin in southernmost Brazil: an analysis of the depositional conditions using sequence stratigraphy concepts. *International Journal of Coal Geology*, **36**:141-163.
- Holz, M.; Kalkreuth, W. & Banerjee, I. 2002. Sequence stratigraphy of paralic coal-bearing strata: an overview. *International Journal of Coal Geology*, **48**:147-179.
- Holz, M.; Kuchle, J.; Phillip, R.; Bischoff, A.P. & Arima, N. 2006. Hierarchy of tectonic control on stratigraphic signatures: base-level changes during the Early Permian in the Paraná Basin, southernmost Brazil. *Journal of South American Earth Science*, **22**:185-304.
- Holz, M.; Vieira, P.E. & Kalkreuth, W. 2000. The Early Permian coal-bearing succession of the Paraná Basin in southernmost Brazil: depositional model and sequence stratigraphy. *Revista Brasileira de Geociências*, **30**:420-422.
- Hudle, J.W. & Englund, K.J. 1966. Geology of coal reserves of the Kermitt and Varney areas, Kentucky, USA. *Geological Survey Professional Paper*, **507**:1-83.
- Hughes, P.D.M. & DuMayne-Peaty, L. 2002. Testing theories of mire development using multiple succession at Crymley Bog, West Galmorgan, South Wales, United Kingdom, *Journal of Ecology*, **90**(3):456-471.
- Jasper, A.; Uhl, D.; Machado, T.G.; Gonçalves, L.V.; Guerra-Sommer, M. & Cazzulo-Klepzig, M. 2009. Late Paleozoic wildfires in South American part of Gondwana. In: LATEINAMERICAN KOLLOQUIUM (LAKS), 2009. *Abstracts*, Gottingen, p. 146-147.
- Marques-Toigo, M. & Corrêa da Silva, Z.C. 1984. On the origin of gondwanic south Brazilian coal measures. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **7**:151-160.
- Matos, S.L.F.; Yamamoto, J.K.; Riccomini, C.; Hachiro, J. & Tassinari, C.C.G. 2001. Absolute dating of Permian ash-fall in the Rio Bonito Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, **4**(3):421-426.
- Mendonça Filho, J.G. 1999. *Aplicação de estudos de palinofácies e fácies orgânica em rochas do Paleozóico Superior da bacia do Paraná, sul do Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 338 p.
- Mendonça Filho, J.G.; Carvalho, M.A. & Menezes, T.R. 2002. Palinofácies: In: T.L. Dutra (ed.) *Técnicas e procedimentos de trabalho com fósseis e formas modernas comparativas*, Editora Unisinos, p. 20-24.
- Menezes, T.R.; Mendonça Filho, J.G.; Araújo, C.V.; Souza, I.V.A.F. & Mendonça, J.O. 2008. Facies Orgânica: conceitos, métodos e estudos de caso na indústria de petróleo. *Revista Brasileira de Geociências*, **38**(2-suplemento):80-96.
- Milani, E.J.; Faccini, U.F.; Scherer, C.M.S.; Araujo, L.M. & Cupertino, J.A. 1998. Sequence stratigraphic hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), Southern Brazil. *Boletim do Instituto de Geociências da USP*, **15**(2):125-173.
- Nichols, D.J. 1995. The role of palynology in palaeoecological analysis of Tertiary coals. *International Journal of Coal Geology*, **28**(2-4):139-159.
- Pfefferkorn, H.W. & Wang, J. 2007. Early Permian coal-forming floras preserved as compressions from the Wuda District (Inner Mongolia, China). *International Journal of Coal Geology*, **69**:90-102.
- Quadros, L.P.; Marques-Toigo, M. & Cazzulo-Klepzig, M. 1995. Catálogo de esporos e pólen fósseis do Paleozóico. *Boletim de Geociências da Petrobrás*, **9**(1):1-151.
- Ribeiro, G.V.B.; Freitas, J.T.R. & Souza, R. 1987. Correlação entre três bacias carboníferas do Paleoval Leão-Mariana-Pimentel (RS). In: SIMPÓSIO SUL-BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 3, 1987. *Actas*, Curitiba, p. 335-350.
- Simas, M.W., 2008. *Origem vulcânica para o tonstein da jazida do Faxinal (RS): estudos mineralógicos, petrográficos e de palinofácies*. Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 117 p.
- Staplin, F.L. 1969. Sedimentary organic matter, organic metamorphism and oil and gas occurrences. *Bulletin Canadian Petrography Geology*, **17**:47-66.
- Teichmüller, M. 1962. Die Genese der Kohle. In: CONGRÉS INTERNATIONAL DE STRATIGRAPHIE ET GÉOLOGIE

- DU CARBONIFÉRE, 4, 1959. *Proceedings*, Herrlen, v. 3, p. 699-722.
- Traverse, A. 1955. Occurrence of the oil-forming alga *Botryococcus* in lignites and other Tertiary sediments. *Micropaleontology*, **1**(4):343-350.
- Traverse, A. 1994. *Sedimentation of organic particles*. Cambridge, Cambridge University Press, 544 p.
- Tyson, R.V. 1995. *Sedimentary organic matter: organic facies and palynofacies*. London, Chapman & Hall, 614 p.
- Williams, G.L. 1992. Palynology as a palaeoenvironmental indicator in the Brent Group, Northern, North Sea. *In*: A.C. Morton; R.S. Haszeldine, R.S.; M.R. Giles & S. Brown (eds.) *Geology of the Brent Group*, Geological Society of London, Special Publication, **61**:203-212.
- Whitaker, M.F. 1984. The usage of palynology in the definition of Troll Field geology. *In*: OFFSHORE NORTHERN SEAS CONFERENCE AND EXHIBITION, 6, 1984. *Proceedings*, Stavanger, Norsk Petroleumsforening, Paper G6, 44 p.

Received in May, 2009; accepted in October, 2009.

ANEXO C – Certificado de apresentação oral PALEO RS 2009

“A tafoflora da jazida de carvão do Faxinal: concepções sobre o processo tafonômico (Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná, RS)”



Ministério da Educação
Universidade Federal de Santa Maria
Centro de Ciências Naturais e Exatas



CERTIFICADO

Certificamos que o trabalho

A tafoflora da jazida de carvão do Faxinal: concepções sobre o processo tafonômico (Fm. Rio Bonito, Bacia do Paraná, RS)

de autoria de **Isabela Degani Schmidt, Tatiana Pastro Bardola & Margot Guerra-Sommer**, foi apresentado na PALEO RS 2009, promovido pela Sociedade Brasileira de Paleontologia, realizado no Centro de Apoio à Pesquisa Paleontológica da Quarta Colônia, de 03 a 05 de dezembro de 2009.

São João do Polêsine, 05 de dezembro de 2009.

2009



Comissão Organizadora

ANEXO D – Resumo publicado PALEO RS 2009

“A tafoflora da jazida de carvão do Faxinal: concepções sobre o processo tafonômico (Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná, RS)”

SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA
NÚCLEO RIO GRANDE DO SUL

PALEO 2009

Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia

03 a 05 de dezembro de 2009

São João do Polêsine, RS

RESUMOS E PROGRAMAÇÃO

EDITORES

Alcemar Rodrigues Martello

Carla Bender Kotzian

São João do Polêsine, RS

A tafloflora da jazida de carvão do Faxinal: concepções sobre o processo tafonômico (Formação Rio Bonito, Bacia do Paraná, RS)

ISABELA DEGANI-SCHMIDT*
 PPG em Geociências, UFRGS, RS, degani.schmidt@ufrgs.br
 TATIANA PASTRO BARDOLA**
 Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, tatiana.bardola@ufrgs.br
 MARGOT GUERRA-SOMMER
 PPG em Geociências, UFRGS, RS, margot.sommer@ufrgs.br

A paleoflora preservada em um nível de argilito de aproximadamente 10 cm de espessura, intercalado a uma camada de carvão na jazida do Faxinal, Arroio dos Ratos, RS (Permiano Inferior da Bacia do Paraná), é composta majoritariamente por folhas, estruturas reprodutivas e sementes de glossopterídeas e folhas de cordaites. Fragmentos de frondes filicóides estéreis, correspondentes exclusivamente a *Sphenopteris*, ocorrem em baixa representatividade. Estudos prévios aceitavam uma origem detritica para esta camada de argila, então designada como *stratotonstein*. Com base nesta interpretação, uma origem hipoautóctone associada à lenta sedimentação em ambiente límico, foi proposta para a deposição horizontal e densamente empacotada das lâminas foliares. Todavia, estudos recentes comprovaram uma origem vulcânica para esse *tonstein*, modificando radicalmente a concepção sobre o processo tafonômico responsável pela excelente preservação da paleoflora. Dessa forma, o espectro composicional e a paleossucessão passam a ser explicados por processo parautóctone ocorrido em um estreito intervalo de tempo, considerado geologicamente instantâneo, em ambiente relacionado à deposição de cinza vulcânica. Devido à rapidez e extensão do mecanismo deposicional, eventos de dispersão de cinzas vulcânicas por via aérea constituem-se em peculiares processos sedimentares. Para a paleoflora geradora de turfa na jazida do Faxinal, esses efeitos originaram uma sucessão densa e horizontalizada de compressões foliares de plantas arborescentes que corresponderiam ao estrato superior (*Glossopteris* spp. e *Rufloia* sp.) dispostas principalmente na base do *tonstein*. Por outro lado, ramos muito delicados de frondes de *Sphenopteris* spp., que corresponderiam ao estrato herbáceo, ocorrem raramente, associados às porções superiores do *tonstein*. Processo semelhante é inferido em tafloflora incluída em tufos vulcânicos no Permiano Inferior da Mongólia, comparável ao processo de deposição de fragmentos vegetais a partir da precipitação de cinzas provenientes de atividade vulcânica no México (El Chichón). [Projeto Universal CNPq nº 471845/2007-8; *bolsista pós-graduação CNPq; **bolsista IC/CNPq].

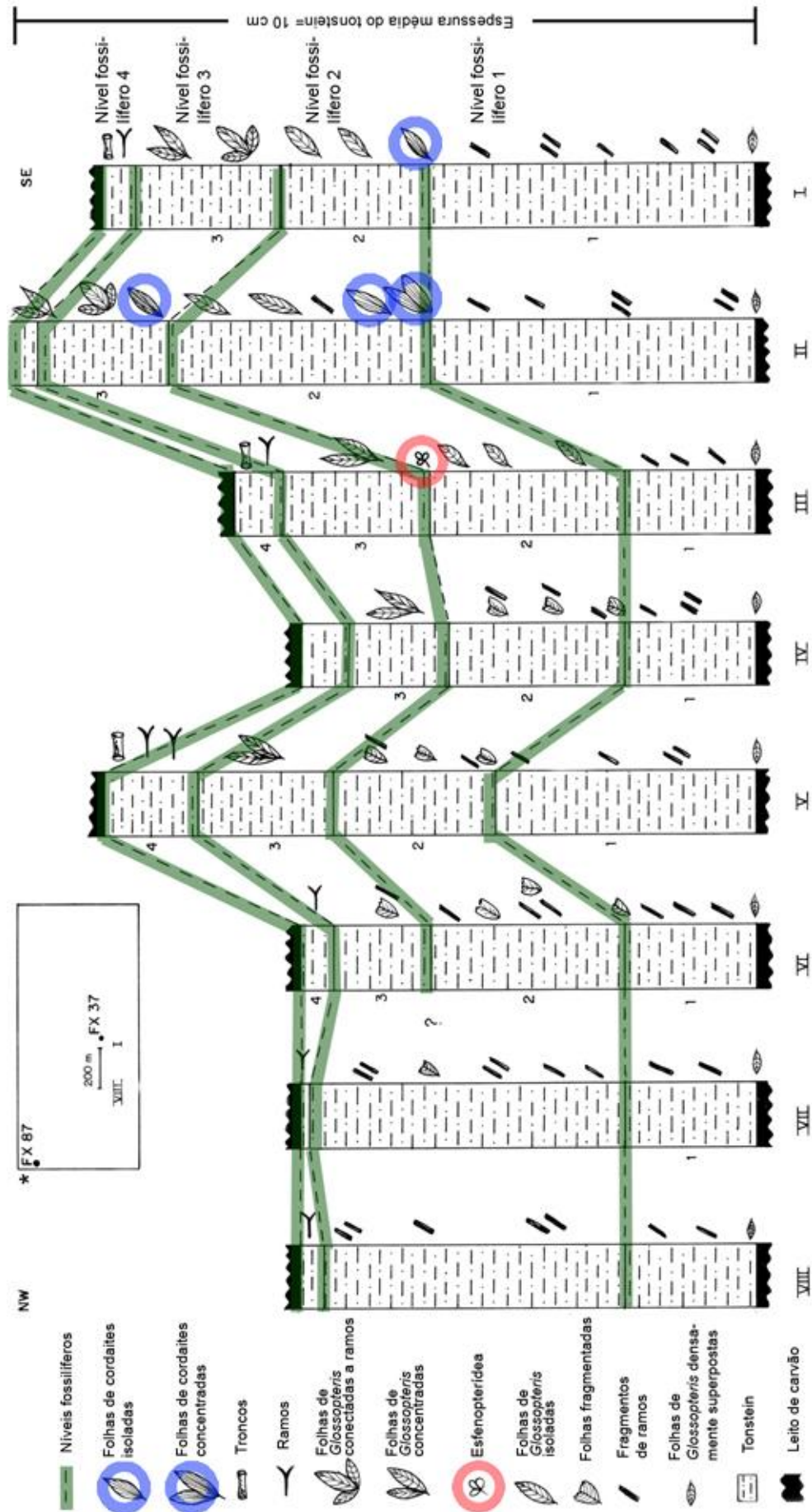
Resultados preliminares sobre os lenhos fósseis gimnospérmicos do afloramento Água Boa, município de São Pedro do Sul, RS, Triássico Superior

TATIANA PASTRO BARDOLA*
 Depto. Paleontologia e Estratigrafia, IG/UFRGS, RS, tatiana.bardola@ufrgs.br
 ISABELA DEGANI-SCHMIDT**
 PPG em Geociências, UFRGS, RS, degani.schmidt@ufrgs.br
 MARGOT GUERRA-SOMMER
 PPG em Geociências, UFRGS, RS, margot.sommer@ufrgs.br
 ÀTILA AUGUSTO STOCK DA ROSA
 Depto. de Geociências, UFSM, RS, atiladarosa@yahoo.com

É caracterizada neste estudo uma associação de lenhos fósseis provenientes do afloramento Água Boa, localizado no município de São Pedro do Sul, RS, incluído no Triássico Superior, Sequência Santa Maria 3 da Supersequência Santa Maria, Bacia do Paraná. A abundante associação provém de nível arenítico exposto quando do corte de uma estrada. Foram selecionados 31 fragmentos com altura variando de 5 a 58 cm e diâmetro de 10 a 38 cm, todos compreendendo apenas xilema secundário. Após laminação a amostragem foi reduzida para 16 espécimes, dada à intensa recristalização ocorrente na maioria dos espécimes. A análise anatômica permitiu identificar três espécimes da morfoespécie *Baieroxylon cicatricum*. Os demais espécimes, todos gimnospérmicos, foram identificados como xilotipos, dada a não preservação integral de características que determinam morfotaxons mesozóicos. As características que distinguem os diferentes morfotipos são: Xilotipo 1 (semelhante à *Prototaxoxylon*): pontoações araucarianas predominantemente bisseriadas; Xilotipo 2 (semelhante à *Baieroxylon*): terminações dos traqueídeos do xilema secundário em forma de cotovelo (ausência de cicatrizes em forma de olhos o que impede a designação como *B.cicatricum*); Xilotipo 3 (similares a *Metapodocarpoxylon*): traqueídeos septados; Xilotipo 4 (características semelhantes à

ANEXO E - Perfil paleoecológico do tonstein da jazida do Faxinal

Distância média de 25 m entre as parcelas em uma transecção de 200 m. *Localização e orientação da transecção de acordo com os pontos de prospecção da COPELMI. Destaque em azul: cordaitaleanas ocupando nicho específico; destaque em vermelho: esfenopterídea indica o nível de preservação do estrato herbáceo (modificado de Guerra-Sommer, 1988).



ANEXO F - Perfil paleoecológico e reconstituição da paleocomunidade

- a) perfil paleoecológico do tonstein da jazida do Faxinal (modificado de Guerra-Sommer, 1988)
- b) seqüência de deposição dos níveis fossilíferos (1- estrato superior, 2- estrato inferior, 3- caules) e correspondência entre a localização dos órgãos vegetais na camada de tonstein e na paleocomunidade
- c) reconstituição esquemática dos estratos superior e herbáceo preservados no tonstein e dos efeitos da deposição de cinza vulcânica na comunidade vegetal

