

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM GEOLOGIA

MÁRIO GILBERTO FERREIRA ESPERANÇA JÚNIOR

**DESENVOLVIMENTO E APLICAÇÃO DE UM MÉTODO DE AQUISIÇÃO
DE DENSIDADES DE VENAÇÃO EM *GLOSSOPTERIS***

PORTO ALEGRE

2019

MÁRIO GILBERTO FERREIRA ESPERANÇA JÚNIOR

**DESENVOLVIMENTO E APLICAÇÃO DE UM MÉTODO DE AQUISIÇÃO
DE DENSIDADES DE VENAÇÃO EM *GLOSSOPTERIS***

Trabalho de Conclusão do Curso de Geologia do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Apresentado na forma de monografia, junto à disciplina Projeto Temático em Geologia III, como requisito parcial para obtenção do grau de Bacharel em Geologia.

Orientadores: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi
Prof. Dra. Gabriela Cybis

PORTO ALEGRE

2019

CIP - Catalogação na Publicação

Esperança Júnior, Mário Gilberto Ferreira
Desenvolvimento e aplicação de um método de
aquisição de densidades de venação em *Glossopteris* /
Mário Gilberto Ferreira Esperança Júnior. -- 2019.
86 f.
Orientadores: Roberto Iannuzzi, Gabriela Bettella
Cybis.

Trabalho de conclusão de curso (Graduação) --
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto
de Geociências, Curso de Geologia, Porto Alegre,
BR-RS, 2019.

1. Gondwana. 2. regressão aplicada. 3.
paleoclimatologia. 4. paleoecologia. 5. Permiano. I.
Iannuzzi, Roberto, orient. II. Cybis, Gabriela
Bettella, orient. III. Título.

AGRADECIMENTOS

O resultado final desse trabalho não seria o mesmo sem a colaboração de diversas pessoas, a quem dedico os meus agradecimentos:

Ao Sr. Luiz Flávio Lopes, pelas excelentes fotografias tiradas das amostras de *Glossopteris* da coleção de paleobotânica da UFRGS;

À Sra. Ivone Cardoso Gonzales e à sua equipe, por separarem inúmeras amostras alocadas na coleção de paleontologia da USP;

À Dra. Rosemarie Rohn e ao Dr. Rodrigo Neregato, pelo envio de fotografias de fósseis da coleção da UNESP;

Ao Me. João Ricetti e à Me. Thamiris Barbosa, pelo envio de fotografias de amostras coletadas no afloramento Itanema;

Ao Dr. Rudolph Serbet, da University of Kansas, por fornecer parte das fotografias de amostras provenientes da Antártida.

À Dra. Karin Goldberg e à Dra. Isabel Montañez, pelo envio de material bibliográfico;

Ao Dr. Paulo Alves de Souza e ao CNPq, pela concessão da bolsa de iniciação científica;

E aos meus orientadores, Dr. Roberto Iannuzzi e Dra. Gabriela Cybis, por toda a orientação dada.

RESUMO

As folhas assinaladas no gênero *Glossopteris* constituem o elemento florístico dominante nas floras permianas do Gondwana, sendo encontradas em depósitos sedimentares da América do Sul, África, Índia, Austrália e Antártida. Por serem abundantes, essas folhas permitem investigar condições paleoambientais e paleoecológicas de forma sistemática através de variáveis filogeneticamente dependentes. Esse é o caso da densidade de venação, que embora sua obtenção seja demorada, possui potencial interpretativo ainda pouco explorado. Dessa forma, este trabalho visa o desenvolvimento e aplicação de um método rápido de estimação da densidade de venação das folhas *Glossopteris*, a fim de utilizá-la para inferir condições paleoclimáticas e paleoambientais. Para tanto, modelos foram avaliados em relação à precisão e acurácia, sendo que os de melhor ajuste e parcimônia foram selecionados. Com isso, compararam-se os dados mutuamente em relação à localização e idade relativa dos fósseis, associando-os às interpretações paleoambientais previamente existentes para o Gondwana. Assim, a variação observada nas densidades de venação foi compatível aos modelos paleoclimáticos elaborados para o Permiano, sendo provavelmente o reflexo dos regimes hidrológicos presentes nos habitats ocupados pelas *Glossopteris* ao longo desse período.

Palavras-chave: Gondwana, regressão aplicada, paleoclimatologia, paleoecologia, Permiano.

ABSTRACT

The leaves classified as genus *Glossopteris* are the major component of Permian flora of Gondwana, which are found in sedimentary sequences of South America, Africa, India, Australia and Antarctica. Because they are common, such leaves allow us to determine palaeoenvironmental and palaeoecological conditions systematically through phylogenetically dependent variables. It is the case of vein density, that although it is time-consuming to obtain, it has untapped interpretive potential. Thus, this work aims to develop and apply a fast prediction method of vein density applicable to *Glossopteris* leaves, which can be used to infer palaeoclimatic and palaeoenvironmental conditions. For this, model precision and accuracy were evaluated, and the fittest and parsimonious ones were selected. In this way, the data were mutually compared with respect to their localization and age, associating the fossils with the palaeoenvironmental interpretations of Gondwana. Thereby, the observed venation density variation was consistent with Permian climate model, which is probably a consequence of water availability in *Glossopteris*-occupied habitats throughout this period.

Key words: Gondwana, applied regression, palaeoclimatology, palaeoecology, Permian.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Curva da temperatura média global para o Fanerozoico.....	10
Figura 2: Amplitude estratigráfica do gênero <i>Glossopteris</i>	11
Figura 3: Localização geográfica da área de estudo.....	13
Figura 4: Bacias em que afloram rochas permianas nas localidades estudadas	14
Figura 5: Diagrama de equilíbrio de argilominerais.....	21
Figura 6: Análise de correspondência canônica de diferentes biomas	29
Figura 7: Distribuição atual de alguns <i>taxa</i> e sua morfologia foliar	31
Figura 8: Os dois fatores decisivos na assimilação durante a fotossíntese.....	33
Figura 9: A contribuição da densidade de venação na condutância foliar	35
Figura 10: Arquitetura foliar das <i>Glossopteris</i> e as áreas de obtenção da densidade.....	37
Figura 11: Distribuição paleogeográfica do gênero <i>Glossopteris</i>	38
Figura 12: Desenvolvimento dos modelos por <i>backward elimination</i>	44
Figura 13: Análise gráfica dos resíduos dos modelos selecionados.....	47
Figura 14: Relação entre os preditores e intervalos de confiança para a resposta média.....	48
Figura 15: Distribuições das densidades de venação.....	51
Figura 16: Histograma empilhado das densidades de nervação estimadas	52
Figura 17: Correlação litoestratigráfica entre as unidades da área estudada.....	55
Figura 18: Distribuição paleogeográfica das principais litologias sensíveis à precipitação.....	56
Figura 19: Interpretação paleoclimática/paleoambiental para o Wordiano e Sakmariano	57
Figura 20: Paleogeografia do Gondwana e as densidades médias de nervação	63

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Formações permianas de algumas bacias indianas.....	14
Tabela 2: Litoestratigrafia esquemática da Bacia do Paraná.....	16
Tabela 3: Litoestratigrafia simplificada das Montanhas Transantárticas.	17
Tabela 4: Esquema simplificado das unidades da Bacia de Bowen.	18
Tabela 5: Padrões da vegetação, intemperismo, erosão e sedimentação.....	20
Tabela 6: Amostras de <i>Glossopteris</i> utilizados no presente estudo.....	41
Tabela 7: Modelos de partida para o procedimento de <i>stepwise regression</i>	41
Tabela 8: Valores p na análise dos resíduos, AIC e R ²	44
Tabela 9: Valores p na análise dos resíduos, AIC e R ² considerando-se uma intersecção.....	45
Tabela 10: Análise de variância dos modelos selecionados	45
Tabela 11: Coeficientes numéricos dos modelos selecionados	46
Tabela 12: Parâmetros de distribuição em relação à densidade de venação estimada.	49
Tabela 13: Homogeneidade das variâncias em quatro conjunto de comparações.....	49
Tabela 14: Análise de variância dos quatro conjuntos de comparação	50
Tabela 15: Probabilidade de significância nas comparações múltiplas.....	50
Tabela 16: Interpretação paleoclimática para a Índia.....	58
Tabela 17: Interpretações já publicadas.....	61

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

AIC – Critério de Informação de Akaike

CIA – Índice Químico de Alteração

DV – Densidade de Venação

EP – Erro-padrão

Fm - Formação

gl – Graus de Liberdade

Gr - Grupo

IC – Intervalo de Confiança

k – Número de termos

MQ – Média dos quadrados

n – número amostral

OLS – Mínimos Quadrados Ordinários

PMA – Precipitação Média Anual

SQ – Soma dos quadrados

TMA – Temperatura Média Anual

WLS – Mínimos Quadrados Ponderados

SUMÁRIO

1. Introdução.....	10
1.1. Objetivos e metas.....	12
1.2. Litoestratigrafia da área de estudo.....	13
2. Estado da arte.....	18
2.1. Indicadores indiretos de umidade no tempo profundo.....	18
2.1.1. Indicadores qualitativos.....	20
2.1.2. Indicadores quantitativos.....	26
2.2 Indicadores da vegetação.....	29
2.2.1. Coleta da densidade de venação.....	35
2.3. O gênero <i>Glossopteris</i>	38
3. Materiais.....	40
4. Metodologia.....	40
5. Resultados.....	43
6. Discussão.....	45
6.1. Modelagem e comparação múltipla.....	45
6.2. A evolução paleoambiental das áreas de estudo e a variação na densidade de venação das <i>Glossopteris</i>	54
6.3. Implicações paleoecológicas e comparação com outros trabalhos.....	61
7. Considerações finais.....	64
Referências.....	65
Glossário.....	83
Anexos.....	86

1. Introdução

O clima pode ser entendido pela sucessão de estados da atmosfera a longo prazo, que é influenciado pelos processos que ocorrem na litosfera, hidrosfera, criosfera, e biosfera. Por consequência, variações nesses componentes no decorrer do tempo geológico induzem mudanças climáticas, causadas, por exemplo, por alterações no padrão de circulação da atmosfera e dos oceanos, emissão de partículas vulcânicas e pela deriva continental. Fontes externas que interferem no clima incluem a variação da órbita da Terra e da alterações da atividade solar (Cronin, 1999, p. 6). Dessa forma, o clima pode ser considerado um elemento dinâmico ao longo do tempo geológico, o que resulta em fases de glaciação e frio extremo intercalados por períodos quentes e áridos (Fig. 1). Esse padrão é demonstrado por evidências litológicas e biológicas, comparando dados de sítios individuais com ambientes modernos análogos (Frakes *et al.*, 1992, p. 3). Além disso, tais variações controlam a migração de biotas e influenciam em processos microevolutivos e em casos extremos obrigam à reestruturação de ecossistemas e mais pontualmente levam a extinções em massa (Harper, 2009). No caso das plantas, tanto temperatura quanto disponibilidade de água interferem diretamente no crescimento vegetal, e por isso, é possível reconstruir condições paleoambientais baseando-se em fósseis vegetais (Iannuzzi & Vieira, 2005).

Um período muito interessante para os estudos paleoclimáticos é o Permiano, devido à alta variação da temperatura média global e dos regimes hidrológicos em um intervalo de tempo relativamente curto. No Pennsylvaniano é reconhecido o intervalo glacial mais longo do Fanerozoico (Montañez & Pulsen, 2013), o qual se estendeu pelo Cisuraliano, estabelecendo uma fase de milhões de anos sob condições de *icehouse*. Porém, ao final do Permiano, as

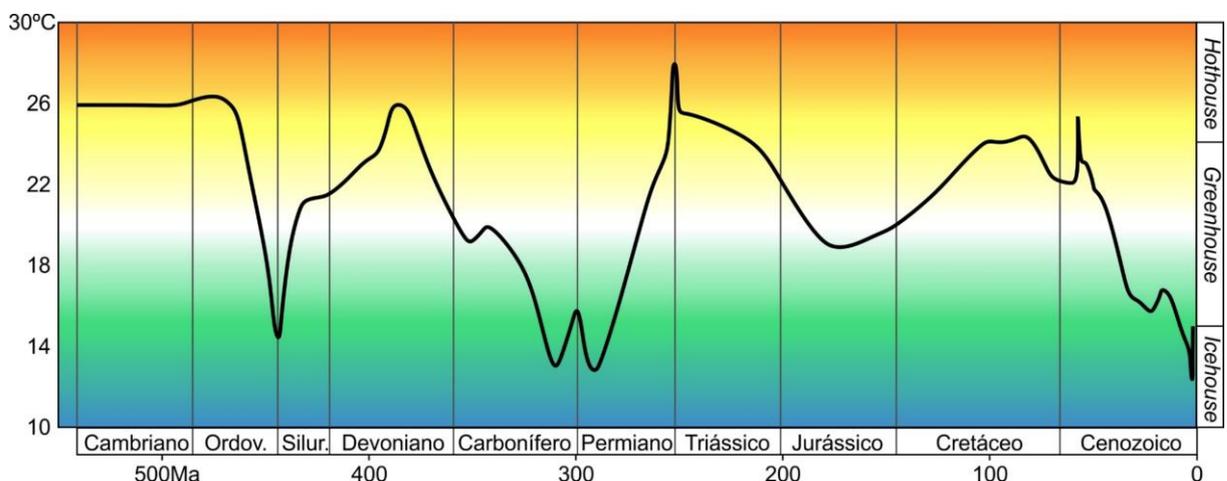


Figura 1: Curva da temperatura média global para o Fanerozoico. Adaptado de Scotese (2016).

evidências já apontam para o estabelecimento de uma fase de *hothouse* que se estendeu até a Era Mesozoica (Fig. 1). A elevação do nível de gás carbônico e metano atmosférico é considerada como precursora dessa variação térmica, o que ocasionou na sucessão de diversos tipos de floras ao longo do Permiano (Retallack, 2013). Nesse período, as massas continentais estavam unidas formando o supercontinente Pangeia, o que propiciou a migração de populações vegetais ao longo de extensas áreas. Devido a isso, plantas fossilizadas, identificadas nos depósitos permianos do Brasil, são também encontrados no sul da África, na Índia, Austrália e na Antártida. Nesse contexto, destacam-se as folhas classificadas no gênero *Glossopteris* Brongniart 1828 por serem abundantes em todas as bacias gonduânicas, apresentando uma amplitude estratigráfica do Asseliano ao Induano (Fig. 2). Em razão da alta frequência e boa distribuição espacial e temporal, essas folhas fósseis possuem alto potencial em estudos paleoambientais, paleoecológicos e paleoclimáticos.

Embora folhas fossilizadas sejam constantemente utilizadas em interpretações paleoambientais, infelizmente o estado fragmentado o qual muitas vezes são encontradas limita o seu aproveitamento. Em contrapartida, algumas características das folhas são pouco dependentes da fração preservada, e esse é o caso da densidade de venação. A densidade de

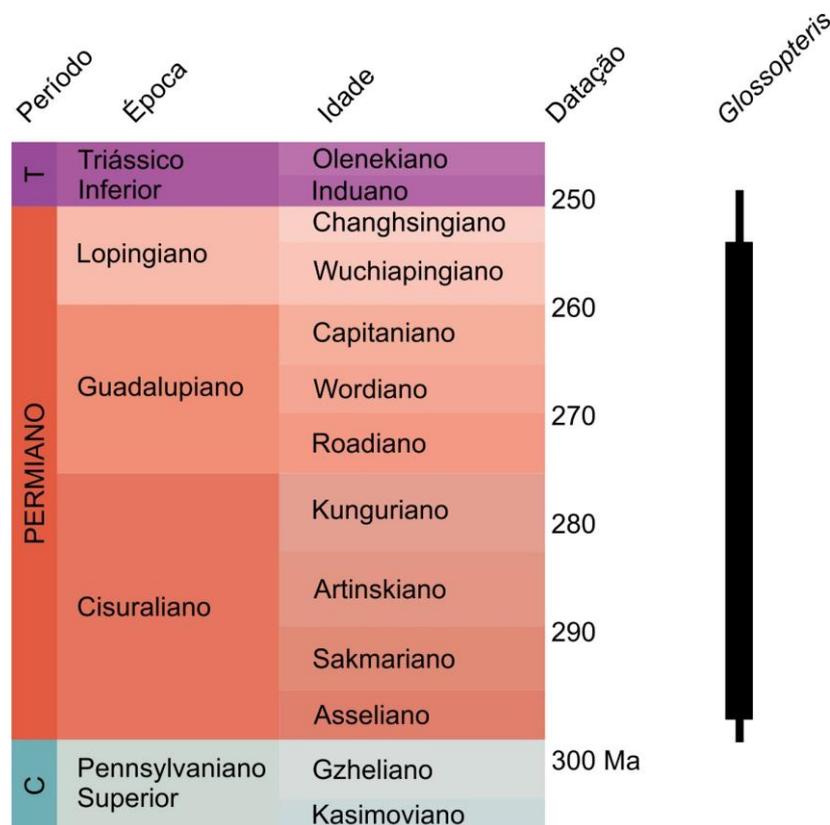


Figura 2: Amplitude estratigráfica do gênero *Glossopteris*. O segmento de maior espessura indica maior abundância. C: Carbonífero; T: Triássico. Baseado em IUGS (2019).

venação é uma variável quantificável, filogeneticamente dependente, que responde principalmente à disponibilidade de água do habitat em que a planta cresceu (umidade atmosférica e edáfica), sendo também influenciada pela temperatura, composição pedológica e incidência de luz (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001). Na última década, o conhecimento a respeito do comportamento fisiológico dessa variável em diferentes biomas tem crescido muito, porém sua aplicação em reconstruções paleoambientais ainda é muito baixa. No caso das folhas *Glossopteris*, até então há somente um trabalho em que houve tentativa de vincular essa variável ao clima de forma sistemática. Uma questão importante é que atualmente existe mais de uma metodologia proposta para se obter o valor da densidade de venação, mas há pouca discussão sobre qual seria mais adequada e quais seriam as limitações de cada uma delas. Cabe ressaltar que tais procedimentos muitas vezes são dispendiosos ou ineficientes.

1.1. Objetivos e metas

O objetivo principal do presente estudo é desenvolver um método prático, rápido e eficiente de estimação da densidade de venação das folhas *Glossopteris*, e inferir condições paleoambientais em mega-escala a partir da aplicação do método proposto, comparando esses resultados com as interpretações paleoclimáticas já publicadas para o Permiano do Gondwana. Para tanto, foi necessário:

- Estabelecer um banco de densidades de venação grande o suficiente a partir de amostras de diferentes localidades, bacias, continentes e idades;
- Selecionar as variáveis preditoras e construir diferentes modelos de inferência;
- Comparar os valores reais de densidade de venação com as estimativas, a fim de determinar quais modelos são os mais precisos e acurados;
- Deduzir variações climáticas a partir das densidades calculadas, e verificar se as interpretações obtidas para cada bacia sedimentar são coerentes aos indicadores de paleoclimáticos existentes no Gondwana.

O objetivo secundário é identificar padrões paleoecológicos para o gênero *Glossopteris* através dos dados adquiridos.

1.2. Litoestratigrafia da área de estudo

Para alcançar os objetivos propostos, analisaram-se amostras de *Glossopteris* provenientes de depósitos sedimentares da Índia, Brasil (Bacia do Paraná), Austrália (Bacia de Bowen) e Antártida (Fig. 3 e 4). O texto seguinte descreve resumidamente a evolução litoestratigráfica de cada uma dessas áreas do Asseliano ao Induano.

Bacias gonduânicas indianas - No final do Paleozoico, a Placa Indiana foi submetida ao regime tectônico de extensão, o que resultou na reativação de falhas e zonas de cisalhamento pré-cambrianas. Como consequência da subsidência dos blocos cratônicos, surgiram depressões alongadas manifestadas por grabens e meio-grabens (Valdiya, 2016, p. 413). Nestas depressões, depositaram-se sedimentos glaciais, fluviais, aluviais, lacustres e deltaicos, do Permiano ao Cretáceo, formando um conjunto de pequenas bacias individualizadas (Tab. 1). Os estratos permianos mais antigos da Índia são representados por uma unidade glaciogênica reconhecida

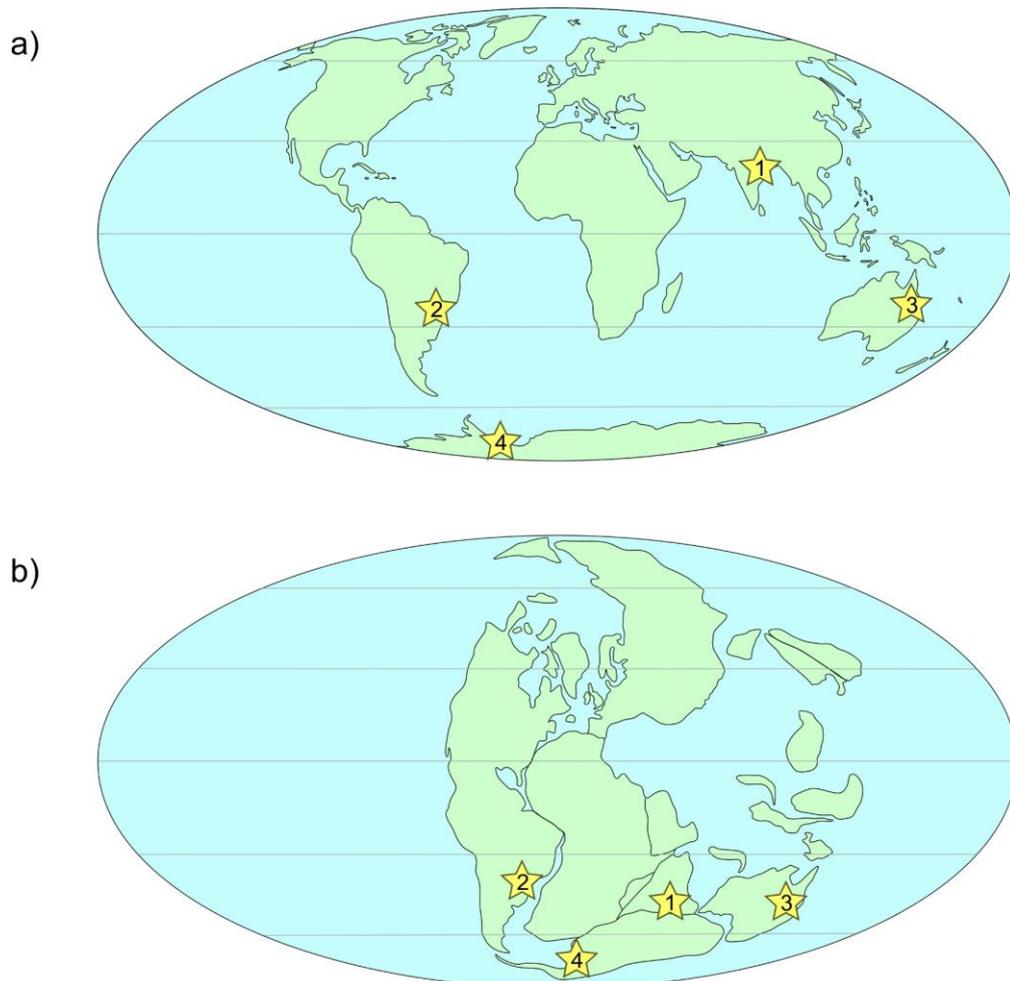


Figura 3: Localização geográfica da área de estudo. a) localização atual; b) localização no Permiano. Legenda: 1 - bacias gonduânicas indianas; 2 - Bacia do Paraná; 3 - Bacia de Bowen; 4 - Montanhas Transantárticas.

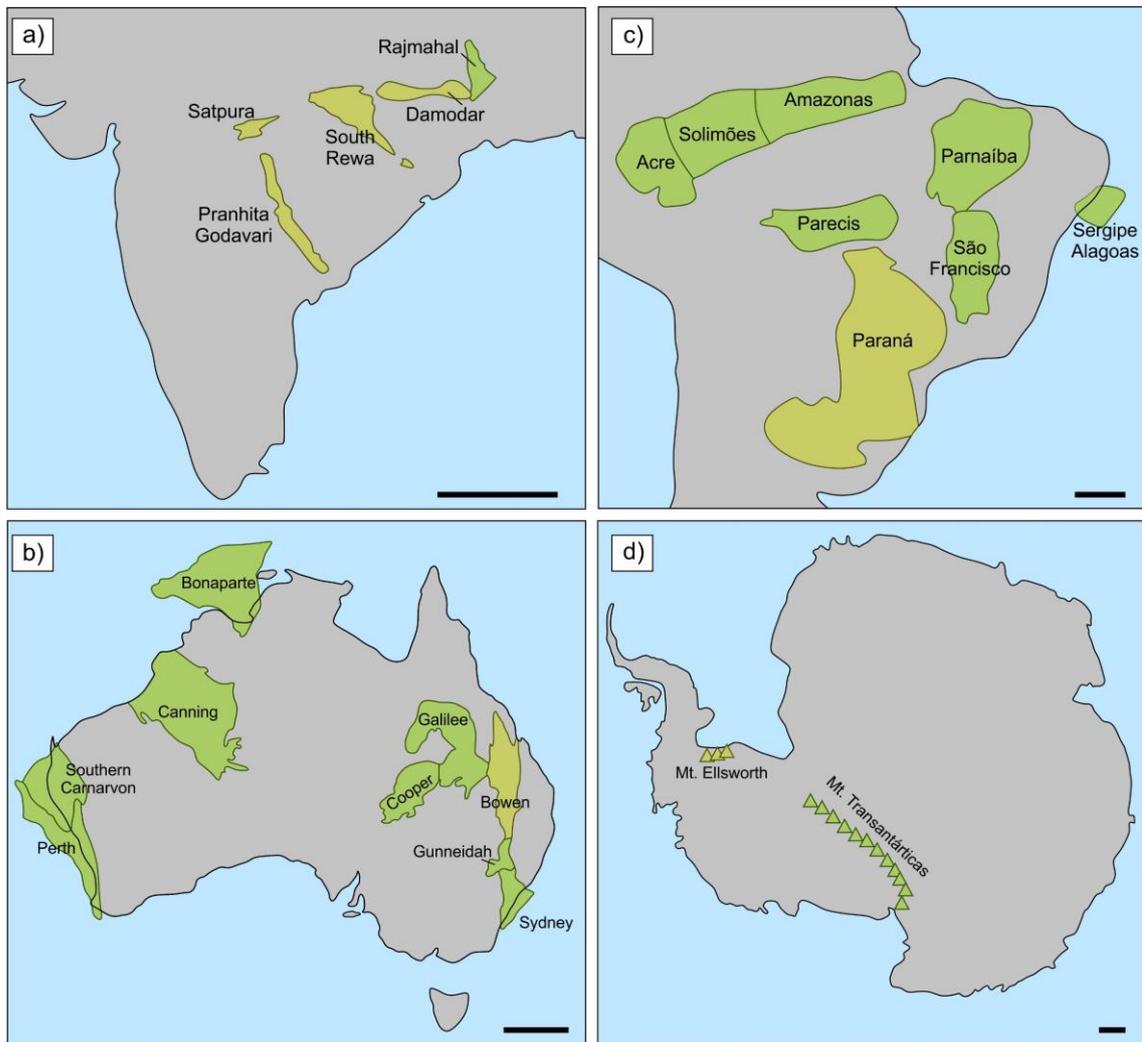


Figura 4: Bacias em que afloram rochas permianas nas localidades estudadas (em amarelo). Barra = 500km.

Tabela 1: Formações permianas de algumas bacias indianas. Me.: Measures; Golla.: Gollapalli; Yerra.: Yerrapalli; Chi.: Chintalapudi. Modificado de Valdiya (2016, p. 418).

Idade	Bacias			
	Damodar	Son-Mahanadi	Satpura	Pranhita-Godavari
T. Inferior	Panchet		Pachmarhi	Gollapalli/Yerrapalli
P. superior	Raniganj	Kamthi	Bijori	Kamthi/Chintalapudi
P. médio	Kulti		Motur	Kundaram
Permiano inferior	Barakar	Barakar	Barakar	Barakar
	Karharbari	Umaria	Karharbari	
	Talchir	Talchir	Talchir	Talchir

em todas as bacias, conhecida por Formação Talchir, que aflora como diamictitos, ritmitos, conglomerados, arenitos, siltitos e folhelhos (Casshyap & Qidwai, 1974). Já na Formação Karharbari, sobreposta a Talchir, afloram conglomerados e arenitos em depósitos de canais fluviais coalescentes e em leques aluviais, além de folhelhos carbonáticos e carvões (Casshyap & Tewari, 1987; Bhattacharya *et al.*, 2005). Um padrão similar está presente na Formação Barakar, a qual é interpretada como ambiente fluvial entrelaçado transicionando para rios meandantes com planícies de inundações extensas, além de lagos e pântanos ricos em carvões betuminosos (Veevers & Tewari, 1995). Acima da Formação Barakar, depositaram-se os sedimentos de Barren Measures (Fm. Kulti), que consistem em arenitos fluviais intercalados por folhelhos depositados nas planícies de inundação (Dasgupta, 2005). Nas bacia de Satpura, afloram as rochas da Formação Motur, que compreendem lamitos avermelhados e nódulos calcários adjacentes a canais de rios anastomosados preenchidos por arenitos (Casshyap & Tewari, 2001; Ray & Chakraborty, 2002). A Formação Raniganj ocorre no topo da sequência permiana, caracterizada por sedimentos lacustres, fluviais e deltaicos, o que inclui paleossolos hidromórficos, arenitos com estratificações swaley e hummocky, além de wave ripples (Chakraborty & Sarkar, 2005). Adjacente a esta, a Formação Kamthi consiste em arenitos argilosos avermelhados e conglomerados, intercalados com folhelhos vermelhos (Chandra & Chandra, 1987). Por fim, a primeira unidade triássica é representada pela Formação Panchet, constituída por arenitos feldspáticos, folhelhos esverdeados e argilitos avermelhados, o que é interpretado como um depósito de rio entrelaçado (Veevers & Tewari, 1995). Esta última formação tem sua idade ainda discutida, sendo posicionada no início do Triássico devido ao seu conteúdo palinológico e ocorrência de macrofósseis vegetais tipicamente triássicos, como as folhas *Dicroidium*. No entanto, o achado de Schneebeli-Hermann *et al.* (2015) de cutículas destas folhas no Paquistão em rochas permianas, bem como a presença de uma excursão negativa de $\delta^{13}\text{C}$ correlacionável com depósitos indianos, constata que a base da Formação Panchet pode estar abaixo do limite P-T, o que restringiria a ocorrência do gênero *Glossopteris* ao Permiano.

Bacia do Paraná - Na Bacia do Paraná (Tab. 2), as rochas permianas mais antigas compreendem principalmente depósitos glaciais do Grupo Itararé, correspondendo a diamictitos, arenitos, ritmitos, lamitos, folhelhos, conglomerados e carvões. A Formação Rio Bonito, sobreposta às rochas glaciais, contém carvões, arenitos e lamitos, formados em ambiente flúvio-deltaico, lacustre e marinho. Da metade do Cisuraliano ao Guadalupiano predominam sistemas marinhos com sequências de lamitos, arenitos com estratificação hummocky, conglomerados, folhelhos

carbonosos, além de rochas carbonáticas. Já no final do Guadalupiano, retorna a sedimentação continental, representada por lamitos e arenitos da Formação Rio do Rasto, a qual é interpretada como ambiente lacustre, fluvial, deltaico e eólico (Holz *et al.*, 2010). Acima dessas sequências afloram as rochas da Formação Sanga do Cabral, a qual é composta por conglomerados e arenitos de canais fluviais não-confinados, além de lamitos laminados de origem lacustre (Zerfass *et al.*, 2003). A idade dessa última unidade é referida como Triássico Inferior, porém sem consenso.

Tabela 2: Litoestratigrafia esquemática da Bacia do Paraná. Baseado em Holz *et al.* (2010) e Rapalini *et al.* (2006).

Idade	Borda sul	Borda leste	Borda oeste
Tr. Inferior	Fm. Sanga do Cabral	Fm. Piramboia	
Lopingiano	Fm. Rio do Rasto	Fm. Rio do Rasto	Gr. Independencia
Guadalupiano	Fm. Teresina	Fm. Corumbataí	
Cisuraliano	Fm. Serra Alta Fm. Irati Fm. Palermo Fm. Rio Bonito Fm. Rio do Sul	Fm. Irati Fm. Tatuí Fm. Taciba	Fm. Coronel Oviedo

Antártida - Nas Montanhas Transantárticas, no oeste da Antártida, a sedimentação permiana é evidenciada pelo Grupo Victoria, a qual se estende até o Triássico (Tab. 3). Os depósitos do início do Permiano estão incluídos na Formação Pagoda, de origem glacial, representada por tilitos intercalados por folhelhos e arenitos que preenchem antigos canais fluviais. Essas rochas são sobrepostas pela Formação Mackellar, constituída por folhelhos marinhos negros, além de siltitos e arenitos finos com cimentação clorítica e por vezes calcítica, essas interpretadas como ambiente fluvial. Essa formação dá lugar a arenitos feldspáticos da Formação Fairchild, depositados em antigos rios entrelaçados. Posteriormente registram-se os sedimentos da Formação Buckley, que se estendeu desde o Permiano inferior até o Permiano superior, na forma de camadas de arenitos maciços, lamitos carbonosos, carvões e lentes de conglomerados, desenvolvidos nos ambientes fluvial meandrante e lacustre (Barrett *et al.*, 1986, p. 355-399, 415). A Formação Polarstar é correlacionada a essa última unidade e possui sedimentação deltaica, que incluem argilitos laminados e arenitos finos sobrepostos por camadas de carvão, as quais são intercaladas por siltitos e argilitos carbonáticos que possuem gretas de

ressecamento (Collinson *et al.*, 1992). Acima da Formação Buckley estão os arenitos e lamitos da Formação Fremouw (Triássico Inferior), que indicam uma antiga planície aluvial. Soleiras de diabásio do Grupo Ferrar, de idade jurássica, intrudem as unidades supracitadas, ocasionando metamorfismo localizado com conseqüente cristalização de zeolitas, prehnita e albita nas rochas sedimentares (Barrett *et al.*, 1986, p. 355-399, 415). As demais formações triássicas do Grupo Victoria estão fora do intervalo estudado.

Austrália - Localizada no leste da Austrália, a Bacia de Bowen compreende seqüências sedimentares datadas do Permiano e do Triássico (Tab. 4), incluindo seqüências vulcânicas e sedimentares pouco espessas pré-permianas. O início da sedimentação permiana ocorreu em um contexto extensional, com o desenvolvimento de sistemas flúvio-glaciais em meio-grabens registrados no Conglomerado Youlambie. Concomitantemente, tem-se sedimentação por arenitos, siltitos, folhelhos, carvões, conglomerados e tufos da unidade Reids Dome Beds, de origem predominantemente fluvial e lacustre. Essa última é correlacionada às unidades Carmila Beds e Grupo Lizzie Creek que afloram no norte da bacia, que consistem em rochas vulcânicas, conglomerados, arenitos e calcários. A fase *rift* foi sucedida por subsidência termal na bacia, acompanhada pela sedimentação do Grupo Back Creek predominantemente marinha, estendendo-se no final do Cisuraliano ao início do Lopingiano. Tais rochas marinhas são intercaladas com depósitos deltaicos (Arenito Aldebaran), parálcos (Arenito Catherine), lacustres (Collinsville Coal Measures) e fluviais (Arenito Colinlea e Callen Coal Measures) (Dickins & Malone, 1973). No final do Permiano, são identificados arenitos intercalados por lamitos, siltitos e carvões da Formação Bandanna, além de lamitos carbonáticos, arenitos feldspáticos, folhelhos e carvões de Baralaba Coal Measures, ambas unidades de origem fluvial-deltaica inseridas no Grupo Blackwater. Por fim, no Triássico Inferior, registram-se arenitos, siltitos e lamitos do Grupo Rewan, depositados em canais fluviais e planícies de inundação (Brakel *et al.*, 2009).

Tabela 3: Litoestratigrafia simplificada da região das Montanhas Transantárticas.

Intervalo	Montanhas Transantárticas Centrais	Montanhas Ellsworth
Guadalupiano/Lopingiano	Fm. Buckley	Fm. Polarstar
Cisuraliano	Fm. Fairchild Fm. Mackellar Fm. Pagoda	Conglomerado Whiteout

Tabela 4: Esquema simplificado das unidades sedimentares e vulcânicas em quatro localidades da Bacia de Bowen. Baseado em Fielding *et al.* (1997), Brakel *et al.* (2009) e Smith *et al.* (2017). C.M.: Coal Measures. Fol: Folhelho. Vulc: Vulcânicas.

Idade	Denison Trough	Área norte	Taroom Trough	Folded Zone
T. Inferior	Gr. Rewan	Gr. Rewan	Gr. Rewan	Gr. Rewan
Lopingiano	Fm. Bandanna Fm. Burngrove Fol. Black Alley Fm. Peawaddy Arenito Catherine Fm. Ingelara Fm. Freitag	Rangal C.M. Fort Cooper C.M. Moranbah C.M. Fm. Blenheim	Baralaba C.M. Fm. Burunga Fm. Banana Fm. Flat Top Fm. Barfield Fm. Oxtrack	Baralaba C.M Fm. Gylanda Fm. Flat Top Fm. Barfield Fm. Oxtrack
Guadalu- piano	Arenito Aldebaran			
Cisuraliano	Fm. Cattle Creek Reids Dome Beds	Collinsville C.M. Gr. Lizzie Creek	Fm. Buffel Vulc. Camboon	Fm. Tiverton Carmila Beds Gr. Lizzie Creek

2. Estado da arte

2.1. Indicadores indiretos de umidade no tempo profundo

O estudo do clima moderno é realizado através de observações diretas do ambiente, sendo descrito por meio de medidores de temperatura e precipitação da área investigada. Nesses estudos, registros históricos são peças importantes na detecção de mudanças climáticas para os últimos séculos. No entanto, o conhecimento a respeito de climas mais antigos é baseado em indicadores indiretos, uma vez que não é possível mensurar variáveis climáticas de ambientes pretéritos de forma direta. Para tanto, utilizam-se materiais geológicos sensíveis a mudanças ambientais, os quais podem ser divididos em três categorias: litológicos; geoquímicos; e paleontológicos. Sedimentos antigos e fósseis são exemplos de materiais que auxiliam nestas análises, sendo considerados como bons indicadores indiretos de temperatura, precipitação e sazonalidade, além de composição atmosférica, luminosidade, batimetria e salinidade (Gornitz, 2009). A premissa nestes estudos é o uniformitarismo, ou seja, se uma atributo sedimentológico ou biológico varia de acordo com gradientes ambientais no presente, então esta mesma característica deveria possuir sinal análogo no passado.

Os sedimentos são ferramentas importantes nestas análises, pois refletem condições físico-químicas dos processos geradores dos depósitos sedimentares. Os solos, por exemplo, são o produto da ação climática e biológica sobre a litosfera, e sua composição química está diretamente vinculada ao pH e E_h dos processos que atuaram em sua gênese, além da composição da rocha-mãe. No caso dos indicadores pluviométricos, estes podem ser deduzidos a partir da acidez das soluções participantes do processo intempérico. O princípio que vincula a taxa pluviométrica à composição pedológica é que águas meteóricas são caracterizadas por baixos valores de pH, decorrente da presença de ácido carbônico resultante da dissolução do CO_2 atmosférico. Desta maneira, solos desenvolvidos sobre altas taxas de precipitação foram originados em um meio ácido, o que é encontrado, por exemplo, em zonas tropicais. Em latitudes médias, por outro lado, existem regiões desérticas, onde massas de ar secas convergem de zonas de alta pressão atmosférica, impedindo a entrada de umidade. Além disso, também formam-se regiões áridas na face de sota-vento dos orógenos, em que a montanha é uma barreira física para as nuvens de chuva; ou ainda devido à continentalidade, pois massas de ar perdem a umidade antes de chegarem ao interior de continentes amplos em virtude da grande distância em relação à costa. Em ambientes subaquosos destas zonas tipificadas por baixos índices pluviométricos, as águas formam soluções alcalinas responsáveis por precipitar sais cada vez mais insolúveis, à medida que a taxa de evaporação supera a recarga d'água. Assim, tanto em ambientes secos ou úmidos é possível deduzir condições físico-químicas quando o produto destas reações químicas permanece registrado nas rochas, o que permite interpretar condições paleoclimáticas. Este registro pode ser perdido devido à erosão dos depósitos sedimentares ou também pela diagênese intensa. Nesta última situação, os minerais se reequilibram às condições do ambiente diagenético através da compactação e dissolução dos grãos, cimentação dos poros e recristalização (Haldar & Tišljarić, 2014, p. 164), o que pode obliterar informações a respeito do ambiente deposicional.

As distribuições florística e faunística também são materiais que viabilizam estudos associados ao clima. Isto é fundamentado na premissa de que organismos morfológicamente similares devem viver em ambientes semelhantes. Esse princípio pode ser estendido a ambientes pretéritos, ao comparar-se organismos vivos a fósseis possivelmente aparentados (técnica do *parente vivo mais próximo*). Em se tratando de linhagens completamente extintas, este conceito também pode ser aplicado, desde que caracteres morfológicos ou anatômicos sejam convergentes a organismos modernos (análise dos *atributos* ou *traços funcionais*). Este último procedimento parte do princípio de que determinadas feições biológicas são pouco dependentes da posição sistemática, e são resultantes de pressões ecológicas (Violle *et al.*,

2007). Por essas razões, alterações ambientais são acompanhadas pela variação da composição florística e faunística e dos traços funcionais. Logo, a amplitude espacial de ocorrência de organismos e atributos funcionais particulares pode ser entendida como um ambiente em que as condições climáticas são aproximadamente homogêneas, o que pode ser verificado ao longo do tempo geológico. Desta forma, a identificação conjunta de indicadores climáticos possibilita associar grupos fósseis a um paleoambiente específico.

2.1.1. Indicadores qualitativos

Em se tratando de análises paleoclimáticas para o tempo profundo, técnicas semi-quantitativas e qualitativas são predominantes em relação à quantitativas (Mosbrugger & Schilling, 1992). Pela análise qualitativa entende-se a presença e ausência de rochas, minerais ou fósseis sensíveis à variação do clima, especialmente a umidade e a temperatura. Haja vista a existência de diferentes materiais sedimentológicos que levam a considerações quanto ao regime paleoclimático, serão descritos a seguir os principais processos e a interpretação dos indicadores qualitativos mais utilizados para compreensão da umidade de antigos ambientes. Em termos de disponibilidade hídrica, isto inclui a umidade do solo, atmosférica, nível freático ou chuva, desconsiderando-se a precipitação de neve (que é mais sensível à variação térmica). Será dada ênfase àqueles que possibilitam interpretações para o tempo profundo, sendo que os padrões observados nos diferentes regimes de precipitação e principais indicadores litológicos constam na Tabela 5, seguidos pela explanação de cada indicador:

Tabela 5: Padrões da vegetação, intemperismo, erosão e sedimentação para diferentes regimes de precipitação. Adaptado de Cecil (1990).

Variável	Regime de precipitação				
	Tropical	Úmido	Sazonal	Semiárido	Árido
Vegetação	Floresta	Bosque	Pastagem	Estepe	Arbustal
Intemp. químico	Intenso	Moderado	Restrito	Mínimo	Muito baixo
Taxa de erosão	Muito baixa	Baixa	Intensa	Moderada	Restrita
Sedimentação					
Siliciclástica	Restrita	Restrita	Alta	Moderada	Restrita
Não-siliciclástica	Turfeiras	Turfeiras	Turfeiras	Carbonatos	Evaporitos

Argilominerais – O desenvolvimento das argilas é, sobretudo, controlado pela intensidade do intemperismo químico, que está diretamente relacionada ao regime climático vigente. Este tipo de intemperismo é mais bem desenvolvido em regiões chuvosas e quentes, enquanto que o intemperismo físico tem maior ocorrência em zonas secas ou frias (Smoot, 2009). Os argilominerais mais comuns formam-se próximo à superfície acumulando nos solos, durante a diagênese, e também no hidrotermalismo. Após a formação, os cristais podem ser transportados pela água ou vento e sedimentam em corpos d’água de baixo fluxo, como lagos, estuários e no oceano. Em ambientes áridos, onde o intemperismo químico é pouco importante, pode-se encontrar minerais como clorita, illita e paligorsquita, que possuem estabilidade em ambientes alcalinos (Singer & Galan, 1984; Chamley, 1989). Neste caso, não é incomum a associação destas assembleias com calcretes e evaporitos. Por outro lado, em ambientes úmidos, o intemperismo químico mais pronunciado leva à dominância de níveis pedológicos ricos em caulinita (*caulim*), enquanto que a gênese de esmectita é mais importante onde as estações do ano são bem definidas, com uma pronunciada estação seca (Singer, 1984). Nesta situação, as argilas são geradas a partir da instabilidade da assembleia mineral de rochas pré-existentes, as quais cristalizaram em altas temperatura e pressão. Sob as condições atmosféricas, minerais como moscovita, ortoclásio e albita transformam-se em illita, caulinita, esmectita ou gibbsita, devido à remobilização de SiO_2 e redução do pH (Fig. 5). Sendo assim, a composição das argilas de paleossolos *in situ* (e também por vezes em solos transportados) é diagnóstica do tipo de intemperismo predominante, o que permite prever o regime climático.

Calcretes – Calcretes ou caliches são estruturas formadas pela acumulação de carbonato de cálcio no solo na forma de nódulos, os quais possuem elevado potencial de preservação (Tanner,

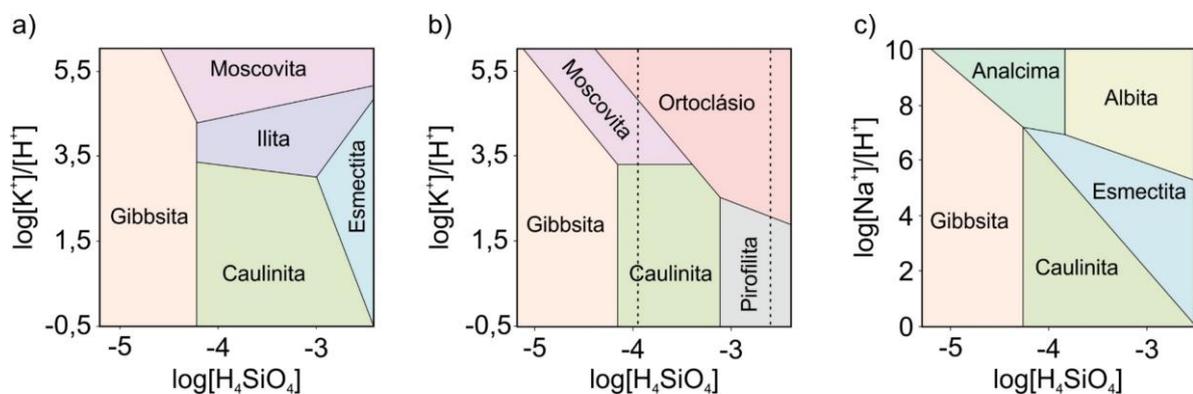


Figura 5: Diagrama de equilíbrio de argilominerais e minerais formadores de rocha a 25°C e 1 bar. Linhas tracejadas indicam a solubilidade do quartzo e da sílica amorfa com o aumento da atividade de H_4SiO_4 . a) sistema Gibbsita-Caulinita-Esmectita-Illita-Moscovita. b) sistema Gibbsita-Caulinita-Pirofilita-Ortoclásio-Moscovita. c) sistema Gibbsita-Caulinita-Esmectita-Albita-Analcima. Modificado de Kopylova et al. (2018).

2010). A ocorrência de calcretes pedogenéticos está associada à cimentação de sedimentos por calcita na zona vadosa, devido à saturação da água superficial do solo no íon carbonato. A precipitação deste mineral é ocasionada pela diminuição do coeficiente de solubilidade da solução, em virtude da remoção de água, CO₂ ou adição de cálcio (Wright & Tucker, 1991, p. 7). De acordo com Jenny (1980, p. 187), a evaporação e evapotranspiração são os principais mecanismos de redução de água nos solos em que há o desenvolvimento de calcretes, processos mais frequentes em ambientes áridos e semiáridos. Nestas condições, os carbonatos precipitam devido à reduzida umidade do solo e baixa atividade biológica, resultando em um horizonte compacto denominado de *K*. Na presença de baixo pH, decorrente da atividade microbiana ou chuva, o carbonato é dissolvido e por conseguinte remobilizado. No entanto, existem microorganismos que sequestram gás carbônico, o que provoca o efeito contrário, como é o caso das cianobactérias (Krumbein & Giele, 1979). Segundo Watts (1980), os calcretes são constituídos por carbonatos na forma de micrita, microespato e cimento (de composição calcítica com teores variados de magnésio, além de aragonita e dolomita), sílica (na forma de opala, calcedônia e quartzo) e argilas (paligorsquita e sepiolita, além de esmectita, ilita, glauconita, clorita, caulinita e zeolita em menores quantidades). Através da observação de calcretes modernos, Birkeland (1999) constatou que a média de precipitação não ultrapassa 500 mm/ano nos ambientes em que existe a formação de horizontes de solo ricos em carbonatos. Portanto, a identificação de calcretes antigos é uma evidência de taxas de paleoprecipitação anuais máximas de 500 mm no período de formação destes solos.

Depósitos eólicos – Em áreas de baixa a média latitudes onde o intemperismo físico é dominante, o vento é o principal agente erosivo. A consequência da ação contínua dos ventos sobre a rocha é a formação de sedimentos do tamanho silte a areia fina. Nos desertos, o silte tem sua gênese relacionada principalmente à abrasão aplicada aos vértices de cristais de quartzo, resultando em arredondamento dos grãos de areia (Whalley *et al.*, 1982). Entretanto, a área fonte do silte do loess pode estar localizada a milhares de quilômetros de onde foram acumulados, com origem em ambientes periglaciais, por exemplo, e por isso, muitas vezes se associa a idade destes depósitos a eras do gelo. Além de regiões polares e desérticas, a origem do loess também pode ser relacionada ao intemperismo em zonas tropicais, vulcanismo explosivo, e ação de ciclones, constituindo, no entanto, depósitos menos expressivos (Iriando & Kröhling, 2007). Semelhantemente, a formação da areia também é mais pronunciada pelo intemperismo físico, devido à ação dos ventos, gelo e da cristalização de sal (*haloclastia*). Após sedimentos finos serem gerados, são transportados por rios e pelo vento, acumulando nos

oceanos e em áreas planas dos continentes na forma de dunas e lençóis. Por este motivo, estes depósitos são mais frequentes em regiões áridas adjacentes a montanhas, onde sedimentos produzidos pela ação combinada do gelo e do vento são também carregados para os desertos por rios efêmeros (Smalley & Krinsley, 1978). Fundamentalmente, a sedimentação do loess se dá nos meses mais secos, alternando com solos desenvolvidos pelo intemperismo de depósitos pré-existentes em períodos úmidos (Bradley, 2015, p. 280). Uma outra feição característica destes ambientes são os ventifactos, fragmentos de rocha facetados originados pela abrasão em tempestades de areia (Kuenen, 1960). Antigos depósitos de loess são reconhecidos por siltitos argilosos não laminados, predominantemente quartzosos e frequentemente cimentados por calcita (Haldar & Tišljarić, 2014, p. 162), enquanto que antigas dunas eólicas são evidenciadas por arenitos bem selecionados com estratificação cruzada e gradação inversa nos depósitos de fluxo de grãos (Tucker, 2014, p. 116 e 167).

Evaporitos – Rochas formadas por precipitação de sais a partir de salmouras são denominadas de evaporitos. Neste contexto, a água envolvida no processo de deposição de sais pode ter origem meteórica, marinha, hidrotermal, diagenética, vulcanogênica ou mista. Por via de regra, estas águas contêm elevadas concentrações de cloreto, sódio, sulfato, magnésio, cálcio e potássio. A formação de evaporitos está associada a corpos d'água estagnada, sobretudo lagos efêmeros em ambientes áridos (*playa lakes*) ou em plataformas marinhas semifechadas (Smoot & Lowenstein, 1991). Nestas situações, o fornecimento de soluto é maior que a recarga de água devido à alta evaporação nestes ambientes, a ponto de que a concentração de íons atinja a solubilidade máxima da solução e precipitem na forma de sais (Warren, 2006). Em um processo contínuo, serão formados primeiro sais menos solúveis sobrepostos por sais mais solúveis, resultando em uma sequência vertical de minerais, em que camadas monominerálicas são comuns. Na base da sequência são depositadas camadas de carbonatos, seguidas por gipso, halita e sais de magnésio e potássio no topo, sendo a halita o componente predominante na sequência (Lowenstein & Hardie, 1985). Em ambientes lacustres, os evaporitos têm ocorrência associada a estruturas como estromatólitos, pisolitos, oóides e *teepees* (Warren, 2006). Além disso, uma importante característica química dos evaporitos de *sabkha* é a maior presença de calcita em relação aos marinhos devido à maior concentração de CO₂ na água meteórica. No contexto diagenético e hidrotermal, os sais podem ocupar os poros de rochas ou sedimentos pré-existentes, formando evaporitos secundários. No contexto vulcânico, as águas são caracterizadas por baixo pH, resultando em sais de composição bastante distintas (Hardie,

1984). Desta forma, os evaporitos primários são fortes evidências de ambientes com baixa taxa de precipitação.

Lateritas – Na zona intertropical, é comum que as chuvas se concentrem em um determinado período do ano, o que resulta em duas estações distintas: das cheias e das secas. Nesta condição, a faixa de pH no solo varia entre 5 e 9, o que combinado com altas temperaturas e pluviosidade propicia intemperismo químico acentuado. Como consequência direta, feldspatos de rochas ácidas aflorantes são hidrolisados durante a estação das chuvas, formando inicialmente solos ricos em argilas como a caulinita. Neste caso, o processo de laterização é posterior à caulinitização, em que resistatos são fixados no solo formando crostas duras ricas em Al_2O_3 e Fe_2O_3 . Em se tratando de rochas de composição básica à intermediária, o processo de laterização ocorre precocemente, em decorrência da maior quantidade de minerais ferromagnesianos (Persons, 1970). Com a chegada da estação das secas, geram-se soluções alcalinas consequentes da evaporação e evapotranspiração do solo, as quais são responsáveis pela mobilização mais completa de SiO_2 excedente. A redeposição da sílica na forma de quartzo e opala se dá com o aumento da acidez devido a um novo período de chuvas, por exemplo, formando depósitos denominados de *silcretes* (Thiry & Millot, 1987). Em geral, as lateritas podem ser caracterizadas por assembleias minerais ricas em goethita, hematita, hidróxidos de alumínio (tais como gibbsita, boehmita e diásporo), caulinita e quartzo (Bárdossy & Aleva, 1990). Especificamente nas ferricretes há enriquecimento por óxidos de ferro, diferentemente das bauxitas em que o predomínio é de hidróxidos de alumínio provenientes da hidrólise da caulinita em baixo pH (Fig. 5). Segundo Price *et al.* (1997), as condições necessárias para a formação destes depósitos são temperatura média anual superior a 22°C, com precipitação mínima de 1200 mm/ano, com seis meses mais secos (com precipitação mensal inferior a 60mm) e terreno estável e bem drenado. A temperatura mais elevada favorece a laterização, embora excepcionalmente existam registros em regiões mais frias (*eg.* Taylor *et al.*, 1992). Por estes motivos, interpreta-se que camadas de lateritas antigas foram formadas sob climas tropicais, onde as chuvas são abundantes em boa parte do ano, sendo que há boa concordância com as reconstituições para o Fanerozoico (Bárdossy, 1994).

Matéria orgânica - Nos continentes, a matéria orgânica se acumula em ambientes subaquáticos calmos, como em lagos, planícies de inundação e em deltas fluviais. A deposição de matéria orgânica na superfície é responsável pela formação de depósitos de turfeiras, proveniente principalmente da acumulação da serrapilheira. O nível d'água constantemente elevado

restringe a profundidade do acrotelmo, que consiste na camada superficial do solo, rica em organismos aeróbicos responsáveis pela oxidação da matéria orgânica (Clymo, 1978). Por outro lado, águas turbulentas ou rasas favorecem a oxigenação e conseqüentemente o desenvolvimento dos decompositores (Sparling, 1966). Com o terreno saturado em água (solos hidromórficos), o baixo fluxo de oxigênio atmosférico torna as condições do solo redutoras (USDA, 1999, p. 96). Este tipo situação é recorrente em baixios onde as chuvas são frequentes e bem distribuídas anualmente, o que leva a formação de pântanos. Nestas áreas alagadas, a baixa velocidade do fluxo permite a lenta deposição de camadas argilosas laminadas, bem como de sedimentos mais grossos durante as enchentes. Além da influência do nível freático, a temperatura também tem efeito importante. Neste caso, altas temperaturas propiciam a proliferação de microrganismos, o que favorece a degradação da matéria orgânica (Chimner & Ewel, 2005, p. 672). À medida que os depósitos carbonosos sofrem subsidência, passam a incorporar o catotelmo, camada anóxica de baixa degradação orgânica (Clymo *et al.*, 1998), o que garante a preservação desses depósitos. Assim, o reconhecimento de lutitos carbonosos continentais (tal qual os carvões) é indicativo de climas úmidos e normalmente mais frios.

Red beds – O termo *red bed* é aplicado a rochas sedimentares continentais avermelhadas, as quais tiverem o sedimento depositado em leques fluviais, planícies de inundação, desertos, lagos ou deltas (Turner, 1978). A pigmentação vermelha típica de sequências de *red beds* primários é ocasionada pela hematita, mineral estável em condições de E_h elevado e pH neutro a alcalino, formada pela oxidação de minerais ferro-magnesianos durante as fases iniciais de soterramento (Walker, 1967). Estas circunstâncias estão presentes, por exemplo, em regiões áridas e semiáridas, onde o substrato é seco e poroso, o que permite a circulação de oxigênio atmosférico. Por esse motivo, estas rochas normalmente possuem illita e esmectita nas frações finas, com clorita e caulinita subordinadas, e às vezes, paligorsquita, zeolita e analcima (Van Houten, 1973). Essa condição físico-química leva também à estabilização de outros óxidos metálicos, com titânio, cobre, urânio e vanádio, além de silicatos contendo esses metais em suas estruturas (Hansley & Spirakis, 1992). No entanto, a hematita também pode se originar a partir da desidratação de grãos de goethita da limonita nas lateritas, típicas de clima tropical (Berner, 1968). Conforme Walker (1974), em regiões tropicais, o processo de desidratação da goethita ocorre devido à percolação de águas subterrâneas ricas em oxigênio dissolvido. A hematita também pode se formar na telodiagênese, com a oxidação de sulfatos e carbonatos de ferro. Assim, embora frequentemente associadas à ambientes com baixo índice pluviométrico,

existem processos superpostos que resultam na cor avermelhada destas sequências, e, portanto, a interpretação paleoclimática destas rochas deve ser feita com cautela (Sheldon, 2005).

2.1.2. Indicadores quantitativos

Através da presença de indicadores qualitativos em uma sequência sedimentar, é possível vincular ambientes de sedimentação a condições físico-químicas, e com isso, caracterizar o clima vigente em úmido ou seco; e quente ou frio. Todavia, a simples ocorrência de indicadores qualitativos não permite comparar ou inferir variáveis climáticas com maior exatidão. Como alternativa, a diferença numérica de indicadores semi-quantitativos de duas áreas pode ser utilizada para comparar condições ambientais entre elas, o que possibilita deduzir qual dos ambientes é mais quente ou seco, por exemplo. Por outro lado, indicadores qualitativos viabilizam estimar variáveis climáticas do passado, tais como precipitação média anual (PMA) e temperatura média anual (TMA). Isto é possível em virtude da alta associação existente entre a variável climática e algum parâmetro numérico. No caso da PMA, incluem-se a composição química dos paleossolos, razões isotópicas e ecometria:

Composição química de paleossolos - A composição de paleossolos é diretamente influenciada pela zona climática que esses depósitos se desenvolveram (Mack & James, 1994), o qual é um fator decisivo na presença ou ausência de determinados argilominerais, matéria orgânica, óxidos e hidróxidos metálicos (*red beds*), carbonatos, além de halogenetos e sulfatos (evaporitos). Sendo assim, a concentração dos elementos químicos encontrados nos paleossolos refletem, em parte, as condições climáticas que deram origem a estes depósitos. Nesse contexto, uma medida aplicada é o Índice Químico de Alteração (CIA), dado pela razão da concentração de Al_2O_3 e a soma $Al_2O_3 + K_2O + Na_2O + CaO$ (Nesbitt & Young, 1982). Devido à cristalização de minerais potássicos durante a diagênese em solos antigos, alguns autores preferem não somar o potássio no denominador, pois tais minerais podem prejudicar a análise (Índice CIA-K *sensu* Sheldon & Tabor, 2009). Desta forma, solos com altas concentrações de alumínio resultam em elevados valores CIA, o que é diagnóstico de regiões tropicais, enquanto que valores baixos são indicativos de ambientes áridos. À vista disso, o trabalho de Sheldon *et al.* (2002) permite estimar a PMA através do indicador CIA-K ($R^2 = 0,72$). De forma análoga, Stiles *et al.* (2001) relacionaram a PMA à proporção de ferro nodular nos níveis pedogenéticos, que são abundantes na zona intertropical devido à laterização ($R^2 = 0,91$). Outro exemplo é o estudo de Retallack

(2005a), em que a precipitação anual média foi associada à profundidade dos horizontes de solo ricos em carbonatos, mais comuns em regiões áridas ($R^2 = 0,52$). Assim, trabalhos similares aos anteriormente mencionados viabilizam estimar o nível de precipitação para o passado.

Isótopos estáveis - Razões isotópicas de carbono e oxigênio são técnicas amplamente utilizadas em reconstruções paleoclimáticas, o que é possível devido ao fracionamento entre isótopos leves e pesados durante o ciclo biogeoquímico. Por exemplo, isótopos pesados de carbono tendem a se concentrar no solo de ambientes onde há altas taxas de evaporação, o que resulta no aumento do índice $\delta^{13}\text{C}$ nos níveis pedológicos (Talma & Netterberg, 1983). A fotossíntese é outro processo que gera fracionamento do carbono, pois as enzimas presentes na fixação do CO_2 provocam enriquecimento do isótopo leve nos tecidos de plantas C_3 em relação a C_4 (Smith & Epstein, 1971; Farquhar, 1983). Além disso, plantas que vivem sob restrição de luz ou água também fixam maiores concentrações de isótopos leves, o que consequentemente leva a redução de $\delta^{13}\text{C}$ nos restos vegetais fossilizados (Buchmann *et al.*, 1996) e possibilita estimar a precipitação média anual do habitat em que a planta cresceu (Kohn, 2010). A precipitação média anual pode também ser inferida utilizando isótopos de oxigênio a partir de carbonatos pedogênicos, devido à boa correlação negativa entre umidade e $\delta^{18}\text{O}$, exceto em regiões em que a precipitação é muito alta (> 1000 mm/ano) ou com influência de monções (Cerling, 1984). Isto ocorre porque a água da chuva é rica em isótopos pesados onde a taxa de precipitação é baixa, ao passo que as nuvens permanecem enriquecidas nos isótopos leves, sendo isso válido na zona intertropical. Já em latitudes médias a altas, não existe correlação entre $\delta^{18}\text{O}$ e PMA, embora estes isótopos possam ser utilizados para determinar temperaturas anuais médias (Rozanski *et al.*, 1993, p. 10). Ainda, o comportamento geoquímico de outros elementos permite deduzir condições físico-químicas, o que possibilita entender a intensidade e o tipo de intemperismo dominante, como é o caso do fósforo, metais de transição, isótopos de boro, razões $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ e $^{187}\text{Os}/^{186}\text{Os}$ (Tribovillard *et al.*, 2006; Henderson, 2002).

Ecometria – Além da composição isotópica, os fósseis são ferramentas que fornecem outros indicadores paleoclimáticos quantitativos. Por exemplo, a distribuição de um atributo funcional é uma evidência de condições ambientais homogêneas, desde que um filtro ambiental tenha selecionado valores ótimos do atributo. Neste sentido, é possível associar a medida do traço funcional a um fator abiótico quantificável através de uma *função de transferência*, dando um passo além de simplesmente observar padrões de distribuição espacial-temporal (Vermillion *et al.*, 2018, p. 373). Análises deste tipo foram designadas como *ecometria* por Eronen *et al.*

(2010), embora estudos com esse viés existam desde o início do século XX. De acordo com Faith & Lyman (2019, p. 186), a ecometria é uma técnica sinecológica independente da linhagem, baseada na análise de caracteres anatômicos ou morfológicos calculáveis, e pode ser utilizada como um indicador ambiental para antigos ecossistemas. Desta maneira, a medida associada a determinado atributo pode repetir diversas vezes como consequência de evolução convergente. Neste caso, valores que garantam maior aptidão provavelmente serão dominantes em uma comunidade, e por isso, estes valores podem ser representados por parâmetros de tendência central e dispersão. Os atributos que garantem a persistência das espécies estão diretamente vinculados ao investimento reprodutivo, o que inclui a taxa de fecundidade e as taxas de sobrevivência até o período fértil e de independência parental da prole (Stearns & Hoekstra, 2003, p.152). Porém, uma determinada característica benéfica não pode ser melhorada indefinitivamente, pois só é possível aumentar o investimento em um atributo ao transferir recursos que seriam destinados a outros traços. Existem, portanto, compensações (*trade-offs*) que limitam a alocação de recursos a um atributo vantajoso, ao passo que levam ao detrimento de outro traço igualmente essencial (Stearns, 1989). Os atributos os quais os investimentos são mais importantes variam como consequência do ambiente e do nicho ocupado por cada espécie (Bock & Von Wahlert, 1965). Com isso, para diferentes contextos ecológicos, há valores intermediários ideais para cada traço, os quais permitem a manutenção de todos atributos essenciais na história de vida. Embora esses pressupostos sejam independentes da posição sistemática, cabe mencionar que muitas vezes não é possível comparar diretamente atributos entre *taxa* não-aparentados, haja vista a influência do componente filogenético nos traços funcionais. Em outras palavras, o fenótipo é não-independente do genótipo, e portanto, a variação fenotípica está tanto relacionada a fatores ecológicos quanto genéticos (Felsenstein, 1985). Esta variação pode ser particionada quantitativamente em exclusivamente ambiental (resposta plástica); exclusivamente genética (conservação filogenética de nicho); interação entre ambas (variação ambiental filogeneticamente estruturada); ou aleatória (não explicada) (Grafen, 1989; Borcard *et al.*, 1992; Westoby *et al.*, 1995; Desclèves *et al.*, 2003). Para interpretações paleoambientais, os melhores atributos são aqueles que possuem resposta plástica ou que são filogeneticamente estruturados, enquanto que no estudo filogenético os traços ideais são produto exclusivamente genético ou da interação entre genótipo e ambiente.

2.2 Indicadores da vegetação

Padrões de distribuição da vegetação são amplamente utilizados em interpretações paleoambientais, especialmente no estudo do Cenozoico. Isto é possível pois as plantas são os constituintes primários dos biomas terrestres, os quais variam conforme as condições climáticas (Fig. 6). Além do clima, a composição e porosidade do solo, bem como o tempo de exposição à luz solar são fatores ecológicos limitantes na distribuição florística. Fatores bióticos também podem ser importantes, como a presença de determinados animais polinizadores e dispersores de sementes, além da taxa de herbivoria e patógenos. Desta forma, a amplitude espacial-temporal de um táxon está vinculada à homogeneidade das condições ecológicas supracitadas. Por exemplo, a presença abundante de palmeiras (*Arecaceae*) está vinculada a regiões onde a temperatura média do mês mais frio é maior que 18°C, com amplitude térmica sazonal menor que 10°C (Reichgelt *et al.*, 2018). Assim, assembleias fitofossilíferas compostas por palmeiras indicam antigos ambientes com condições climáticas análogas. Em estudos voltados para o passado, uma importante ferramenta que permite o reconhecimento da distribuição florística é a identificação de assembleias de esporos e grãos de pólen autóctones ou parautóctones.

Em se tratando dos traços funcionais de plantas, existe um elemento fundamental que controla a variabilidade, que são os contrastes anuais de temperatura e de disponibilidade de

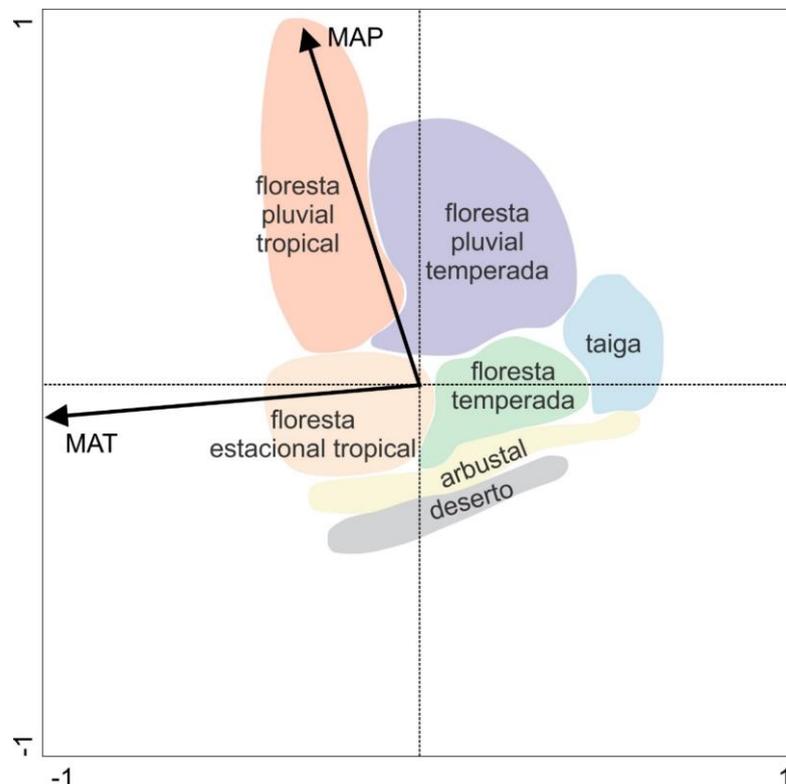


Figura 6: Análise de correspondência canônica de diferentes biomas com dados de calibração de Peppe *et al.* (2011). Modificado de Peppe *et al.* (2018).

água. Em ambientes onde a variação meteorológica é baixa, as plantas tendem a crescer durante o ano inteiro, o que normalmente resulta em florestas exuberantes com elevada riqueza e competição interespecífica. Por outro lado, em regiões marcadas por grandes variações térmicas e do regime de chuvas, existe uma estação favorável ao crescimento vegetal e outra desfavorável, caracterizada por frio ou *secura*. Nesses habitats, são selecionados organismos os quais o investimento em recursos garanta a sobrevivência dos mesmos na estação desfavorável. Nesse período, a concentração de ácido abscísico e etileno nas plantas aumenta enquanto reduz o nível de auxina e citocina, o que ocasiona a perda das folhas e em anéis de crescimento nos caules (Taiz & Zeiger, 2015 p. 575, 636, 662, 687). Durante o período favorável, a concentração de auxina retorna ao normal, resultando na geração de novas folhas que precisam crescer rapidamente antes que o frio ou a seca voltem. Por esse motivo, plantas que crescem em ambientes estressantes tendem a possuir estruturas que possibilitem rápido amadurecimento das folhas, que necessitam captar a maior quantidade de recursos possíveis durante o período úmido. Já as folhas de habitats predominantemente favoráveis ao crescimento vegetal são normalmente maiores, mais resistentes, com conexão forte e de desenvolvimento mais lento.

A análise de atributos funcionais das folhas é geralmente referida como *análise da fisionomia foliar*. Um dos traços funcionais mais variáveis é a margem foliar, a qual está fortemente relacionada à temperatura e umidade dos habitats. Enquanto que margens dentadas e serrilhadas são típicas de ambientes frios e úmidos, contornos não-recortados são mais frequentes em ecossistemas onde há altas temperaturas (Fig. 7c). Isto ocorre devido ao *trade-off* entre captação de carbono e perda d'água promovido pelos dentes, que são áreas de altas taxas fotossintéticas e de transpiração. Em regiões onde as plantas vivem sob baixas temperaturas, estas estruturas aceleram o crescimento da folha durante a curta estação favorável, desde que não haja estresse hídrico (Baker-Brosh & Peet, 1997; Royer & Wilf, 2006). Além disso, folhas de ambientes frios e úmidos são também caracterizadas por terem ápices de ângulo agudo (Fig. 7b), enquanto que em regiões de clima quente e subúmido as folhas podem possuir ápice emarginado (retraído) decorrente do retardamento do desenvolvimento do meristema apical. Por outro lado, em ambientes áridos ou quentes, os dentes são menos frequentes e normalmente mais arredondados, assim como o ápice, a fim de reduzir a transpiração. Outro mecanismo utilizado para reter água é a redução da lâmina foliar (Fig. 7a), o que é favorecido em habitats frios e pobres em nutrientes (Wolf, 1993). Já em regiões quentes e secas, as folhas tendem a ser estreitas e compridas, resultando no aumento do perímetro foliar, facilitando, assim, a perda de calor, o que conseqüentemente reduz a taxa de transpiração (Parkhurst & Loucks, 1972). Cabe mencionar que a morfologia foliar também é influenciada

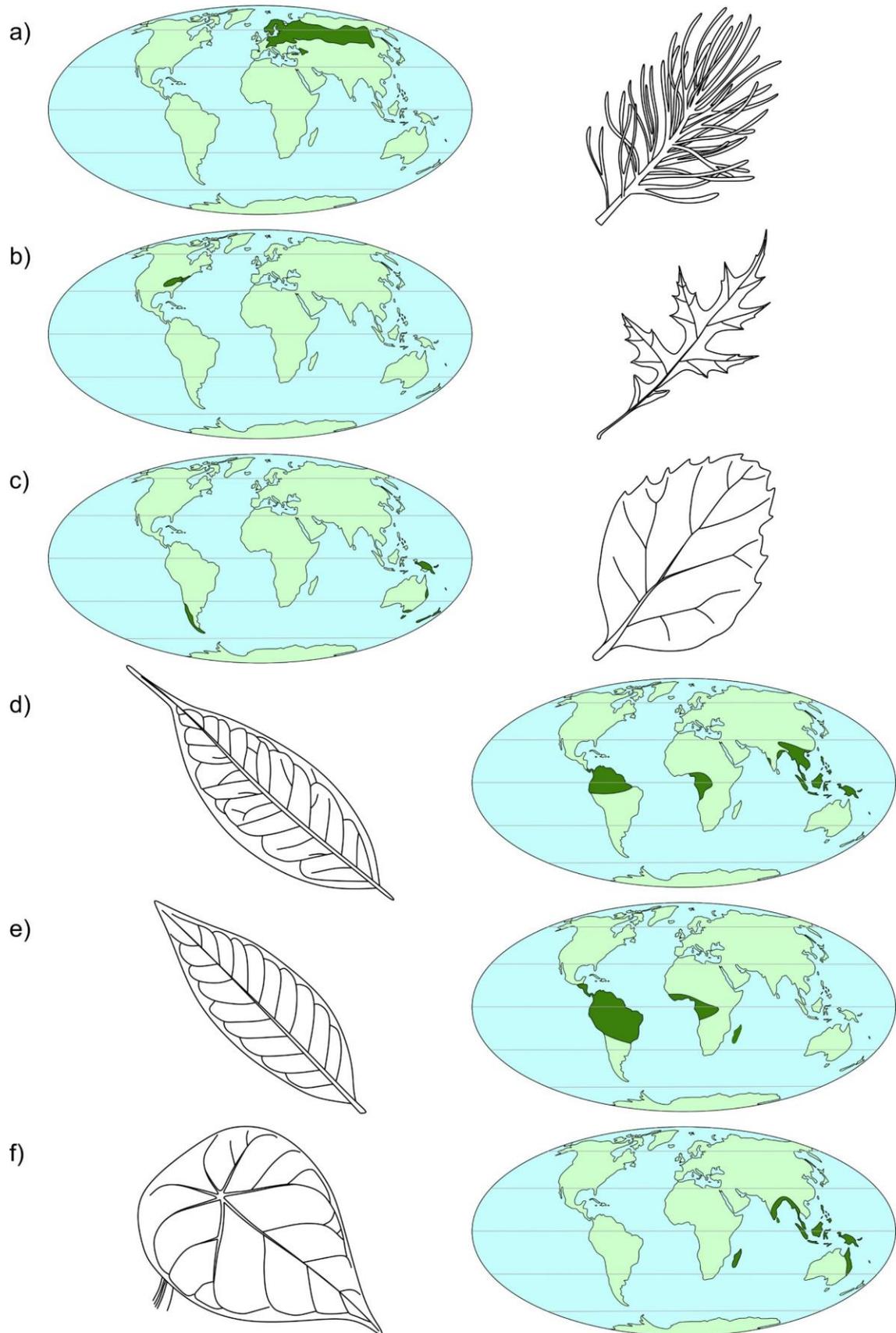


Figura 7: Distribuição atual de alguns *taxa* (em verde escuro) e sua morfologia foliar. a) *Pinus sylvestris* (pinheiro-da-escócia); b) *Quercus palustris* (carvalho-dos-pântanos); c) *Nothofagus* (faia-do-sul); d) Gnetaceae; e) *Symphonia*; f) *Hernandia*. Baseado em Good (1953, p. 100-106); Critchfield & Little (1966, p. 64-65); Little (1971); Renner (2005).

pelo estrato florestal ocupado pelo vegetal. No sub-bosque, por exemplo, os arbustos recebem menos luz e calor que as árvores do dossel (Givnish, 1988). Inclusive, folhas de sombra e de sol do mesmo indivíduo arbóreo podem apresentar diferenças morfológicas. Assim, em reconstruções paleoambientais, o nicho ocupado pelo vegetal também deve ser levado em consideração.

A morfologia foliar pode ser mensurada através de variáveis quantitativas, como a área total da superfície da folha, o número de dentes, a área da lâmina ocupada pelos dentes, a razão comprimento/largura foliar e a espessura do pecíolo. Outra possibilidade é estimar a frequência de determinados atributos nas comunidades, como a proporção de folhas lobadas em relação às de margens inteiras, que é maior sob condições de salinidade ou calor extremos (Taiz & Zeiger, 2015, p. 764). Assim, através de funções de transferência, a fisionomia foliar possibilita estimar condições climáticas, existindo atualmente mais de 60 modelos de predição (Peppe *et al.*, 2018). Isto é possível somente porque as características das folhas estão geralmente relacionadas ao aspecto ecológico, embora existam traços foliares que possuam sinal filogenético (Little *et al.*, 2010). Por outro lado, variáveis vinculadas às estruturas reprodutivas respondem principalmente ao fator genético, e não ao ambiente. No trabalho de Nobis *et al.* (2012), por exemplo, constatou-se que a variação no comprimento de pinhas entre as populações de *Pinus sylvestris* é 70% controlada exclusivamente pela genética, enquanto que na razão comprimento/largura das folhas aciculares (Fig. 7a) é de somente 34%, prevalecendo controle ambiental nesta última. De forma semelhante à morfologia, traços relacionados à morfoanatomia das plantas também podem responder ao fator ecológico. Por exemplo, a redução do diâmetro das células condutoras de seiva bruta (traqueídes) está diretamente relacionada à períodos de crescimento vegetal baixo ou ausente. Nos anéis de crescimento de árvores, o indicador $\delta^{13}\text{C}$ possibilita estimar condições ambientais para cada ano do crescimento do lenho (Bradley, 2015, p. 453). Nas folhas, o aumento do número de estômatos por cm^2 é ocasionado por períodos de baixa pressão de CO_2 atmosférico, garantindo a suficiência na captação de gás carbônico para a fotossíntese (Franks & Beerling, 2009). Nessa situação existe um *trade-off* em relação à perda de água, e por isso, a maior assimilação de carbono é acompanhada pela maximização da taxa de transpiração (Fig. 8). Assim, em habitats predominantemente secos, plantas que alcançam maiores taxas de transpiração são capazes de produzir maiores quantidade de carboidratos durante os períodos favoráveis em que a água é temporariamente abundante (Blonder *et al.*, 2014). Para aumentar a assimilação em períodos favoráveis, plantas que crescem em ambientes em que há estresse hídrico moderado desenvolvem folhas com alta densidade estomática, enquanto que a densidade ótima tende a

reduzir onde a seca é severa devido à desidratação (Xu & Zhou, 2009). Adaptações relacionadas aos estômatos costumam ter forte resposta plástica, podendo ser alteradas de acordo com as condições ambientais (McElwain *et al.*, 2015). Um exemplo é constatado no trabalho de Mason & Donovan (2015), em que a aridez e fertilidade do solo apresentaram forte correlação com a condutância estomática, conteúdo de clorofila, $\delta^{15}\text{N}$ e densidade de venação para o gênero *Helianthus* (Asteraceae).

A densidade de venação é um traço foliar calculável que possui potencial interpretativo ainda pouco explorado (Uhl & Mosbrugger, 1999). Os valores desse atributo são inversamente proporcionais ao espaço intervenular médio, que consiste na distância média entre sucessivas nervuras foliares (também chamadas de veias). As veias são as estruturas responsáveis pelo movimento de água na folha, transportando-a até o parênquima foliar, tecido especializado na fotossíntese. Por essa razão, o aumento da densidade de nervação está diretamente associado à maior condutividade hidráulica foliar, devido à baixa resistência do tecido vascular à passagem de água (Sack & Frole, 2006; Brodribb *et al.*, 2007). Conseqüentemente, o aumento na condutividade hidráulica promove maior taxa fotossintética, o que resulta em maior geração de alimento para a planta (Brodribb *et al.*, 2005). Dessa forma, plantas que produzam folhas com mais estômatos e nervuras são selecionadas em ambientes sazonalmente secos. O aumento no diâmetro das veias também ocasiona em maior condutividade hidráulica, porém vasos condutores largos são mais susceptíveis ao embolismo, fenômeno que provoca perda da condutividade e que é frequente em ambientes secos (Brodribb *et al.*, 2016, Scoffoni *et al.*, 2017). No entanto, a maior segurança hidráulica é regulada por um *trade-off* entre aumento de

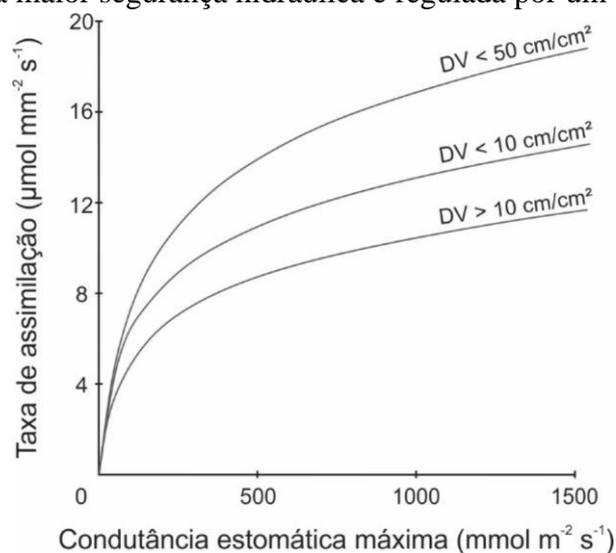


Figura 8: Os dois fatores decisivos na assimilação durante a fotossíntese: água e gás carbônico. Altas condutâncias estomáticas são alcançadas por estômatos e densidades estomáticas maiores, garantindo a suficiência em CO_2 . Altas densidades de venação (DV) condicionam a maior irrigação do tecido fotossintetizante. Modificado de McElwain *et al.* (2015).

densidade de nervação e custo energético na fabricação das veias, como consequência do maior investimento de carbono na produção de condutos estreitos (Nardini *et al.*, 2012). Por esse motivo, plantas que vivem em ambientes úmidos ou sombreados tendem a possuir baixas densidades de venação com vasos condutores largos (Sack & Scoffoni, 2013). Em ambientes em que a vegetação sofre por estresse hídrico, a redução do espaço intervenular é frequentemente acompanhada pela diminuição da lâmina foliar, o que reduz a perda de água. Desta forma, habitats áridos selecionam componentes florísticos os quais as folhas possuem tais adaptações (De Boer *et al.*, 2016). Nessa situação, a resistência à perda hidráulica é ainda mais importante em folhas perenes, que sofrem diversos ciclos de seca ao longo da vida (Scoffoni *et al.*, 2017). Ainda, é importante salientar que valores de densidade de nervação são fortemente variados entre *taxa*, existindo, portanto, influência filogenética significativa nesse traço. Evolutivamente, folhas de maior densidade conferem uma vantagem, pois garantem maior condutividade hidráulica e por conseguinte maior assimilação de carbono (Fig. 8). Foi nessa direção que seguiram as angiospermas, as quais as folhas evoluíram em ambientes úmidos para valores altos de densidade em relação à pteridófitas e gimnospermas (Boyce *et al.*, 2009), o que garantiu maior capacidade fotossintética (Brodribb & Feild, 2010). Além disso, as angiospermas também possuem resposta plástica em relação a flutuações nas concentrações de gás carbônico atmosférico, as quais diminuem o espaço intervenular em períodos de baixa pressão de CO₂ (Boyce & Zwieniecki, 2012; Evans-fitzgerald *et al.*, 2016). Sendo assim, a análise paleoambiental baseada na densidade de venação deve limitar-se a plantas aparentadas em virtude das diferenças intrínsecas de cada linhagem. Por conseguinte, o potencial interpretativo dessa variável restringe-se ao intervalo de distribuição espacial-temporal específico do grupo vegetal investigado.

Um ponto pertinente na arquitetura vascular foliar é a disposição das nervuras, podendo existir ampla variação entre *taxa* e inclusive ao longo de uma mesma folha, sendo geneticamente conservativa (ver Ellis *et al.*, 2009). Outra característica relevante e de viés filogenético é a hierarquia das nervuras, utilizada para categorizar as veias em ordens. As nervuras diretamente ligadas ao pecíolo são normalmente mais largas, sendo designadas como veias de primeira ordem. A partir delas, divergem nervuras menos espessas de segunda ordem, que são conectadas a veias de terceira ordem ainda mais finas, e assim sucessivamente. A arquitetura vascular foliar de dicotiledôneas arborescentes pode possuir vários níveis hierárquicos de nervuras, até a sexta ordem, enquanto que plantas de outros grupos taxonômicos desenvolvem normalmente apenas uma ou duas ordens (Sack & Scoffoni, 2013). Por possuírem maior diâmetro, a densidade de veias de primeira e segunda ordem são as principais

responsáveis pela alta condutância foliar, e por isso, o aumento na densidade dessas nervuras é o que confere tolerância à secura (Scoffoni *et al.*, 2011), principalmente as de segunda ordem (Fig. 9). Além disso, nervuras de ordens superiores podem ser interconectadas por anastomoses, uma importante adaptação que proporciona uma rota alternativa para a seiva caso haja algum bloqueio na veia adjacente, causada por embolismo ou herbivoria (Roth-Nebelsick *et al.*, 2001). Assim, o padrão de nervação possui amplo espectro de variação, o que também deve ser levado em consideração em interpretações paleoambientais.

2.2.1. Coleta da densidade de venação

Existem diversas formas de quantificar a densidade de venação. Em folhas modernas, a densidade é tipicamente obtida utilizando a folha inteira. O primeiro passo é escanear ou fotografar as folhas, tendo o cuidado para que a mesma esteja inteiramente na horizontal, sem curvar verticalmente (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). É necessário incluir uma escala para que a variável de interesse possa ser quantificada, neste caso, a área da folha. Após a imagem ser adquirida, o tamanho da área foliar é obtido através de softwares, tais como *GIMP* e *ImageJ* (Mattis *et al.*, 1996; Rasband, 1997). O passo seguinte é calcular o comprimento das veias. No caso de angiospermas modernas, inicialmente aplicam-se técnicas para contrastar as nervuras, tais como radiografia e clareamento químico. Nas folhas de dicotiledôneas, a preparação de seções histológicas dos tecidos externos e fotomicroscopia podem ser necessárias para observação das nervuras mais finas. Em seguida, as veias são medidas nas imagens adquiridas de forma semi-automatizada através de softwares, como *LEAF GUI*, *LIMANI* e *phenoVein*

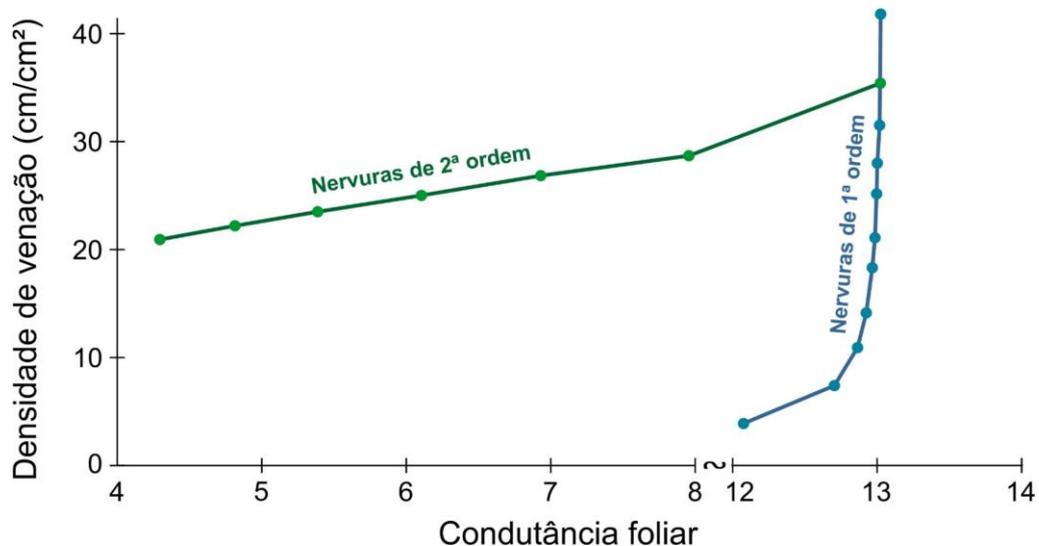


Figura 9: A contribuição da densidade de venação na condutância foliar simulada nas folhas de *Juglans* (noqueira). A variação na densidade de nervuras de segunda ordem é um fator altamente relacionado à condutância foliar. Modificado de McKown *et al.* (2010).

(Price *et al.*, 2011; Dhondt *et al.*, 2012; Bühler *et al.*, 2015). Entretanto, essas medidas normalmente subestimam o comprimento de nervuras finas (Sack & Scoffoni, 2013). Após essas variáveis serem calculadas, a densidade é obtida pela razão entre o comprimento das veias e a área da folha (Eq. 1). Comumente em folhas nas quais a arquitetura vascular possui hierarquia, a densidade é calculada para cada ordem de venação separadamente.

$$\text{Densidade de venação (total)} = \frac{\text{Soma dos comprimentos das veias}}{\text{Área da folha}} \quad \text{Eq. 1}$$

Em folhas fossilizadas, as áreas foliares são adquiridas da mesma forma que as plantas modernas. No entanto, a única técnica análoga de obtenção dos comprimentos das veias possível de se utilizar em fósseis é a confecção de lâminas histológicas, nos casos em que há tecido foliar preservado. Na prática, os comprimentos das veias são mensurados por meio de um paquímetro na própria amostra de mão ou pela fotografia da amostra, onde as veias são sobrepostas por segmentos em softwares através do clique. Como esse processo é manual e demorado, frequentemente se limita para uma pequena porção da lâmina foliar, tipicamente em um pequeno polígono regular que seja representativo da folha inteira (Fig. 10e). Nesses casos, é importante notar que a localização do polígono deve ser escolhida de modo a compreender gradientes de densidade que possam existir na folha (infor. pes.). Desta forma, a densidade é calculada pela Equação 2.

$$\text{Densidade de venação} = \frac{\text{Soma dos comprimentos das veias dentro do polígono}}{\text{Área do polígono}} \quad \text{Eq. 2}$$

Uma situação mais recorrente em descrições taxonômicas de fósseis é a utilização de densidades lineares ao invés de densidades em área (Singh, 2000). Essa técnica pode ser realizada diretamente sobre a amostra de mão ou através de fotografias de amostras. A vantagem é que as densidades lineares são obtidas em um tempo menor que as densidades em área, porém são pouco representativas da folha inteira (Uhl & Mosbrugger, 1999). Nesse método, constroem-se segmentos de reta de comprimento conhecido sobre a amostra, e divide-se o número de veias que são seccionadas pelo comprimento do segmento (Eq. 3), calculando-se, assim, o número médio de veias por centímetro (valor equivalente ao inverso da distância intervenular). De maneira similar às densidades em área, a localização dos segmentos de reta deve compreender os gradientes de densidade existentes na folha. Nas *Glossopteris*, por exemplo, esses segmentos são normalmente feitos próximo à margem foliar e na porção mediana do limbo (Rohn *et al.*, 1984).

$$\text{Densidade de venação linear} = \frac{\text{Número de veias seccionadas pelos segmentos de reta}}{\text{Soma dos comprimentos dos segmentos de reta}} \quad \text{Eq. 3}$$

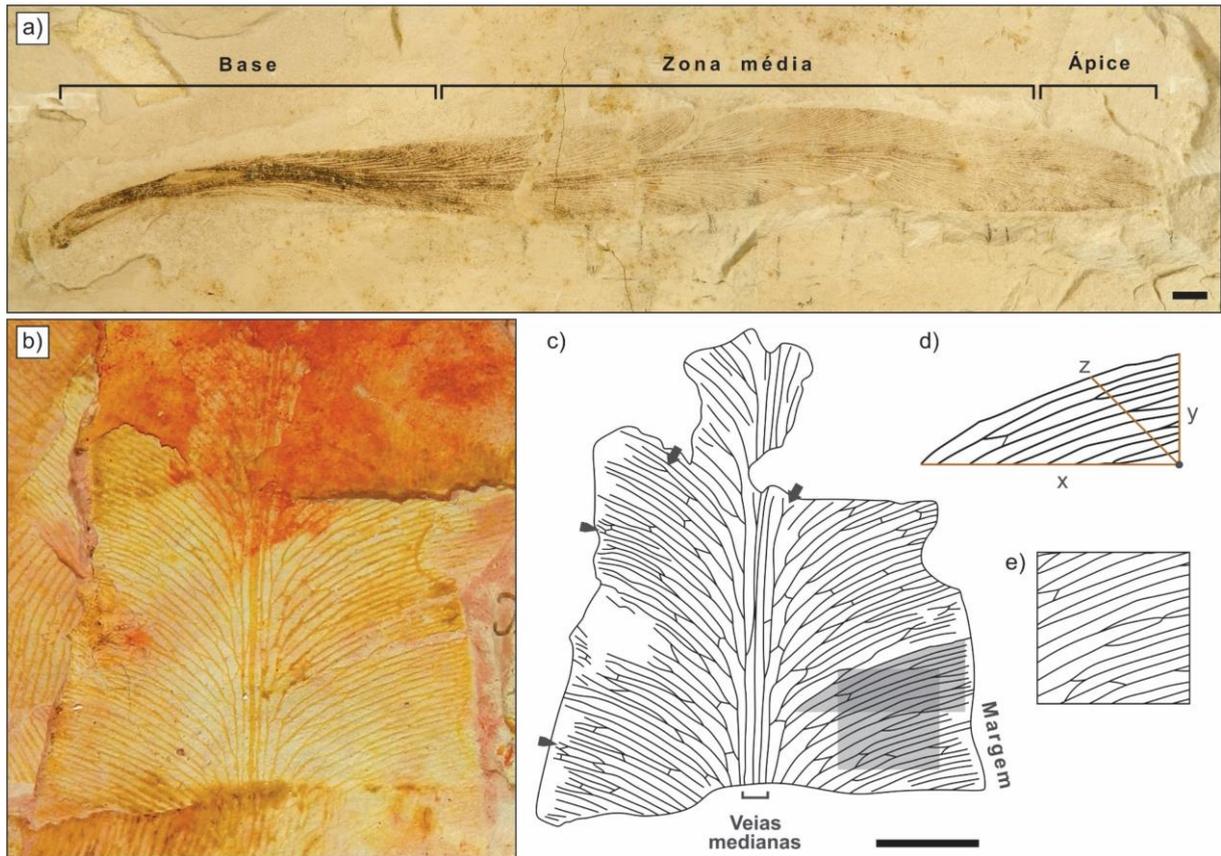


Figura 10: Arquitetura foliar das *Glossopteris* e as áreas sugeridas para obtenção de densidade de venação; a) fotografia da amostra UNG3T01; b) fotografia da zona média da amostra GP/3T 1798 C; c) ilustração de GP/3T 1798 C, com setas indicando dicotomias e cabeças-de-seta indicando as anastomoses entre as veias laterais; d) área hachurada em c, de geometria sugerida neste trabalho (aumento de 1.5x); e) área obtida em quadrado de lado 0.5 cm, hachurada em c (aumento de 1.5x), conforme utilizado por Schwendemann (2018). Barra de escala = 0.5 cm.

A densidade de venação em área também pode ser calculada por estimativa através de densidades lineares. Isso é somente possível porque a distância intervenular possui boa correlação negativa com a densidade (Uhl & Mosbrugger, 1999). Sendo assim, Blonder & Enquist (2014) propuseram um modelo de estimativa de densidades em área para angiospermas utilizando distâncias intervenulares ($R^2 = 0,89$), dada a maior simplicidade de obtenção desta última. Todavia, o modelo de Blonder & Enquist (2014) não pode ser empregado para folhas de outros grupos vegetais, dadas as heterogeneidades existentes na arquitetura vascular foliar de linhagens não-aparentadas.

2.3. O gênero *Glossopteris*

As folhas assinaladas ao gênero *Glossopteris* constituem o principal elemento da flora permiana no Gondwana, sendo às vezes encontradas, inclusive, em depósitos peri-tethyanos da província de Cathaysia (como na Turquia, Rússia, China e Mongólia, Fig. 11), sendo nesses casos um elemento florístico secundário (Naugolnykha & Uranbileg, 2018). Ocorrências de idade jurássica também têm sido reportadas na América do Norte, embora tratem-se possivelmente de convergências evolutivas (DiMichele *et al.*, 2013). Não há dúvidas de que essas folhas sejam produzidas por gimnospermas, apesar de que a posição sistemática dentro desse grupo seja incerta (Surange & Chandra, 1978). Comumente, atribui-se a origem dessas folhas a partir de outros gêneros que possuem padrão de venação similar, tais como a folha cordaitaleana *Noeggerathiopsis*, além das proto-glossopterídeas *Rubidgea*, *Euryphyllum*, *Palaeovittaria*, *Rhabdotaenia* e até mesmo *Gangamopteris* (Bernardes-de-Oliveira, 1978; Srivastava, 1991; Leary, 1998). Outras folhas glossopterídeas, consideradas como mais derivadas, incluem *Belemnopteris*, *Pteronilssonina*, *Surangephyllum*, *Gondwanophyllites* e *Ilexoidephyllum*, as quais são mais comuns no intervalo Capitaniano-Changhsingiano (McLoughlin, 1993). No caso das folhas *Glossopteris*, diferenciam-se por terem margens inteiras, de forma lanceolada, com nervuras medianas distintas e venação de segunda ordem reticulada, com presença de anastomoses (Taylor *et al.*, p. 599, Fig. 10). Conforme Spalletti *et al.* (2003), o desaparecimento desse gênero logo após o limite Permo-triássico está relacionado ao estabelecimento de um clima fortemente sazonal controlado por monções, o qual teria beneficiado plantas exóticas adaptadas ao clima equatorial, tais como as peltaspermásceas e coristospermásceas.



Figura 11: Distribuição paleogeográfica do gênero *Glossopteris* e as quatro províncias florísticas permianas. Folhas maiores indicam maior abundância.

No Gondwana, as folhas *Glossopteris* são encontradas em diferentes localidades. Nas bacias gonduânicas indianas, existem ocorrências na maior parte das unidades permianas e inclusive na Formação Panchet, assinalada como Triássico Inferior (Srivastava & Agnihotri, 2010a, 2010b). Na América do Sul, estão presentes no centro-sul do continente, com destaque aos achados nas formações Rio Bonito e Rio do Rasto. Na Antártida, glossopterídeas ocorrem tanto na porção leste quanto no oeste do continente (Craddock *et al.*, 1965), sendo que nas Montanhas Transantárticas possuem maior frequência nas porções intermediária e superior da Formação Buckley (Barrett *et al.*, 1986, p. 382). Na Austrália, essas folhas são encontradas nas bacias do oeste, centro e leste do país. Especificamente na bacia de Bowen, são abundantes nas sequências carbonosas do Subgrupo Gebbie (Callen Coal Measures, Collinsville Coal Measures e Blair Athol Coal Measures) e no grupo Blackwater (Fm. Gyranada e Baralaba Coal Measures), embora nunca tenham sido encontradas no Grupo Rewan, de idade triássica (Retallack, 1980). Outras ocorrências do gênero incluem estratos permianos do centro-sul da África, a península arábica (Berthelin *et al.*, 2006), Nova Zelândia (Mildenhall, 1976) e Nova Guiné (Rigby, 2001).

Quanto ao hábito de vida, a hipótese mais aceita é a de Gould (1975), de que as folhas de *Glossopteris* seriam produzidas em árvores, as quais possuíam raízes com amplas câmaras aerenquimáticas (*Vertebraria*), o que é entendido como uma adaptação à oxigenação em solos pantanosos ou encharcados (hidromórficos). Plumstead (1958) notou que essas folhas ocorriam densamente nos níveis fossilíferos, os quais interpretou como depósitos outonais. Mais tarde, Retallack (1980) observou em varvitos a alternância da presença e ausência dessas folhas entre os níveis formados no inverno e no verão, o que foi percebido como uma evidência da deciduidade. Além disso, pecíolos petrificados conectados a folhas de *Glossopteris*, raramente encontrados, não apresentam anéis de crescimento, indicando que as folhas não eram mantidas por mais de uma estação de crescimento. Entretanto, a falta de zonas de abscisão (região do pecíolo em que agem os hormônios responsáveis pela senescência) é um argumento contrário à deciduidade periódica (Pigg & Taylor, 1993). Cabe mencionar que, embora lenhos com anéis de crescimento sejam comuns no Permiano do Gondwana (o que prova a existência de uma estação desfavorável ao crescimento), nunca se encontram caules conectados a essas folhas. Mais recentemente, análises morfométricas e de $\delta^{13}\text{C}$ dos anéis de crescimento dos lenhos *Australoxylon* da Antártida (gênero frequentemente relacionado a glossopterídeas) mostraram que algumas plantas possuíam hábito perene (Gulbranson *et al.*, 2014). Para Pigg & Trivett (1994), as glossopterídeas formam um grupo heterogêneo, o que é verificado pela alta variação das folhas e estruturas reprodutivas. Dessa forma, é possível que tais plantas apresentassem diversos hábitos de vida.

3. Materiais

No presente estudo, densidades de venação em área foram obtidas a partir ilustrações publicadas de *Glossopteris* (eg. Fig. 10c) nas unidades sedimentares descritas na tabela 6. Parte das densidades de fósseis provenientes da Antártida e da Bacia do Paraná foram adquiridas a partir de fotografias não-publicadas de amostras pertencentes às coleções de paleobotânica da UFRGS, University of Kansas, UNESP e USP. Nesta última, as fotografias foram feitas durante os cinco dias em que o discente esteve em São Paulo, acompanhado de seu orientador, sendo parte das diárias custeadas pelo IGeo-UFRGS, por via do recurso destinado à realização dos Projetos Temáticos de conclusão de curso. No desenvolvimento do modelo de estimação, utilizaram-se 228 medidas de densidade de nervação obtidas a partir de 198 amostras, sendo que em 30 delas a densidade foi aferida uma segunda vez em uma porção diferente de folha. Na etapa seguinte, o modelo de estimação foi aplicado em outras 64 amostras além das 198 já utilizadas, totalizando 262 valores de densidade de nervação, sem repetir a medida uma segunda vez.

4. Metodologia

Para calcular as densidades de nervação em área é necessário conhecer duas medidas: o comprimento das veias e a área do polígono (Eq. 2). A primeira medida foi obtida pela sobreposição das nervuras foliares nas fotografias ou ilustrações de *Glossopteris* através da ferramenta de reta segmentada do *software* ImageJ (Rasband, 1997), o que foi feito predominantemente na zona média foliar (Fig. 10a). As veias foram medidas dentro do maior setor de cônica possível, definido pelas próprias nervuras, de modo a compreender a variação da densidade desde a porção central até a zona marginal na folha (Fig. 10d). Os preditores escolhidos foram três densidades lineares (Eq. 3) medidas em orientação fixa: um perpendicular às veias centrais (x), outro paralelo e próximo à margem (y) e o terceiro a 45° dos demais (z), ambos delimitados pelo arco formado pela veia (Fig. 10d). Os valores dos preditores e da densidade em área foram anotados em planilha eletrônica, bem como a unidade litoestratigráfica em que a amostra foi coletada. Com esses dados, construíram-se os modelos de estimação por modelagem probabilística paramétrica.

Tabela 6: Amostras de *Glossopteris* utilizados no presente estudo e respectivas unidades estratigráficas e fontes de origem das imagens utilizadas. n: número amostral.

Localidade	Unidade	n	Fontes das imagens
Índia	Fm. Panchet	4	Chandra & Surange (1979)
	Fm. Raniganj	56	
	Fm. Kamthi	7	
	Fm. Barakar/Karharbari	33	
	NA	19	
Brasil	Fm. Rio do Rasto/ Fm. Teresina	52	Rohn & Rösler (1989) Rohn <i>et al.</i> (1984) Fotografias
	Fm. Irati	1	Fotografia
	Fm. Rio Bonito	40	Bernardes-de-Oliveira (1977) Tybusch & Iannuzzi (2010) Fotografias
Austrália	Gr. Blackwater Gr. Back Creek	22	McLoughlin (1994a, 1994b)
Antártida	Fm. Polarstar	28	Taylor & Smoot (1985) Taylor & Taylor (1992) Fotografias
Total		262	

Para o estabelecimento da modelagem probabilística paramétrica escolheram-se cinco modelos de estimação como partida para a *stepwise regression*. A partir de então, equações ajustadas pelo método dos mínimos quadrados ordinários (OLS) foram desenvolvidas através de *backward elimination*, procedimento no qual excluem-se sequencialmente os termos preditores que possuem o menor módulo da estatística t (Weisberg, 2005, p. 222). Os modelos com maior ajuste e parcimônia foram pré-selecionados, sendo estimados pela plotagem do critério de informação de Akaike (AIC) em relação ao número de termos (k), desconsiderando-se aqueles provavelmente sobre-ajustados. Nessa etapa, utilizou-se o procedimento de seleção de Burnham & Anderson (2002, p. 70), o qual estabelece a falta de suporte empírico se a diferença no critério de informação for superior a 10, sendo sustentado aquele mais simples e com menor AIC. Os modelos pré-selecionados foram avaliados em relação à distribuição dos resíduos (diferença entre a densidade de nervação real e a prevista) quanto à dependência;

heterocedasticidade; e normalidade; ajustados tanto por OLS quanto pelos mínimos quadráticos ponderados (WLS). A independência foi verificada dada a significância do coeficiente angular e da intersecção da reta de tendência entre os resíduos e os valores ajustados, enquanto que a normalidade foi examinada a partir do teste de Shapiro-Wilk (Shapiro & Wilk, 1965). A homocedasticidade foi aferida através do teste de Breusch-Pagan, o qual constata se a variância dos resíduos é linearmente associada aos preditores (Breusch & Pagan, 1979). Na regressão ponderada, os pesos foram determinados conforme o sugerido por Wooldridge (2008, p. 283). Nos casos em que os resíduos são linearmente dependentes somou-se uma constante ao modelo a fim de reduzir a autocorrelação. Assim, compararam-se os modelos e aqueles que possuem independência, homocedasticidade e simetria dos resíduos foram selecionados, o que é diagnosticado pela não-significância da estatística dos testes (isto é, $p > \alpha$). Para tanto, o valor de α utilizado foi de 0,05. Adicionalmente, os resíduos dos modelos selecionados foram também verificados pela análise gráfica visual. O erro-padrão dos coeficientes numéricos foram obtidos por *bootstrap* com 9999 replicações, uma técnica computacionalmente intensiva de reamostragem (Fox & Weisberg, 2018, p. 249). Na determinação de intervalos de confiança, foi empregada a técnica de *bootstrap* com correção de tendência (*bias-corrected and accelerated bootstrap*). No caso dos intervalos de confiança das estimativas, escolheram-se alguns valores de entrada possíveis para os preditores, os quais foram examinados por análise gráfica.

Com os modelos finalizados, parâmetros de distribuição de densidades de venação foram comparados em relação à idade e localidade de origem das amostras, sendo que os intervalos de confiança das médias foram calculados por *bootstrap* com correção da tendência com 9999 replicações. A normalidade das distribuições foi verificada através do teste de Shapiro-Wilk, enquanto que a homogeneidade das variâncias foi examinada pelo teste de Bartlett (Bartlett, 1937). Eliminaram-se os dados mais influentes (*outliers*) somente quando necessário para o prosseguimento da análise. Desse modo, foi possível comparar as distribuições através da análise de variância com um fator (*One-way ANOVA*) ou pelo teste t de Welch (*Welch's ANOVA*, Welch, 1951). Para a identificação de diferenças particulares entre os intervalos e localidades utilizou-se o teste de Tukey-Kramer (Kramer, 1956) associado a *boxplots* e histograma empilhado. Tais análises foram realizadas com auxílio do *software* R (R Core Team, 2019), que incluíram o pacote *car* (Fox *et al.*, 2019)

5. Resultados

Os cinco modelos iniciais no processo de *backward elimination* estão incluídos na tabela 7, sendo que as equações geradas a partir da *stepwise regression* estão plotadas conforme AIC e número de termos na figura 12 (dados em anexo). A análise quantitativa dos resíduos dos três modelos pré-selecionados quanto à qualidade do ajuste e critério de informação ajustados tanto por OLS quanto por WLS está especificada na tabela 8, e aqueles em que a intersecção foi acrescentada na tabela 9. Notavelmente, os resíduos de todos os modelos testados possuem heterocedasticidade ou falta de normalidade. A análise de variância dos modelos finais está descrita na tabela 10, sendo que todos os modelos foram considerados significativos, com a estimativa dos coeficientes numéricos na tabela 11. Os resíduos desses modelos estão plotados na figura 13 em relação aos valores de densidade de venação estimados, enquanto que os intervalos de confiança da densidade de nervação estão definidos na figura 14. A partir disso, determinaram-se distribuições de densidade de nervação, as quais são visualmente idênticas entre os três modelos finais, e por isso, as análises dessas distribuições foram especificadas somente para o modelo com menor número de termos. Sendo assim, calcularam-se os parâmetros das distribuições das densidades entre as localidades e unidades litoestratigráficas, além do afloramento Itanema (Fm. Rio Bonito, Gr. Guatá, município de Urussanga, Santa Catarina), os quais estão determinados na tabela 12. Em dois grupos foram excluídos o *outlier* mais influente, a fim de tornar as distribuições mais próximas do normal (isto é, tornar $p > \alpha$). Dessa maneira, estabeleceram-se quatro conjuntos de comparações para os quais a homogeneidade das variâncias foi aferida a fim de verificar os pressupostos da comparação múltipla, que estão determinado na tabela 12. Somente no conjunto C1 as variâncias não são constantes, e por esse motivo, a análise de variância desse conjunto foi realizada através do

Tabela 7: Modelos de partida para o procedimento de *stepwise regression*. k: número de termos. R²: coeficiente de determinação para o ajuste por OLS

Modelo	k	R ²
$\beta_0 + x + y + z$ (linear)	4	0,948
$\beta_0 + x + y + z + xy + xz + yz + xyz$ (linear com interação)	8	0,95
$\beta_0 + x + y + z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y} + \sqrt{z}$ (linear com transformação)	10	0,951
$\beta_0 + x + y + z + x^2 + y^2 + z^2$ (polinomial quadrático sem interação)	7	0,95
$\beta_0 + x + y + z + x^2 + y^2 + z^2 + xy + xz + yz + xyz$ (polinomial quadrático)	11	0,955

teste t de Welch, o qual corrige a heterocedasticidade, enquanto que nos demais conjuntos foi determinada pela análise de variância com um fator (Tab. 14). Foi justamente em C1 que não foi detectada diferença significativa entre as médias, diferentemente dos outros três conjuntos. Diante disso, discriminou-se através da comparação múltipla par-a-par em quais grupos a diferença entre as médias foi significativa (Tab. 14, Fig. 15 e 16). Na figura 16 também estão exemplificadas três amostras de diferentes localidades, como demonstração da variação da densidade de venação encontrada.

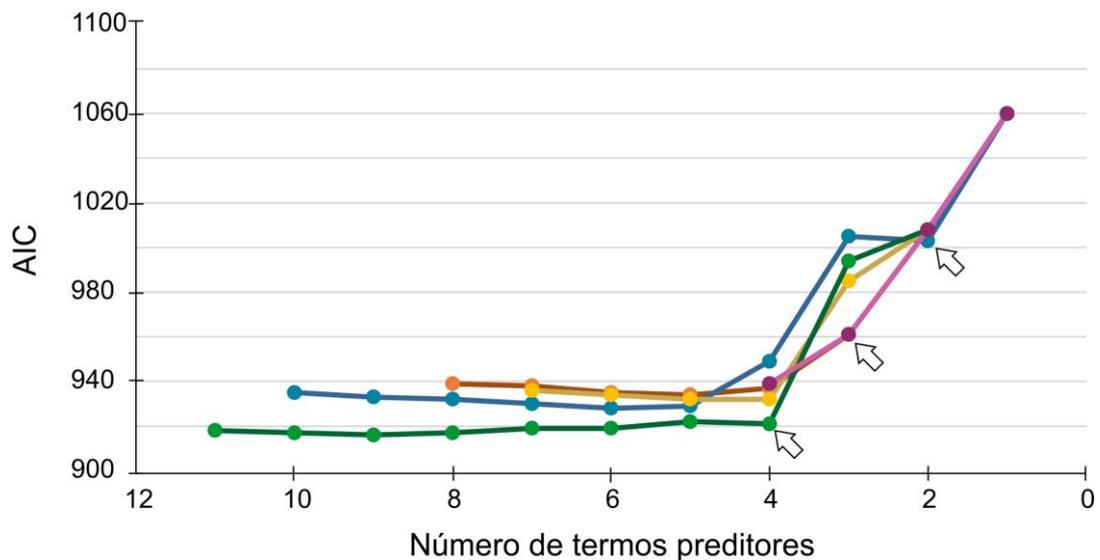


Figura 12: Desenvolvimento dos modelos por *backward elimination* a partir das equações da tabela 6. Rosa: linear; laranja: linear com interação; azul: linear com transformação; amarelo: polinomial quadrático sem interação; verde: polinomial quadrático com interação. Setas indicam modelos pré-selecionados.

Tabela 7: Valores p na análise dos resíduos, AIC e R^2 dos modelos pré-selecionados (conforme figura 12). Valores em negrito são não-significantes no nível de confiança de 95%.

Ajuste	Modelo	Independência		Homo- cedast.	Norma- -lidade	AIC	R^2
		α'	β_0'				
OLS	$z + \sqrt{y}$	0,01	0,008	0	0,009	1003	93,0%
	$x + y + z$	0	0	0,0001	0,107	961	94,2%
	$x^2 + y + z + xz$	0,395	0,417	0,0003	0,027	921	95,2%
WLS	$z + \sqrt{y}$	0,0005	0,003	0,0001	0,005	1033	93,0%
	$x + y + z$	0	0	0,029	0,673	1035	93,9%
	$x^2 + y + z + xz$	0,339	0,34	0,001	0,102	998	95,1%

Tabela 8: Valores p na análise dos resíduos, AIC e R² dos modelos pré-selecionados considerando-se uma intersecção (compare com tabela 8). Valores em negrito são não-significantes no nível de confiança de 95%.

Ajuste	Modelo	Independência		Homo- cedast.	Norma- -lidade	AIC	R ²
		α'	β_0'				
OLS	$z + \sqrt{y} + \beta_0$	1	1	0,005	0,0998	994	93,3%
	$x + y + z + \beta_0$	1	1	0,0001	0,0033	939	94,8%
WLS	$z + \sqrt{y} + \beta_0$	0,336	0,336	0,0154	0,239	1034	93,3%
	$x + y + z + \beta_0$	0,737	0,802	0,0029	0,0375	1038	94,6%

Tabela 9: Análise de variância dos modelos selecionados. gl: graus de liberdade; SQ: soma dos quadrados; MQ: média dos quadrados.

Modelo [ajuste]	Varição	gl	SQ	MQ	F	p
$z + \sqrt{y} + \beta_0$ [OLS]	Explicada	2	14084	7042	1571	< 0,001
	Resíduos	225	1009	4,48		
$x + y + z + \beta_0$ [WLS]	Explicada	3	14280	4760	1312	< 0,001
	Resíduos	224	813	3,63		
$x^2 + y + z + xz$ [WLS]	Explicada	3	14359	4786	1461	< 0,001
	Resíduos	224	734	3,28		
	Total	227	15093			

6. Discussão

6.1. Modelagem e comparação múltipla

Se por um lado o levantamento da densidade de nervação em área é um procedimento demorado, chegando a 30 minutos por amostra, a obtenção das variáveis predictoras é rápida, sendo medidas em menos de 5 minutos. Os preditores foram escolhidos de modo a compreenderem a variação de densidade ao longo da folha, tendo comprimento flexível. Essa

é uma vantagem em relação aos métodos em que a densidade é calculada a partir de polígonos definidos por lados de comprimento fixo (Fig. 10e), uma vez que a largura das folhas *Glossopteris* é bastante variável. Dessa forma, folhas estreitas tenderiam a ser super-representadas, diferentemente de folhas grandes que teriam área de amostragem demasiadamente pequena. Assim, por meio de um modelo de estimação, os preditores viabilizam a estimação da densidade em área de forma rápida e prática, sendo adaptáveis a cada folha.

Para o desenvolvimento dos modelos de predição da densidade de nervação escolheram-se cinco equações iniciais (Tab. 7). Com o procedimento de *stepwise regression*, a precisão das sucessivas equações geradas deve diminuir gradativamente devido à progressiva exclusão das variáveis-pergunta durante a *backward elimination*, originando uma curva ascendente na plotagem AIC vs k (Fig. 12). No entanto, em modelos em que o sobre-ajuste está presente, a retirada de certos preditores pouco interfere na qualidade de ajuste, o que pode ser decorrência do excesso de variáveis, fazendo a variável-saída responder parcialmente ao ruído. Dessa forma, o patamar ilustrado na figura 12 torna evidente a existência de sobre-ajuste nos modelos que possuem $k > 4$, uma vez que a precisão foi mantida mesmo reduzido o número de preditores.

Tabela 10: Coeficientes numéricos dos modelos selecionados (vide tabela 10). EP: erro-padrão. IC: intervalo de confiança para $\alpha = 5\%$. Tendência: tendência estimada do *bootstrap*. *** $p < 0,001$.

Modelo	Termo	β	EP	IC	Tendência	t
i	z	0,81	0,037	[0,742; 0,886]	0,1%	21,7***
	\sqrt{y}	1,9	0,238	[1,443; 2,383]	-0,8%	8***
	β_0	-2,102	0,653	[-3,411;-0,821]	1,2%	-3,2***
ii	x	0,153	0,069	[0,050; 0,157]	1,3%	2,2***
	y	0,246	0,039	[0,181; 0,263]	0,7%	6,4***
	z	0,686	0,087	[0,669;0,816]	-0,2%	7,9***
	β_0	1,867	0,728	[0,613; 2,811]	5,9%	2,6***
iii	x^2	0,0213	0,005	[0,013; 0,024]	0,03%	4,5***
	y	0,284	0,037	[0,215; 0,328]	0	7,6***
	z	0,88	0,037	[0,830; 0,964]	-0,5%	23,5***
	xz	-0,0175	0,004	[-0,021;-0,009]	0,01	-4,4***

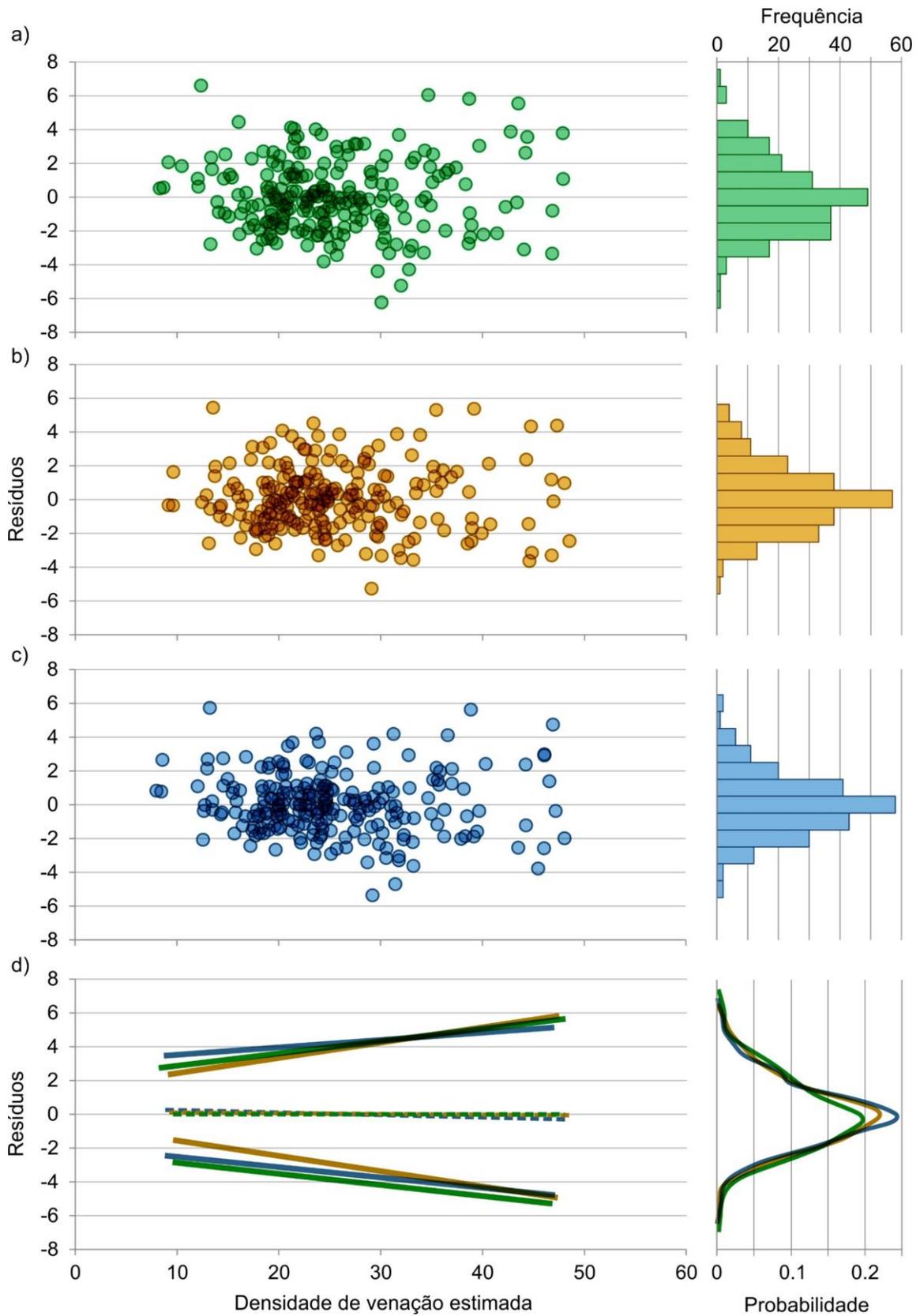


Figura 13: Análise gráfica dos resíduos dos modelos selecionados (Tab. 11). a) modelo i. b) modelo ii. c) modelo iii. d) tendência dos resíduos. Probabilidades foram estimadas por densidades de Kernel.

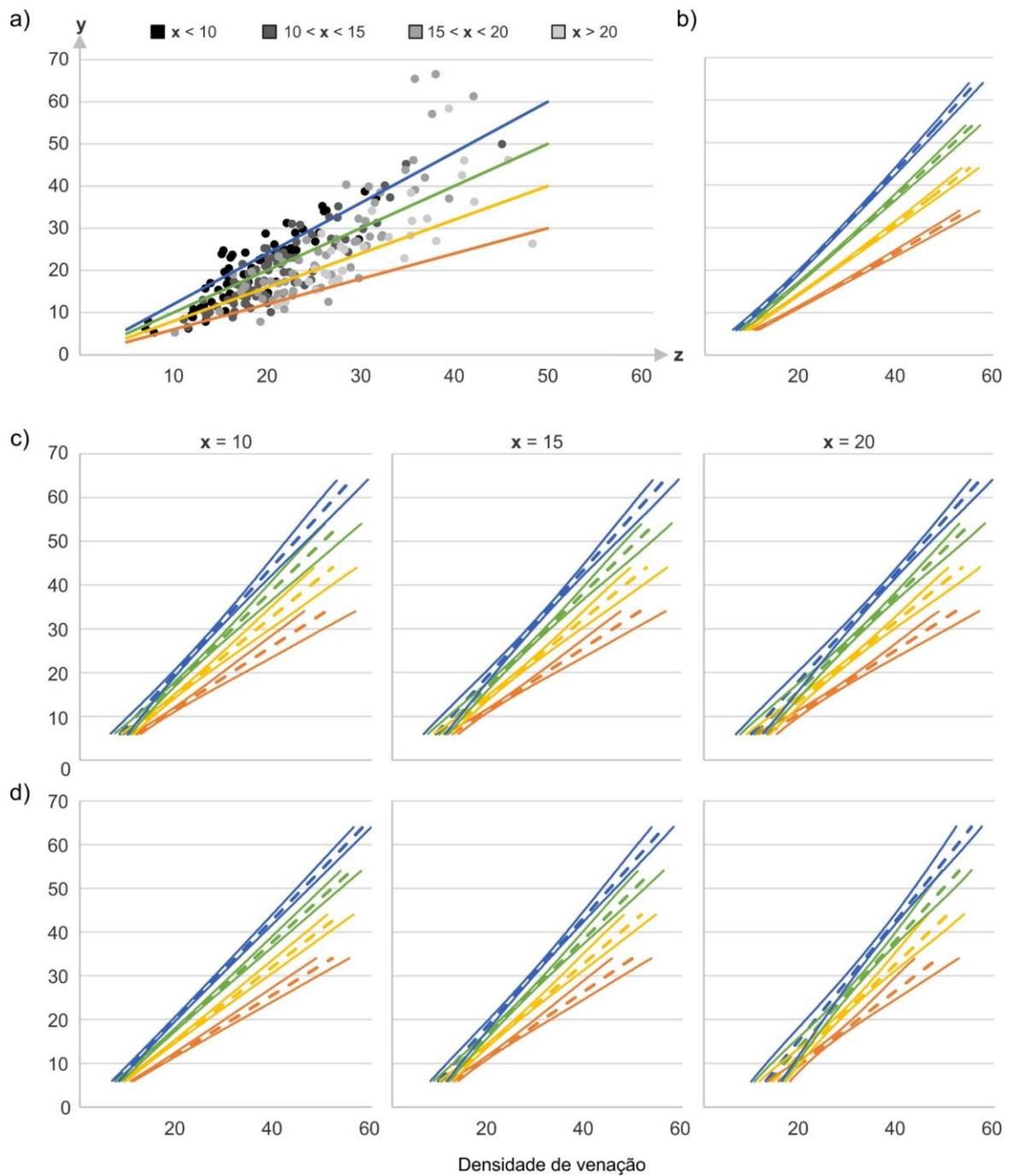


Figura 14: Relação entre os preditores e intervalos de confiança para a resposta média para os modelos selecionados. Linhas tracejadas indicam densidades de venação estimadas (em cm^{-1}), e linhas contínuas representam intervalos de confiança com $\alpha = 5\%$. Azul: $y/z = 1,2$. Verde: $y/z = 1$. Amarelo: $y/z = 0,8$. Vermelho: $y/z = 0,6$. a) Valores amostrados de y dados x e z . b) Modelo i. c) Modelo ii. d) Modelo iii.

Tabela 11: Parâmetros de distribuição dos intervalos temporais e localidades amostrados em relação à densidade de venação estimada. n: número amostral. *exclusão de um *outlier*. Somas não correspondem ao total devido à exclusão ou falta de informação sobre os intervalos de coleta das amostras (*missing values*). Média: em cm^{-1} . IC: intervalos de confiança da média, em cm^{-1} . Var.: variância, em cm^{-2} . Norm.: valores-p do teste de Shapiro-Wilk, valores entre parênteses incluem os *outliers*.

Grupos	n	Média	IC ($\alpha = 5\%$)	Var.	Norm.
Guadalupeano-Triássico	169	27,74	[27,86;28,51]	82,4	0,051
Cisuraliano	74	27,27	[27,08;27,69]	33,3	0,079
Antártida	27*	31,75	[31,41;32,28]	46,7	0,054 (0,013)
Austrália	22	24,04	[23,94;24,46]	47,9	0,778
Índia	119	22,44	[22,35;22,88]	35,6	0,723
Fm. Raniganj	56	20,63	[20,49;21,07]	25,5	0,156
Fm. Barakar	28	25,9	[25,69;26,27]	15,8	0,002
Fm. Karharbari	5	31,94	[31,60;32,74]	43,3	0,347
Barakar+Karharbari	33	26,81	[26,62;27,21]	23,6	0,109
Brasil	93	32,44	[32,15;33,07]	55,6	0,901
Gr. Passa Dois	53	36,13	[35,65;36,83]	34,5	0,744
Gr. Guatá	40	27,57	[27,37;27,99]	42,4	0,244
Itanema	21	29,09	[28,81;29,56]	19,1	0,53
Guatá sem Itanema	18*	24,66	[24,47;25,06]	38,7	0,158 (0,015)
Total	262	27,21	[27,14;27,75]	70,3	0,012

Tabela 12: Homogeneidade das variâncias em quatro conjunto de comparações. Valores $p < \alpha$ indicam que não é possível afirmar que os grupos sejam homocedásticos.

Grupos	p
C1 Guadalupiano-Triássico; Cisuraliano.	0
C2 Antártida; Austrália; Índia; Brasil.	0,156
C3 Antártida; Austrália; Índia; Gr. Passa Dois; Gr. Guatá.	0,757
C4 Antártida; Austrália; Fm. Raniganj; Barakar+Karharbari; Gr. Passa Dois; Itanema; Guatá sem Itanema.	0,157

Tabela 13: Análise de variância dos quatro conjuntos de comparação (Tab. 13). Valores $p < \alpha$ indicam que não é possível afirmar que as médias de densidade de venação dos grupos sejam iguais entre si. Est: estatística do teste, t para C1, F para os demais. Abreviações idem tabela 10.

	Variação	gl	SQ	MQ	Est.	p
C1	Entre grupos	1			0,64	0,52
	Resíduos	213,43				
C2	Entre grupos	3	6026	2009	44,75	< 0,001
	Resíduos	257	11536	44,9		
C3	Entre grupos	4	7695	1924	49,91	< 0,001
	Resíduos	256	9867	38,5		
C4	Entre grupos	6	7531	1255	38,8	< 0,001
	Resíduos	223	7213	32,2		

Tabela 14: Probabilidade de significância nas comparações múltiplas. Valores $p < \alpha$ indicam que não é possível afirmar que as médias de densidade de venação dos grupos sejam iguais entre si.

Comparação	p	Comparação	p
C2		C4	
Antártida-Austrália	0,05%	Antártida-Austrália	0
Antártida-Brasil	96,5%	Antártida-Gr. Guatá (s. It.)	0,1%
Antártida-Índia	0	Antártida-Itanema	67,9%
Austrália-Brasil	0	Antártida-Gr. Passa Dois	2,2%
Austrália-Índia	73,2%	Antártida-Barakar+Karhar.	1,6%
Brasil-Índia	0	Antártida-Raniganj	0
		Austrália-Gr. Guatá (s. It.)	99,9%
C3		Austrália-Itanema	6%
Antártida-Austrália	0,02%	Austrália-Gr. Passa Dois	0
Antártida-Gr. Guatá	5,6%	Austrália-Barakar+Karhar.	57,2%
Antártida-Gr. Passa Dois	2,6%	Austrália-Raniganj	20,9%
Antártida-Índia	0	Gr. Guatá (s. It.)-Itanema	19,2%
Austrália-Gr. Guatá	20,7%	Gr. Guatá (s. It.)-Gr. P. Dois	0
Austrália-Gr. Passa Dois	0	Gr. Guatá (s. It.)-Barakar+K.	85,5%
Austrália-Índia	80%	Gr. Guatá (s. It.)-Raniganj	12,6%
Gr. Guatá-Gr. Passa	0	Itanema-Gr. Passa Dois	0
Dois	0	Itanema-Barakar+Karhar.	78,1%
Gr. Guatá-Índia	0	Itanema-Raniganj	0
Gr. Passa Dois-Índia	0	Gr. Passa Dois-Barakar+K.	0
		Gr. Passa Dois-Raniganj	0
		Barakar+Karhar.-Raniganj	0

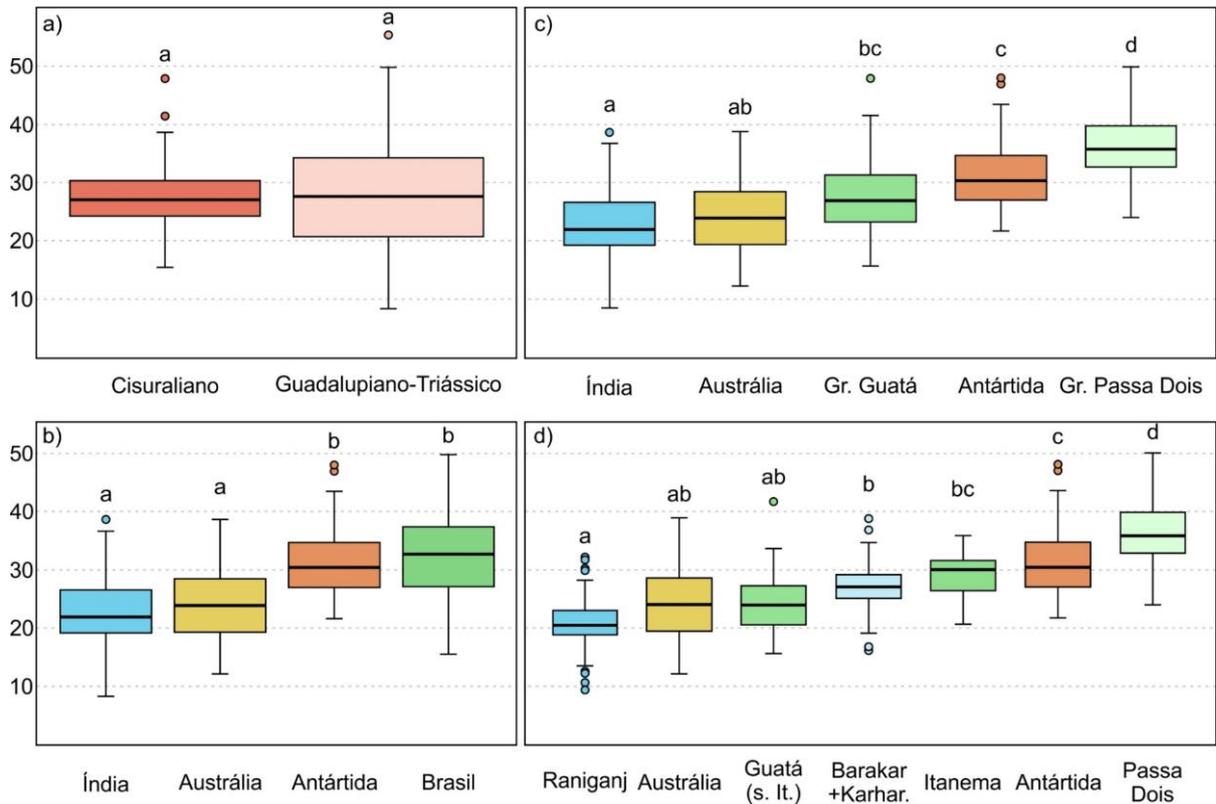


Figura 15: Distribuições das densidades de venação (em cm^{-1}) nos conjuntos de grupos comparados. Letras iguais indicam diferença das médias não-significativa com $\alpha = 5\%$. a) C1. b) C2. c) C3. d) C4 (conforme tabela 14).

Outro fator que pode influenciar na seleção de variáveis é a multicolinearidade. Preditores fortemente colineares respondem à mesma variação da saída, e por isso, sua exclusão também não afeta a qualidade do ajuste. Uma vez que a multicolinearidade interfere nos valores t (Kutner *et al.*, 2005, p. 407), eventualmente variáveis colineares podem ser eliminadas tardiamente durante a *backward elimination*. Assim, uma maneira informal de diagnosticar a multicolinearidade é a identificação de flutuações nos valores t nos termos eliminados, quando na verdade deveriam sempre aumentar devido à retirada de variáveis-pergunta. Nesses casos, a curva definida por AIC vs k apresentaria redução no ângulo de inclinação, como verificado em $k = 2$ em quase todos os modelos testados (valores t em anexo). Outra evidência de multicolinearidade é o baixo AIC do modelo linear em relação aos demais quando $k = 3$. Uma vez que o modelo linear é um caso particular de todos os outros, esperar-se-ia que todos os modelos tivessem maior parcimônia (menor AIC). Na verdade, o modelo linear é o único que não possui qualquer evidência de sobre-ajuste ou multicolinearidade em todo o processo de *stepwise regression*. Assim, os modelos que possuem menor critério de informação com menos de cinco termos preditores foram pré-selecionados (Fig. 12).

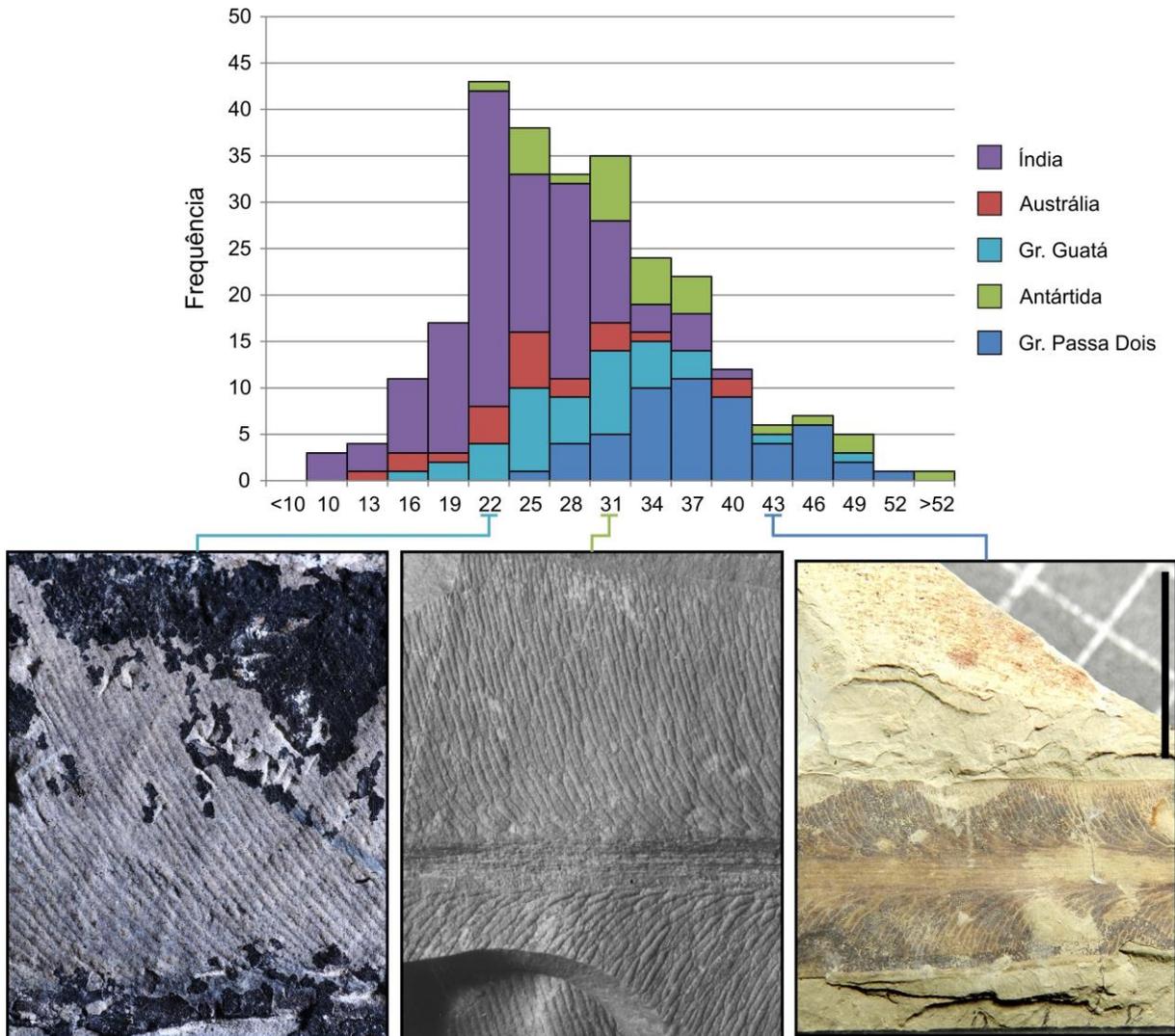


Figura 16: Histograma empilhado das densidades de nervação estimadas em cm^{-1} para as 228 amostras através do modelo i e três amostras como exemplificação. Note a redução do espaço inter-venular entre a amostra da esquerda (Gr. Guatá), do centro (Antártida, cortesia de Rudolph Serbet) e direita (Gr. Passa Dois). Barra = 1 cm (equivalente para as três fotografias). Valores estimados em 23,3; 31,1 e 44,4 cm^{-1} sucessivamente.

Em relação aos modelos pré-selecionados, dois deles encaixam-se perfeitamente no critério de seleção de Burnham & Anderson (2002, p. 70), com diferenças no critério de informação maiores que 10 em relação aos demais modelos com mesmo número de termos preditores (Fig. 12). Por outro lado, o modelo $z + \sqrt{y}$ possui diferença do AIC menor que 10 em relação a $z + y$, e portanto, esse último poderia também ser considerado. Comparando os três modelos pré-selecionados (Tab. 8), o modelo polinomial quadrático com interação é o único empiricamente sustentado. Aliás, foi somente este último que apresentou resíduos independentes no ajuste por OLS, sendo que os três modelos testados possuem heteroscedasticidade significativa e dois deles possuem resíduos não-normais no nível de confiança de 95%. A diagnose de resíduos não-independentes indica que o método dos mínimos quadrados ordinários não é o melhor

estimador linear não viesado, conforme o teorema de Gauss-Markov. A consequência da falta de homocedasticidade é que a qualidade do ajuste é não-constante em relação à saída, enquanto que a assimetria dos resíduos produz estimativas não-centralizadas. Em contrapartida, o ajuste por WLS utilizando pesos sugeridos por Wooldridge (2008, p. 283) foi eficiente em diminuir a assimetria dos resíduos em dois modelos. A heteroscedasticidade também reduziu em todos os modelos testados, embora continuasse significativa. É importante notar que a consequência direta do ajuste por resíduos ponderados é a redução na precisão global dos modelos, além do aumento da autocorrelação dos resíduos (maior da dependência). Para reduzir a tendência dos resíduos, somou-se uma constante aos modelos lineares, que foi eficiente em torná-los independentes (Tab. 9). Assim, os três modelos selecionados (Tab. 10) possuem resíduos independentes, apesar de não serem identicamente distribuídos (possuem ou variância não-constante ou normalidade ausente) (Fig. 13). Dado isso, o erro-padrão e os intervalos de confiança dos coeficientes numéricos foram calculados por *bootstrap* com correção da tendência (Tab. 11), técnica mais robusta em relação a tais desvios. É interessante notar que os módulos de t de todos os termos preditores são maiores que $t_{0,025;225}$ ($= 1,97$), indicando que todas variáveis são importantes para a estimação. Outro ponto pertinente é que a amplitude dos intervalos de confiança para os valores médios é bastante variável entre os três modelos selecionados. Através de determinadas razões y/z e alguns valores possíveis de x (Fig. 14a), nota-se que as amplitudes dos intervalos de confiança do modelo i são menores e mais homogêneas que os demais (Fig. 14b). Por outro lado, as densidades de venação médias obtidas pelos modelos ii e iii possuem intervalos de confiança mais largos, principalmente em baixas razões y/z (Fig. 14c-d). Ainda, também é perceptível que as amplitudes dos intervalos preditos calculadas para o modelo ii tendem a ser maiores em baixos valores de x, ao contrário do modelo iii. Essas variações são provavelmente decorrentes da variabilidade da significância dos termos preditores (Tab. 11), que é menor para a variável x, embora possua probabilidade de significância menor que 5%.

Mediante o modelo i, calcularam-se parâmetros de distribuição da densidade de venação entre grupos, os quais são claramente variáveis entre as localidades e unidades litoestratigráficas amostradas (Tab. 12). Em relação às épocas investigadas, não é possível afirmar que as médias sejam diferentes, embora as densidades obtidas para o intervalo Guadalupiano-Triássico sejam bem mais variáveis que no Cisuraliano (Tab. 12-14). Quanto às localidades, notavelmente as amostras coletadas em depósitos brasileiros apresentam maior variância, e por isso, tais amostras foram subdivididas tendo em consideração os grupos litoestratigráficos de ocorrência, isto é, Grupo Guatá (Sakmariano ao Artinskiano) e Grupo

Passa Dois (Kunguriano ao Wuchiapingiano). Com isso, tanto a normalidade de cada grupo além da homocedasticidade mantiveram-se. Na comparação múltipla (Tab. 12-15, Fig. 15) é evidente que as médias entre esses dois grupos são diferentes, sendo que a distribuição obtida para o Grupo Passa Dois é significativamente distinta de todas as outras testadas, com valor médio das densidade mais elevado. Ainda, verificou-se a distribuição nas amostras coletadas no afloramento Itanema isoladamente (topo do Grupo Guatá). Todavia, não é possível afirmar que as densidades nesse afloramento sejam diferentes da base da formação Rio Bonito, bem como em relação ao Cisuraliano da Índia (formações Karharbari e Barakahar) e Guadalupiano-Lopingiano da Antártida e da Austrália (embora a probabilidade na comparação com esse último seja muito próxima de 5%). O resultado relativo ao Grupo Guatá ao retirar-se o afloramento Itanema mostrou diferenças não-significativas na comparação com as formações permianas da Índia e Austrália, além do próprio afloramento Itanema. Considerando-se o Grupo Guatá como todo, não há evidências de que as médias sejam diferentes da Austrália e Antártida (valor de probabilidade muito próximo de 5% nesse último). Já no Permiano da Índia, o Cisuraliano (Fm. Barakar+Karharbari) é significativamente distinto do Lopingiano (Fm. Raniganj), porém ambos não possuem médias significativamente diferentes em relação às densidades da Austrália e Grupo Guatá (sem Itanema). Somente para a Fm. Raniganj não há evidências de que a média seja distinta em relação ao afloramento Itanema. Embora não tenha sido possível explorar a diferença entre as duas unidades cisuralianas amostradas na Índia, a densidades de venação média na Formação Karharbari é numericamente maior que na Formação Barakar (Tab. 12). Por fim, a comparação entre Antártida e Austrália mostra diferenças significativas em todos os conjuntos testados.

6.2. A evolução paleoambiental das áreas de estudo e a variação na densidade de venação das *Glossopteris*

A base do sistema Permiano em todas as bacias sedimentares das áreas de estudo é nitidamente reconhecida por depósitos glaciais, consequentes da persistência da fase de *icehouse* iniciada no Carbonífero e proximidade do Gondwana em relação ao polo sul. Geleiras existiram em grande escala até o Sakmariano, o que ocasionou grandes flutuações do nível eustático (entre 60 e 120 metros), as quais perduraram até o Kunguriano, no caso das bacias australianas (Rygel *et al.*, 2008). Lentamente, o nível de base recuou ao longo do período (Haq & Schutter, 2008), em função do término da glaciação e da formação e consolidação do Pangéia,

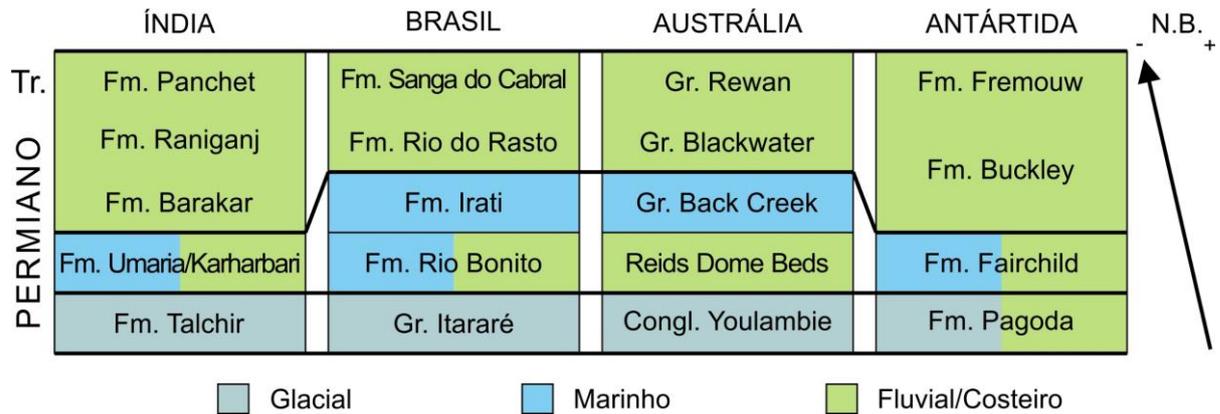


Figura 17: Correlação litoestratigráfica entre as unidades da área estudada e a variação do nível de base (N.B.).

levando a formação de ambientes flúvio-marinhos sobrepostos a rochas francamente continentais (Fig. 17). Globalmente, a regressão marinha foi também acompanhada pelo aumento da temperatura e da pressão de CO₂ atmosférico, e assim, climas frios foram substituídos de amenos e úmidos, no início do período, por quentes e mais secos ao final. São evidências dessa transição a substituição de extensos depósitos de carvões permianos por *red beds* permo-triássicos (Fig. 18), os quais são elementos comuns no Gondwana (Acharyya *et al.*, 1977). Assim, notavelmente existiu uma tendência global de aridização no final da era paleozóica, o que foi decorrente da redução da taxa de precipitação, aumento de evapotranspiração ou maior sazonalidade climática. Com o fim da glaciação em larga escala, o sistema de monções do Pangeia foi fortalecido (Parrish *et al.*, 1996), propiciando a ocorrência de verões chuvosos e invernos com nevascas em áreas como a Antártida, Índia e Austrália (Fluteau *et al.*, 2001).

Já no final do Permiano, modelos baseados na direção de paleocorrentes dos ventos também indicam que o interior do Pangeia era caracterizado por baixos índices pluviométricos, ao passo que áreas próximas ao Tethys teriam permanecido úmidas, tais como a Índia e Austrália, com chuvas fortemente controladas pelas monções (Fawcett *et al.*, 1994, p. 145, Gibbs *et al.*, 2002). Segundo Limarino & Spalletti (1986), a sedimentação continental sob clima seco registrada nos estratos da Bacia do Paraná coincide com a regressão marinha do fim do Permiano (Fig. 17), as quais estão relacionadas ao movimento no Gondwana em direção ao equador, à existência de um supercontinente com interior árido e à barreira de umidade promovida pela orogênese andina. Dessa forma, o clima no Gondwana Ocidental evoluiu durante o Permiano de úmido para subtropical e finalmente desértico (Fig. 19, Goldberg, 2004). Essa linha de raciocínio é similar a de Rees *et al.* (2002), o qual sugere que o pólo de rotação do Gondwana durante esse período estava localizado próximo à Austrália, e assim, a América do Sul teria sofrido um rápido deslocamento para o norte, enquanto que o Gondwana Oriental teria permanecido

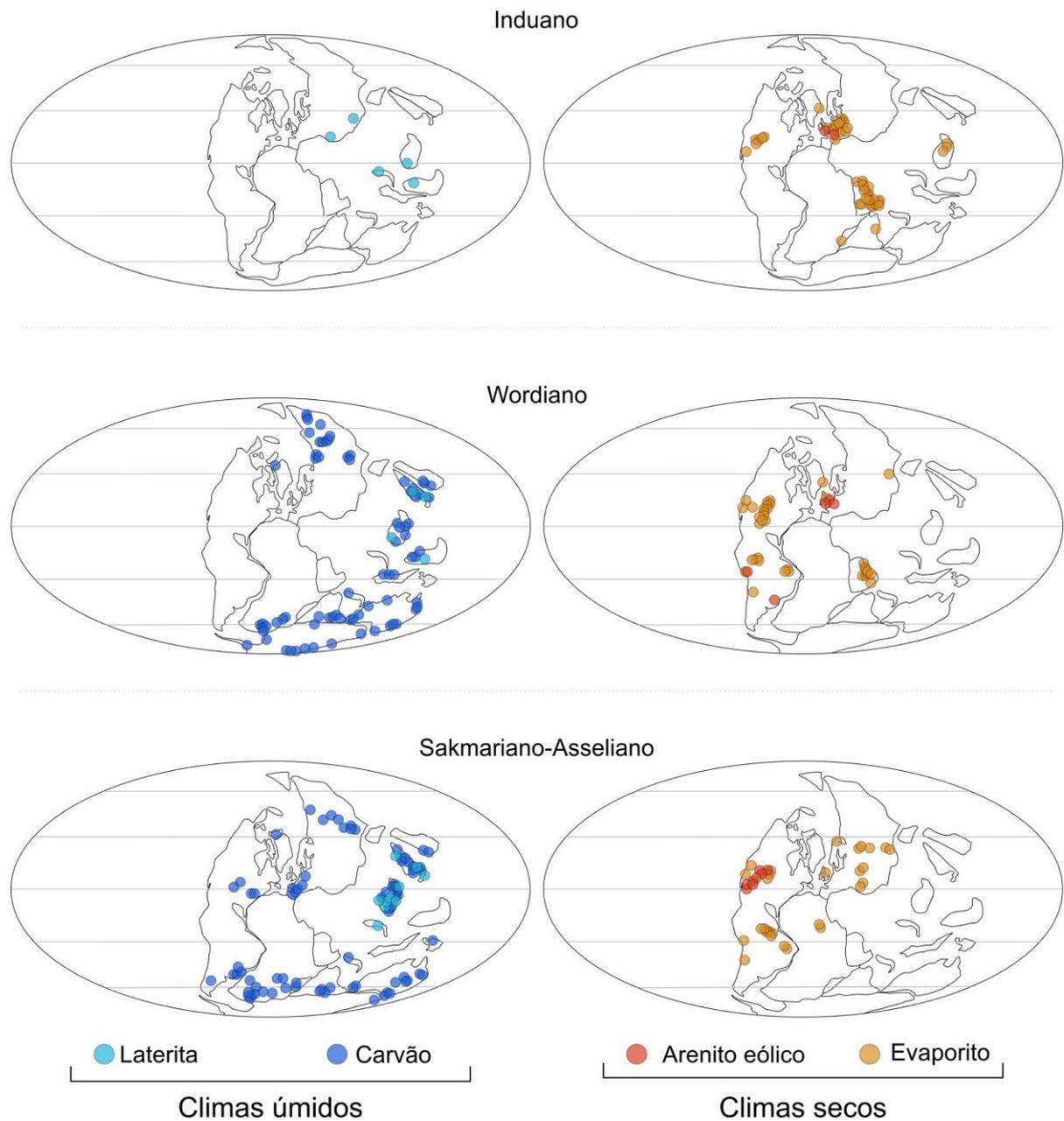
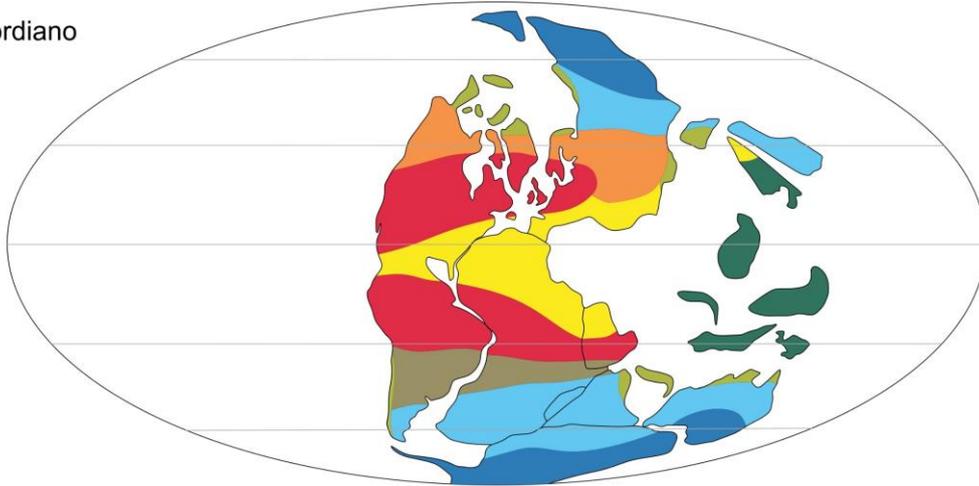


Figura 19: Distribuição paleogeográfica das principais litologias sensíveis à precipitação. a) no Induano; b) no Wordiano; c) no intervalo Asseliano-Sakmario. Compilado a partir de Rees *et al.* (2002), Gibbs *et al.* (2002), Chumakov & Zharkov (2002, 2003), Ziegler *et al.* (2003), Boucot *et al.*, (2013) e Limarino *et al.* (2014).

praticamente na mesma posição geográfica. Tais modelos são consistentes com a distribuição de carvões que se tornam totalmente ausentes no Induano (Fig. 18). Valores depletados de $\delta^{13}\text{C}$ em carbonatos e no querogênio dessa época indicam baixa produtividade orgânica, com presença massiva de *red beds* (Retallack *et al.*, 1996). Desta forma, indicadores paleoambientais mostram tendência climática de aridização, a qual ocorreu de forma heterogênea na área estudada, sendo por vezes intercalada por períodos úmidos.

Wordiano



Sakmariano

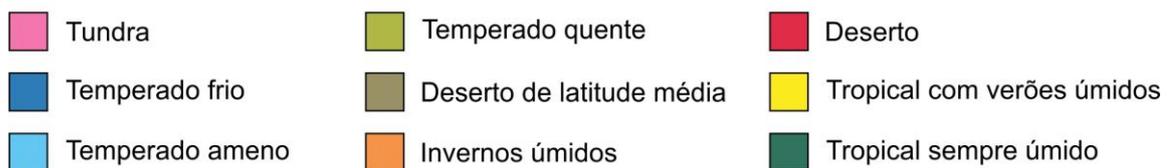
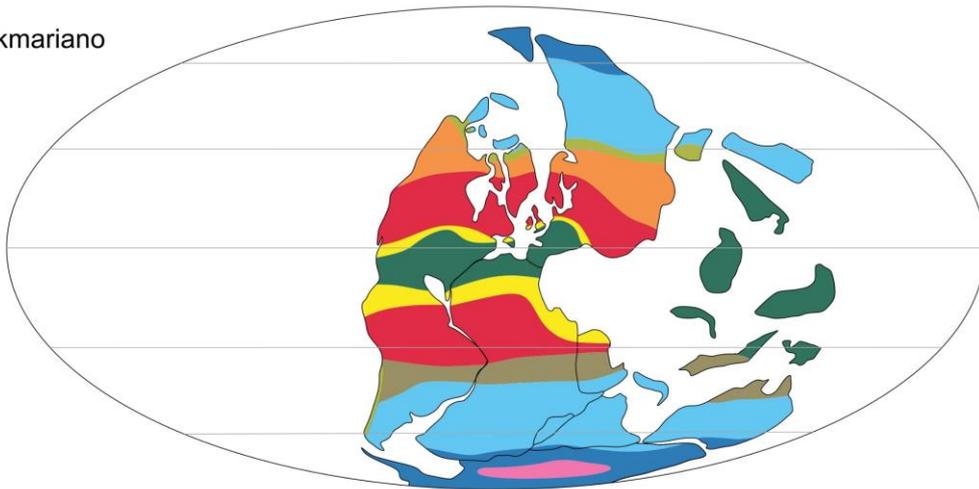


Figura 21: Interpretação paleoclimática/paleoambiental para o Wordiano e Sakmariano. Note que a expansão dos cinturões de climas desérticos no Wordiano, especialmente no Gondwana Ocidental. Adaptado de Rees *et al.* (2002).

No Permiano das bacias indianas (Tab. 16), a fase glacial é seguida pela deposição de carvões, que são intercalados com folhelhos carbonáticos (Fm. Karharbari), sequências interpretadas por um clima sazonal com alternância de fases mais úmidas e mais secas. Todavia, na Formação Barakar, a presença abundante de caulinita e de carvões indicam a prevalência de clima temperado úmido. Essa diferença paleoclimática pode explicar porque a média de densidade de nervação das folhas *Glossopteris* da Fm. Karharbari é numericamente maior que na Fm. Barakar (Tab. 12), uma vez que se esperam valores de densidade menores em climas mais úmidos. Já na Formação Barren Measures e unidades correlacionadas, a notável ausência

de carvão, presença de *red beds* e de rochas carbonáticas são indicadores de clima quente e de exposição subaérea (Casshyap & Tewari, 2001), indicando aumento de aridização. Posteriormente, na Formação Raniganj, registram-se arenitos arcóseos cloritizados, folhelhos e carvões em menores quantidade, o que implica em climas mais secos porém úmidos o suficiente para a preservação da matéria orgânica vegetal (Dutta, 2002). Por outro lado, o levantamento palinológico realizado por Tiwari & Tripathi (1988) bem como as assembleias fitofossilíferas encontradas (Chandra & Chandra, 1988), indicam dominância de um clima predominantemente úmido nesse intervalo, o que vai ao encontro dos baixos valores de densidade de nervação obtidos para essa unidade. Para Navale & Saxena (1989), a abundância de esmectita e caulinita nesses estratos também são indicativos de ambientes úmidos. Novamente na Formação Panchet aparecem rochas avermelhadas, existindo aumento da quantidade de caulinita em direção ao topo dessa unidade, o que é relacionado a climas semi-áridos que gradualmente transacionam para climas úmidos (Chandra & Chandra, 1988; Dutta, 2002). Assim, as densidades de nervação das folhas *Glossopteris* dos depósitos indianos aparentemente responderam bem ao nível de umidade dos paleoambientes com valores inversamente correlacionados, da mesma forma que ocorre nas plantas modernas (Tab. 16), embora existam controvérsias em relação ao clima dominante durante a sedimentação da Fm. Raniganj. No futuro, amostras de *Glossopteris* das demais unidades poderão confirmar essa hipótese, para as quais se esperam altos valores de densidade de venação.

Na Bacia do Paraná, camadas carbonosas da Formação Rio Bonito afloram sobrepostas aos depósitos glaciais do Grupo Itararé. Além dos carvões, existem também níveis de caulinita, bem como paleossolos que apresentam altos valores CIA (Goldberg & Humayun, 2010). Em direção ao topo dessa unidade, há diminuição do conteúdo de ilita (Costa *et al.*, 2018), indicando paleoambientes progressivamente mais úmidos. Ainda, a presença de macrofósseis vegetais nessa unidade, que incluem licófitas, filicófitas e esfenófitas, está relacionada a climas de

Tabela 16: Interpretação paleoclimática para a Índia. Modificado de Veevers & Tewari (1995, p. 6), com dados palinológicos de Tiwari & Tripathi (1988)

Formação	Temperatura	Umidade	DV (cm⁻¹)
Panchet	Ameno-quente	Baixa-média	?
Raniganj	Quente	Muito alta	20,6
Barren Measures	Quente	Média	?
Barakar	Ameno-quente	Alta	25,9
Karharbari	Muito frio	Média-alta	31,9
Talchir	Frio extremo	Baixa-média	?

temperatura amena e comunidades higrófitas (Cúneo, 1996; Guerra-sommer & Cazzulo-Klepzig, 2000). Nesse intervalo, a média de densidade de nervação calculada para as *Glossopteris* é de 27,6 cm⁻¹, existindo um aumento de 24,7 para 29,1 cm⁻¹ das camadas fossilíferas da base dessa unidade para o topo (afloramento Itanema), embora esse aumento não seja significativo no nível de confiança de 95%. Já na Formação Irati, sequencialmente acima da Fm. Rio Bonito, interpreta-se um clima sazonal, com alternância cíclica de climas secos e úmidos, evidenciados por ritmitos dolomíticos e folhelhos betuminosos (Holz *et al.*, 2010). Também levam a esse entendimento a presença de evaporitos, estromatólitos, *teepees* e gretas de ressecamento (Fairchild *et al.*, 1985), além de lenhos petrificados contendo medulas lacunosas, sugerindo a presença de períodos de seca (Mussa *et al.*, 1980). Nas formações Corumbataí e Teresina, a presença de estromatólitos e *red beds* atestam a persistência de climas secos, o que também é sugerido pelo $\delta^{18}\text{O}$ de calcários (Suguio *et al.*, 1974; Goldberg, 2001), sendo que a formação dessas últimas rochas deve ter ocorrido em fases de elevada salinidade, durante períodos com baixa entrada de água (Rohn, 1994). Sobreposta a essa última unidade, na Formação Rio do Rasto, também afloram rochas carbonáticas, além de *red beds* e arenitos eólicos, novamente evidências de aridez (Holz *et al.*, 2010). Ainda, dados petrológicos das rochas da Fm. Sanga do Cabral sustentam que condições áridas ou semi-áridas perduraram também no Triássico (Zerfass *et al.*, 2003). Esses biomas, conforme Ziegler (1990), podem ser classificados como desertos de latitude média, os quais são amplamente observados no final do Permiano da América do Sul. Nesses antigos ambientes, os macrofósseis vegetais exibem feições xeromórficas que refletem ambientes com menor disponibilidade hídrica. Justamente nesses ambientes a média de densidade de venação das *Glossopteris* é a maior entre todos os grupos observados (36,1 cm⁻¹), tendo diferença significativa em relação a todas as demais unidades litoestratigráficas analisadas. Nesse sentido, as densidades de venação calculadas para o afloramento de Itanema poderiam estar respondendo à transição entre *greenhouse* e *hothouse*, as quais passariam a serem dominantes no Grupo Passa Dois.

Devido à proximidade da localização da placa antártica em relação ao polo sul no início do Permiano, provavelmente esse continente estava coberto por gelo. No entanto, deveriam existir verões suficientemente quentes nas fases interglaciais, o que pode ser inferido por caules fossilizados (Chumakov & Zharkov, 2002). Com a retração das geleiras, o clima passou a temperado úmido, porém sazonal, com temperaturas baixas e escuridão durante os invernos (Cúneo, 1996). Esse entendimento é decorrente da presença de camadas carbonosas, que indicam a existência de ambientes geralmente úmidos (Collinson *et al.*, 1992), além de lenhos contendo anéis de crescimento. Na segunda metade do Permiano, a sedimentação é representada

pela Formação Buckley, na qual carvões estão ausentes na base, retornando no topo. Nessa unidade, a umidade também é atestada pela identificação de paleossolos típicos de pântanos (Retallack *et al.*, 1997), com altas quantidades de alumínio e ausência de nódulos calcários (Retallack & Krull, 1999). É interessante notar que nas Montanhas Ellsworth afloram não somente carvões, mas também argilitos carbonáticos com gretas de ressecamento da Formação Polarstar, na qual as densidades de nervação das *Glossopteris* tiveram média de $31,8 \text{ cm}^{-1}$, valor que não é significativamente distinto do afloramento Itanema. Esses podem ser indicativos de que nesses habitats haveria maior sazonalidade em relação aos ambientes que deram origem às rochas da Formação Buckley, com a existência de períodos de seca, de maneira similar à Bacia do Paraná. Já para o Triássico, devido à ocorrência de evaporitos e ausência de restos vegetais, McGregor (1965) sugeriu que o clima era árido. Contraditoriamente, a presença de paleossolos não-carbonáticos da Formação Fremouw indica terrenos sazonalmente alagados (Retallack *et al.*, 1997).

Na Austrália, a base da sequência permiana da Bacia de Bowen apresenta abundância de carvões, ambientes os quais são relacionados por Draper & Beeston (1985) a um regime climático temperado-frio a subpolar, onde ocorriam inundações frequentes devido ao degelo durante os verões. Nesse período, evidências de altos níveis de precipitação também são encontradas na Bacia de Sydney, adjacente à Bacia de Bowen, o que inclui a presença de níveis de caulinita, laterita e bauxita (Loughnan, 1975). Interpretações semelhantes existem para o intervalo Guadalupiano-Lopingiano, em que camadas carbonosas também são recorrentes nas sequências sedimentares, sugerindo que o nível de umidade permaneceu alto o suficiente para a formação de turfeiras em ambientes fluviais e lacustres (Cúneo, 1996). Enquanto que no fim do Permiano o clima era predominantemente úmido, no Triássico passou a ser quente e sazonalmente seco (Parrish *et al.*, 1996), o que é notável devido à raridade de carvões e presença de *red beds* (Retallack, 1977), além de folhas fossilizadas que contêm cutículas resistentes (Cook, 1975), um recurso xeromórfico que impede a perda d'água. No contexto florístico, Retallack (1980) sugere que a flora *Botrychiopsis* da Austrália presente no fim do Carbonífero é equivalente à tundra moderna, a qual se transformou durante o Permiano em uma floresta boreal dominada por glossopterídeas. Durante esse período, a riqueza vegetal permaneceu elevada devido às condições favoráveis ao desenvolvimento florístico, diferentemente da Bacia do Paraná, em que é observado uma redução na biodiversidade (Goldberg, 2004; Iannuzzi, 2013). Evidentemente, os valores médios de densidade de nervação calculados para o intervalo Guadalupiano-Lopingiano da Austrália são baixos (24 cm^{-1}), sem diferença significativa em

relação ao Grupo Guatá e aos depósitos indianos, o que é provavelmente reflexo de condições climáticas predominantemente úmidas e favoráveis nesses ambientes.

6.3. Implicações paleoecológicas e comparação com outros trabalhos

Existem alguns trabalhos que já discutiram, em algum aspecto, a variação da densidade de nervação das *Glossopteris* (Tab. 17). No estudo de Retallack (2005b), 14 amostras coletadas em rochas datadas do intervalo Guadalupiano-Lopingiano da Antártida tiveram a densidade em área mensurada a partir de um paquímetro em quadrados de lado 1 cm, com ao menos cinco medidas por amostra. O autor inter-relacionou diversos indicadores paleoambientais, entre eles o conteúdo carbonático de paleossolos da Bacia de Sydney, sul da África e do Texas, além do índice estomático de peltaspermás e as densidades de venação das *Glossopteris* e *Taeniopteris* (uma possível cicadácea). Com isso, o autor reconheceu que densidades maiores estão relacionadas a paleossolos desenvolvidos em climas quentes e úmidos, resultado contrário ao que foi verificado neste presente trabalho. O autor ainda ressaltou que tais paleossolos poderiam também ser consequência da elevada pressão de CO₂ atmosférico registrada no fim do Permiano. No entanto, como já discutido na seção anterior, o clima do intervalo Guadalupiano-Lopingiano foi bastante heterogêneo, e portanto, não é válido fazer a associação direta entre indicadores paleoambientais originados de diferentes localidades (os fósseis e os paleossolos são de regiões completamente distintas). Já no trabalho de Boyce (2009), densidades de nervação de vários grupos vegetais foram comparadas, sendo que os valores encontrados para glossopterídeas foram semelhantes aos de outras gimnospermas e pteridófitas, porém menores do que os das angiospermas. O autor não menciona a metodologia utilizada na obtenção da densidade.

Tabela 17: Interpretações já publicadas quanto à densidade de venação de *Glossopteris* e a variação ambiental.

*Ver detalhes no texto

Trabalho	n	Fator investigado	Correlação?
Retallack (2005b)	14	Vários	*Sim?
Boyce <i>et al.</i> (2009)	19	Filogenia	Sim
Schwendemann (2018)	1312	CO ₂ , luz, latitude	*Não
Este trabalho	262	Umidade	Sim

No estudo de Schwendemann (2018), as densidades de venação foram calculadas em quadrados de lado 0,5 cm com auxílio do *software* ImageJ, com no máximo três medidas por amostra. Para tanto, utilizou de 1312 amostras de *Glossopteris* coletas, em sua maioria, na Antártida. O autor reconheceu que não havia correlação das densidades obtidas com as paleolatitudes, e sugeriu que isso fosse decorrente de heterogeneidades ambientais. Como as latitudes são bons estimadores da intensidade luminosa, o autor não conseguiu deduzir o efeito que altos contrastes do fotoperíodo teriam tido sobre a densidade de nervação. No entanto, afirmou que existe boa correlação entre as densidades e o nível de CO₂ atmosférico. Para tanto, comparou os valores de densidade de nervação a modelos de evolução atmosférica de Berner (2006, p. 5661), que constata a existência de baixas concentrações de gás carbônico para o início do Permiano, e um pico durante o limite Permo-Triássico. Entretanto, em sua discussão, Schwendemann (2018, p. 622) afirmou que “modelos sugerem que concentrações de CO₂ atmosférico eram maiores no Permiano inferior que no superior” (tradução livre), contrariando o trabalho que ele mesmo citou. Embora a diferença de densidade de venação obtida pelo autor seja significativa, ele mesmo reconhece que é muito pequena (20,9 cm⁻¹ no Permiano inferior e 17,2 cm⁻¹ no superior). De certo modo, esse resultado é semelhante ao que foi aqui encontrado (Fig. 15a), e caso não houvesse tal confusão em sua discussão, esse resultado estaria de acordo ao que se conhece para as angiospermas, que elevaram a densidade de venação em períodos de baixa pressão de CO₂. Ainda assim, esse não é um argumento que permita associar diretamente a variação das densidades à concentração de gás carbônico, pois a existência de correlação não é garantia de causalidade, principalmente quando os graus de liberdade entre os fatores é muito baixo (igual a zero, nesse caso). É importante comentar que, em sua tese de doutorado, o autor dividiu seus dados em Permiano inferior, médio e superior (Schwendemann, 2012), sendo que o pico de densidade foi observado no Permiano médio. Porém, se a densidade de fato respondesse ao nível de gás carbônico, não faria sentido que o valor máximo fosse obtido justamente quando a concentração de CO₂ estava em um patamar intermediário. Reitera-se que não há evidências de que a densidade de venação de folhas de gimnospermas responda plasticamente ao nível de gás carbônico.

Por outro lado, os resultados obtidos neste presente trabalho mostraram a existência de alguma correlação entre a densidade de nervação e a presença de fácies sensíveis à variação climática. Através do nível de umidade presente nos paleoambientes analisados, foi possível explicar as diferenças nos valores de densidade para as *Glossopteris* de forma razoável, sendo que é exatamente essa a principal fonte de variação na densidade de venação em folhas modernas dentro de um mesmo grupo vegetal. A existência simultânea de localidades no

densidade de nervação registrada para o intervalo Guadalupiano-Lopingiano da Austrália e Índia torna evidente que existiam condições propícias ao crescimento vegetal, o que é sustentado pelas interpretações paleoclimáticas que consideram que nessas áreas continentais as temperaturas eram amenas e a umidade alta devido à proximidade com o Tethys. Caso essas condições fossem predominantes ao longo de todo o ciclo anual, não haveria razão para a ocorrência de abscisão foliar. Desta forma, esses terrenos seriam dominadas por comunidades de plantas perenifólias, mas essa questão deve ser melhor esclarecida em pesquisas pósteras. Assim, a ampla variabilidade da densidade de venação aqui constatada reforça a ideia de que as glossopterídeas formariam um grupo bastante heterogêneo, com indivíduos adaptados a condições climáticas variadas e capazes de colonizar diferentes ambientes e zonas climáticas.

7. Considerações finais

Através de técnicas de modelagem probabilística, desenvolveram-se métodos práticos e rápidos de estimação da densidade de venação das folhas *Glossopteris*. Os modelos gerados são caracterizados por alta precisão, embora a análise dos resíduos aponte que possuam algum nível de inacurácia. Com a aplicação desses modelos em 262 amostras, pode-se comparar a variação da densidade de nervação em relação às mudanças climáticas e ambientais, tendo em base as sequências sedimentares do Permiano das bacias gondwânicas. Os indícios apontam que a disponibilidade hídrica é o principal fator controlador da densidade nas *Glossopteris*, que tende a ser maior em regiões onde a água é temporariamente indisponível, de forma análoga às plantas modernas. Ao passo que as folhas do Cisuraliano são predominantemente caracterizadas por baixa densidade de nervação, as densidades registradas para o intervalo Guadalupiano-Lopingiano tiveram maior variação. Nesse contexto, os dados adquiridos para este último intervalo indicam maior dominância de habitats úmidos nas bacias gondwânicas da Índia e na Bacia de Bowen, enquanto que a região da Bacia do Paraná e das Montanhas Transantárticas seriam sazonalmente mais secas. Essa interpretação está de acordo com a ideia de que ambientes localizados às margens do Tethys seriam relativamente mais úmidos quando comparados ao interior da Pangeia. A influência de outros fatores climáticos na densidade de nervação, tal como a temperatura média e a concentração de CO₂, deve ser melhor investigada no futuro.

Referências

- Acharyya, S.K., Ghosh, S.C. & Singh, G. 1977. Limits of stratigraphic distribution of *Glossopteris* in India: discussion. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 23: 145–158.
- Baker-Brosh, K.F. & Peet, R.K. 1997. The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology*. 78: 1250–1255.
- Bárdossy, G. & Aleva, G.J.J. 1990. *Lateritic Bauxites*. Amsterdã, Elsevier, 624p.
- Bardossy, G. 1994. Carboniferous to Jurassic bauxite deposits as paleoclimatic and paleogeographic indicators. *In*: Embry, A.F., Beauchamp, B. & Glass, D.J. (Ed.). *Pangea: Global Environment and Resources*. Calgary, Canadian Society of Petroleum Geologists, Calgary, p. 283-293.
- Barrett, P.J., D.H., Elliot & J.F., Lindsay. 1986. The Beacon Supergroup (Devonian-Triassic) and Ferrar Group (Jurassic) in the Beardmore Glacier area, Antarctica. *In*: Tumer, M.D. & Spletstoeser, J.F. (Ed.). *Geology of the central Transantarctic Mountains*. Washington, John Wiley & Sons, p. 339-428.
- Bartlett, M.S. 1937. Properties of sufficiency and statistical tests. *Proceedings of the Royal Society A*. 160(901): 268-282.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 1977. *Tafoflora Eogondvânica da camada Irapuá, Formação Rio Bonito (Grupo Tubarão), SC*. São Paulo, 301p. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. 1978. Ensaio sobre a utilização de caracteres biométricos das Glossopteridófitas em estratigrafia. *Boletim IG-USP*, 9: 91-95.
- Berner, R.A. 1969. Goethite stability and the origin of red beds. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 33(2): 267–273.
- Berner, R.A. 2006. GEOCARBSULF: a combined model for Phanerozoic atmospheric O₂ and CO₂. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 70: 5653-5664.
- Berthelin, M., Stolle, E., Kerp, H. & Broutin, J., 2006. *Glossopteris anatolica* Archangelsky and Wagner 1983, in a mixed Middle Permian flora from the Sultanate of Oman: comments on the geographical and stratigraphical distribution. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141: 313–317.
- Bhattacharya, H.N., Chakraborty, A. & Bhattacharya, B. 2005. Significance of transition between Talchir Formation and Karharbari Formation in Lower Gondwana basin evolution — A study in West Bokaro Coal basin, Jharkhand, India. *Journal of Earth System Science*, 114: 275.

- Birkeland, P.W. 1999. *Soils and Geomorphology*. Nova Iorque, Oxford University Press, 430p.
- Blonder, B. & Enquist, B.J. 2014. Inferring climate from angiosperm leaf venation networks. *New Phytologist*, 204: 116–126.
- Blonder, B., Violle, C., Bentley, L.P. & Enquist, B. 2014. Inclusion of vein traits improves predictive power for the leaf economic spectrum: a response to Sack et al. (2013). *Journal of Experimental Botany*, 65(18): 5109–5114.
- Bock, W.J. & Von Wahlert, G. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19: 269-299
- Borcard, D., P., Legendre & P., Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, 73:1045–1055.
- Boucot, A.J., Xu, C., Scotese, C.R. & Morley, R.J. 2013. *Phanerozoic Paleoclimate: an atlas of lithologic indicators of climate*. Tulsa, Society for Sedimentary Geology, 478p.
- Boyce, C.K. & Zwieniecki, M.A. 2012. Leaf fossil record suggests limited influence of atmospheric CO₂ on terrestrial productivity prior to angiosperm evolution *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109: 10403-10408
- Boyce, C.K., Brodribb, T.J., Feild, T.S. & Zwieniecki, M.A. 2009. Angiosperm leaf vein evolution was physiologically and environmentally transformative. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 1771–1776.
- Bradley, R.S. 2015. *Paleoclimatology* (3^a Ed.). Amsterdã, Elsevier, 675p.
- Brakel, A.T., Totterdell, J.M., Wells, A.T. & Nicoll, M.G. 2009. Sequence stratigraphy and fill history of the Bowen Basin, Queensland. *Australian Journal of Earth Sciences*, 56: 401–432.
- Breusch, T.S. & Pagan, A.R. 1979. A Simple Test for Heteroskedasticity and Random Coefficient Variation. *Econometrica*, 47(5):1287–1294.
- Brodribb, T.J. & Feild, T.S. 2010. Leaf hydraulic evolution led a surge in leaf photosynthetic capacity during early angiosperm diversification. *Ecology Letters*, 13: 175–183.
- Brodribb, T.J., Bienaime, D. & Marmottant, P. 2016. Revealing catastrophic failure of leaf networks under stress. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113: 4865–4869.
- Brodribb, T.J., Feild, T.S. & Jordan, G.J. 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. *Plant Physiology*, 144: 1890-1898.

- Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Zwieniecki, M.A. & Palma, B. 2005. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maxima. *New Phytologist*, 165: 839–846.
- Buchmann, N., Brooks, J.R., Rapp, K.D. & Ehleringer, J.R. 1996. Carbon isotope composition of C₄ grasses is influenced by light and water supply. *Plant, Cell and Environment*, 19(4): 392–402.
- Bühler, J., Rishmawi, L., Pflugfelder, D., Huber, G., Scharr, H., Hülskamp, M., Koornneef, M., Schurr, U. & Jahnke, S. 2015. phenoVein – a tool for leaf vein segmentation and analysis. *Plant Physiology*, 169: 2359-2370.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach*. Nova Iorque, Springer, 488p.
- Caschyap, S.M. & Tewari, R.C. 1987. Depositional model and tectonic evolution of Gondwana basins. *The Palaeobotanist*, 36: 59-66.
- Caschyap, S.M. & Tewari, R.C. 2001. Lithofacies and sedimentation of Mid-Permian Lower Gondwana red beds of eastern Peninsular India. In: Weiss, R.H. & Wopfner, H. (Ed.). *Contributions to geology and palaeontology of Gondwana in honour of Helmut Wopfner*. Colônia, Institut für Geologie und Mineralogie, Universität zu Köln, p. 63-72.
- Caschyap, S.M., & Qidwai, H. A. 1974. Glacial Sedimentation of Late Paleozoic Talchir Diamictite, Pench Valley Coalfield, Central India. *Geological Society of America Bulletin*, 85(5), 749-760.
- Cecil, C.B. 1990. Paleoclimate controls on stratigraphic repetition of chemical and siliciclastic rocks. *Geology*, 18: 533-536.
- Cerling, T.E. 1984. The stable isotopic composition of modern soil carbonate and its relationship to climate. *Earth and Planetary Science Letters*, 71: 229–240.
- Chakraborty, T. & Sarkar, S. 2005. Evidence of lacustrine sedimentation in the upper Permian Bijori Formation, Satpura Gondwana basin: Palaeogeographic and tectonic implications. *Journal of Earth System Science*, 114, 303–323.
- Chamley, H. 1989. *Clay Sedimentology*. Berlin, Springer, 623p.
- Chandra, S. & Chandra, A. 1988. Vegetational changes and their climatic implications in coal bearing Gondwana. *The Palaeobotanist*, 36: 74-86.
- Chandra, S. & Surange, K.R. 1979. *Revision of the Indian species of Glossopteris*. Lucknow, Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, 291p.
- Chimner, R.A., & Ewel, K.C. 2005. A tropical freshwater wetland: II. Production, decomposition, and peat formation. *Wetlands Ecology and Management*. 13:671–84.

Chumakov, N.M. & Zharkov, M.A. 2002. Climate during the Permian–Triassic biosphere reorganizations. Article 1. Climate of the Early Permian. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 10(6): 361-375.

Chumakov, N.M., & Zharkov, M.A. 2003, Climate during the Permian-Triassic biosphere reorganizations. Article 2. Climate of the Late Permian and Early Triassic: General inferences. *Stratigraphy and Geological Correlation*, 11: 361-375.

Clymo, R.S. 1978. A model of peat bog growth. In: Heal O.W. & Perkins D.F. (Ed.). *Production Ecology of British Moors and Montane Grasslands*. Berlin, Springer, p. 187-223.

Clymo, R.S., Turunen, J. & Tolonen, K. 1998. Carbon accumulation in peatland. *Oikos*, 81: 368-388.

Collinson, J.W., Vavra, C.L. & Zawiskie, J.M. 1992. Sedimentology of the Polarstar Formation (Permian), Ellsworth Mountains, West Antarctica. In: Webers, G.F., Craddock, C. & Spletstoesser, J.F. (Ed.). *The Geology and Paleontology of the Ellsworth Mountains, West Antarctica*. Boulder, Geological Society of America, p. 63-79.

Cook, A.C. 1975. The spatial and temporal variation of the type and rank of Australian coals. In: Cook, A.C. (Ed.). *Australian Black Coal — Its Occurrence, Mining, Preparation and Use*. Carlton, Australasian Institute of Mining and Metallurgy, p. 63-84.

Costa, H.S., Nascimento, M.S. & Ferreira, F.J.F. 2018. Clay minerals and gamma-ray spectrometry as paleoclimatic indicators in the Gondwana's sedimentary sequences, Santa Catarina, Brazil. *Revista Brasileira de Geofísica*, 36(3): 1-15

Craddock, C., Bastien, T.W., Rutford, R.H., Anderson, J.J. 1965. *Glossopteris* discovered in West Antarctica. *Science*, 148: 634-637.

Critchfield, W.B. & Little, E.L. 1966. *Geographic distribution of the pines of the world*. Washington, United States Department of Agriculture, 97p.

Cronin, T.M., 1999. *Principles of Paleoclimatology: Perspectives in Paleobiology and Earth History*. Nova Iorque, Columbia University Press, 560p.

Cúneo, R. 1996. Permian phytogeography in Gondwana. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 125: 75–104.

Dasgupta, P. 2005. Facies pattern of the middle Permian Barren Measures Formation, Jharia basin, India: The sedimentary response to basin tectonics. *Journal of Earth System Science*, 114(3): 287–302.

De Boer, H.J., Drake, P.L., Wendt, E., Price, C.A., Schulze, E.D., Turner, N.C., Nicolle, D. & Veneklaas, E.J. 2016. Apparent overinvestment in leaf venation relaxes leaf

morphological constraints on photosynthesis in arid habitats. *Plant Physiology*, 172: 2286–2299.

Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L. & Morand S. 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution*, 57: 2647–2652.

Dhondt, S., Van Haerenborgh, D., Van Cauwenbergh, C., Merks, R.M.H., Philips, W., Beemster, G.T.S. & Inze, D. 2012. Quantitative analysis of venation patterns of Arabidopsis leaves by supervised image analysis. *Plant Journal*, 69: 553–563.

Dickins, J.M. & Malone, E.J. 1973. *Geology of the Bowen Basin, Queensland*. Canberra, Australian Government Publishing Service, 154p.

DiMichele, W.A., Chaney, D.S., Lucas, S.G., Kerp, H. & Voigt, S. 2013. Flora of the Lower Permian Abo Formation red beds, western equatorial Pangea, New Mexico. In: Lucas, S.G., Nelson, W.J., DiMichele, W.A., Spielmann, J.A., Krainer, K., Barrick, J.E., Elrick, S. & Voigt, S. (Ed.). *The Carboniferous-Permian transition in Central New Mexico*. Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History, p. 265–287.

Draper, J.J. & Beeston, J.W. 1985. Depositional aspects of the Reids Dome beds, Denison Trough. *Queensland Government Mining Journal*, 86: 200–210.

Dutta, P. 2002. Gondwana lithostratigraphy of peninsular India. *Gondwana Research*, 5(2): 540–553.

Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Mitchell, J.D., Johnson, K.R., Wilf, P. & Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. Ithaca, Cornell University Press, 220p.

Eronen, J.T., Polly, P.D., Fred, M., Damuth, J., Frank, D.C., Mosbrugger, V., Scheidegger, C., Stenseth, N.C. & Fortelius M. 2010. Ecometrics: the traits that bind the past and present together. *Integrative Zoology*, 5: 88–101.

Evans-FitzGerald, C., Porter, A.S., Yiotis, C., Elliott-Kingston, C., McElwain, J.C. 2016. Co-ordination in morphological leaf traits of early diverging angiosperms is maintained following exposure to experimental palaeo-atmospheric conditions of sub-ambient O₂ and elevated CO₂. *Frontiers in Plant Science*, 7: 1368.

Fairchild, T.R., Coimbra, A.M. & Boggiani, P.C. 1985. Ocorrência de estromatólitos silicificados na Formação Irati (Permiano) na borda setentrional da Bacia do Paraná (MT, GO). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 57(1): 117.

Faith, J.T. & Lyman, R.L. 2019. *Paleozoology and Paleoenvironments*. Cambridge, Cambridge University Press, 398p.

Farquhar, G.D. 1983. On the nature of carbon isotope discrimination in C₄ species. *Australian Journal of Plant Physiology*, 10: 205–226.

Fawcett, P.J., Barron, E.J., Robison, V.D. & Katz, B.J. 1994. The climatic evolution of India and Australia from the Late Permian to mid-Jurassic: a comparison of climate model results with the geologic record. *In: Klein, G.D. (Ed.). Pangea: paleoclimate, tectonics, and sedimentation during accretion, zenith, and breakup of a supercontinent.* Boulder, Geological Society of America, p. 139–157.

Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, 125: 1–15.

Fielding, C.R., Stephens, C.J. & Holcombe, R.J. 1997. Permian stratigraphy and palaeogeography of the eastern Bowen Basin, Gogango Overfolded Zone and Strathnair Synclinorium in the Rockhampton–Mackay region, central Queensland. *In: Ashley, P.M. & Flood, P. (Ed.). Tectonics and metallogenesis of the New England Orogen.* Hornsby, Geological Society of Australia, p. 80–95.

Fluteau, F., Besse, J., Broutin, J. & Ramstein, G. 2001. The Late Permian climate. What can be inferred from climate modelling concerning Pangea scenarios and Hercynian range altitude? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 167: 39–71.

Fox, J. & Weisberg, S. 2018. *An R Companion to Applied Regression*. 3 ed. Thousand Oaks, Sage, 576p.

Fox, J., Weisberg, S. & Price, B. 2019. Companion to Applied Regression. Disponível em: < <http://cran-r.project.org/web/packages/car/car.pdf> >.

Frakes, L.A., Francis, J.E., & Syktus, J.I. 1992. *Climate modes of the Phanerozoic*. Cambridge, Cambridge University Press, 274p.

Franks, P.J. & Beerling, D.J. 2009. Maximum leaf conductance driven by CO₂ effects on stomatal size and density over geologic time. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 106: 10343–10347.

Gibbs, M.T., Rees, P.M., Kutzbach, J.E., Ziegler, A.M., Behling, P.J. & Rowley, D.B. 2002. Simulations of Permian climate and comparisons with climate-sensitive sediments. *The Journal of Geology*, 110: 33–55.

Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15:63–92.

Goldberg, K. & Humayun, M. 2010. The applicability of the Chemical Index of Alteration as a paleoclimatic indicator: an example from the Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 293, 175–183.

Goldberg, K. 2001. *The Paleoclimatic Evolution of the Permian of the Paraná Basin in southern Brazil*. Chicago, 267p. Tese de Doutorado, Department of Geophysical Sciences, University of Chicago.

Goldberg, K. 2004. Floral diversity data in the assessment of paleoclimate in the Paraná Basin, southern Brazil. *The Journal of Geology*, 112: 719-727.

Good, R. 1953. *The geography of the flowering plants*. Harlow, Longman, 2 ed, 452p.

Gornitz, V. 2009. Paleoclimate Proxies, An Introduction. In: Gornitz V. (Ed.). *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Dordrecht, Springer, p. 716-720.

Gould, R. E. 1975. A preliminary report on petrified axes of *Vertebraria* from the Permian of eastern Australia. In: Campbell, K.S.W. (Ed.). *Gondwana geology: papers presented at the Third Gondwana Symposium, Canberra, Australia, 1973*, Canberra, Australian National University Press, p. 109-115.

Grafen, A. 1989. The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 326: 119–157.

Guerra-Sommer, M. & Cazzulo-Klepzig, M. 2000. Early Permian palaeofloras from southern Brazilian Gondwana: a palaeoclimatic approach. *Revista Brasileira de Geociências*, 30: 486–490.

Gulbranson, E.L., Ryberg, P.E., Decombeix, A.L., Taylor, E.L., Taylor, T.N. & Isbell, J.L. 2014. Leaf habit of Late Permian *Glossopteris* trees from high-palaeolatitude forests. *Journal of the Geological Society*, 171(4): 493–507.

Haldar, S.K. & Tišljár, J. 2014. Sedimentary rocks. In: Tišljár, S.K.H. (Ed.), *Introduction to Mineralogy and Petrology*. Oxford, Elsevier, p. 121–212.

Hansley, P.L. & Spirakis, C.S. 1992. Organic matter diagenesis as the key to a unifying theory for the genesis of tabular uranium-vanadium deposits in the Morrison Formation, Colorado Plateau. *Economic Geology*, 87(2): 352–365.

Haq, B.U. & Schutter, S.R. 2008. A chronology of Paleozoic sea-level changes. *Science*, 322: 64–68.

Hardie, L.A. 1984. Evaporites: marine or non-marine?. *American Journal of Science*, 284: 193-240.

Harper D.A.T. 2009. Evolution and Climate Change. In: Gornitz V. (Ed.) *Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments*. Dordrecht, Springer, p. 325-331.

Henderson, G.M. 2002. New oceanic proxies for paleoclimate. *Earth and Planetary Science Letters*, 203: 1–13.

Holz, M., França, A.B., Souza, P.A., Iannuzzi, R. & Rohn, R. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous/Permian succession of the eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 382–399.

Iannuzzi, R. & Vieira, C.E.L. 2005. *Paleobotânica*. Porto Alegre, Editora da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 167p.

Iannuzzi, R. 2013. The Carboniferous-Permian floral transition in the Paraná Basin. In: Lucas, S.G., Nelson, W.J., DiMichele, W.A., Spielmann, J.A., Krainer, K., Barrick, J.E., Elrick, S. & Voigt, S. (Ed.). *The Carboniferous-Permian transition in Central New Mexico*. Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History, p. 132-136.

Iriondo, M.H., & Kröhling, D.M. 2007. Non-classical types of loess. *Sedimentary Geology*, 202(3): 352–368.

IUGS. 2019. Chart/Time Scale. Disponível em: <
<http://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2019-05.pdf>>

Jenny, H. 1980. *The Soil Resource, Origin and Behaviour*. Nova Iorque, Springer-Verlag, 378p.

Kohn, M.J. 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C₃ plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107: 19691–19695.

Kopylova, G.N., Guseva, N.V., Kopylova, Y.G. & S. V. Boldina. 2018. The chemical composition of ground water in observational water vents in the Petropavlovsk Geodynamic Test Site: the classification and effects of large earthquakes. *Journal of Volcanology and Seismology*, 12: 268-286.

Kramer, C.Y. 1956. Extension of multiple range tests to group means with unequal numbers of replications. *Biometrics*, 12: 307-310.

Krumbein, W.E. & Giele, C. 1979. Calcification in a coccoid cyanobacterium associated with the formation of desert stromatolites. *Sedimentology*, 26: 593–604.

Kuenen, P.H. 1960. Experimental abrasion, 4: Eolian action: *The Journal of Geology*, 68: 427-449.

Kutner, M.H., Nachtsheim, C.J., Neter, J. & Li, W. 2005. *Applied linear statistical models* (5th ed.). Nova Iorque, McGraw-Hill, 1396p.

Leary, R.L. 1998. Venation patterns in some early *Glossopteris*. *The Palaeobotanist* 47: 16-19.

Limarino, C.O. & Spalletti, L.A. 1986. Eolian permian deposits in west and northwest Argentina. *Sedimentary Geology*, 49(1-2): 109–127.

Limarino, C.O., Césari, S., Spalletti, L.A., Taboada, A.C., Isbell, J.L., Geuna, S. & Gulbranson, E.L. 2014. A paleoclimatic review of southern South America during the late Paleozoic: a record from icehouse to extreme greenhouse conditions. *Gondwana Research*, 25: 1396-1421.

Little, E.L. 1971. *Atlas of United States trees; vol I. Conifers and important hardwoods*. Washington, US Department of Agriculture, Forest Service, 200p.

Little, S.A., Kembel, S.W. & Wilf, P. 2010. Paleotemperature proxies from leaf fossils reinterpreted in light of evolutionary history. *PLoS ONE*, 5(12): e15161

Loughnan, F.C. 1975. Laterites and flint clays in the Early Permian of the Sydney Basin, Australia, and their palaeoclimatic implications. *Journal of Sedimentary Research*, 45(3): 591-598.

Lowenstein, T.K. & Hardie, L.A. 1985. Criteria for recognition of salt-pan evaporites. *Sedimentology*, 32: 627-644.

Mack, G.H. & James W.C. 1994. Paleoclimate and the Global Distribution of Paleosols. *The Journal of Geology*, 102(3): 360-366.

Mason, C.M. & Donovan, L.A. 2015. Evolution of the leaf economics spectrum in herbs: evidence from environmental divergences in leaf physiology across *Helianthus* (Asteraceae). *Evolution*, 69: 2705–2720.

Mattis, P., Kimball, S., Neumann, S. & Natterer, M. 1996. GIMP. Disponível em < gimp.org. >

McElwain, J.C., Yiotis, C. & Lawson, T. 2015. Using modern plant trait relationships between observed and theoretical maximum stomatal conductance and vein density to examine patterns of plant macroevolution. *New Phytologist*, 209: 94–103.

McGregor, V.R. 1965. Notes on the geology of the area between the heads of the Beardmore and Shackleton glaciers, Antarctica. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 8(2): 278-291.

McKown, A.D., Cochard, H. & Sack, L. 2010. Decoding leaf hydraulics with a spatially explicit model: principles of venation architecture and implications for its evolution. *The American Naturalist*, 175: 447–460.

McLoughlin, S. 1993. Glossopterid megafossils in Permian Gondwanic non-marine biostratigraphy. In: Findlay, R.H., Unrug R., Banks, M.R. & Veevers, J.J. (Ed.). *Gondwana Eight: assembly, evolution and dispersal*. Roterdã, A. A. Balkema, p. 253–264.

McLoughlin, S. 1994a. Late Permian plant megafossils from the Bowen Basin, Queensland, Australia: Part 2. *Palaeontographica (B)*, 231, 1-29.

- McLoughlin, S. 1994b. Late Permian plant megafossils from the Bowen Basin, Queensland, Australia: Part 3. *Palaeontographica (B)*, 231,31-62.
- Mildenhall, D.C. 1976. *Glossopteris ampla* Dana from New Zealand Permian sediments. *New Zealand Journal of Geology and Geophysics*, 19: 130-132.
- Montañez, I.P. & Poulsen, C.J. 2013. The Late Paleozoic Ice Age: an evolving paradigm. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 41: 629–656.
- Moore, T.L. & Scotese, C.R. 2012. Ancient Earth: Breakup of Pangea. Disponível em: < <http://apps.apple.com/us/app/breakup-of-pangea/id509943912> >
- Mosbrugger, V. & Schilling, H.D. 1992. Terrestrial palaeoclimatology in the Tertiary: a methodological critique. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99: 17-29.
- Mussa, D., Carvalho, R.G. & Santos, P.R. 1980. Estudo estratigráfico e paleoecológico em ocorrências fossilíferas da Formação Irati, Estado de São Paulo, Brasil. *Boletim IG-USP*, 11: 142-149.
- Nardini, A., Peda, G. & La Rocca, N. 2012. Trade-offs between leaf hydraulic capacity and drought vulnerability: morpho-anatomical bases, carbon costs and ecological consequences. *New Phytologist*, 196: 788–798.
- Naugolnykh, S. V. & Uranbileg, L. 2018. A new discovery of *Glossopteris* in Southeastern Mongolia as an argument for distant migration of Gondwanan plants. *Journal of Asian Earth Sciences*, 154: 142–148.
- Navale, G.K.B. & Saxena, R. 1989. An appraisal of coal petrographic facies in Lower Gondwana (Permian) coal seams of India. *International Journal of Coal Geology*, 12(1-4): 553–588.
- Nesbitt, H.W. & Young, G.M. 1982. Early Proterozoic climates and plate motions inferred from major element chemistry of lutites. *Nature* 299: 715–717.
- Nobis, M.P., Traiser, C., Roth-Nebelsick, A. 2012. Latitudinal variation in morphological traits of the genus *Pinus* and its relation to environmental and phylogenetic signals. *Plant Ecology & Diversity*, 5: 1-11.
- Parkhurst, D., & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment: *Journal of Ecology*, 60: 505-537.
- Parrish, J.T., Bradshaw, M.T., Brakel, A.T., Mulholland, S.M., Totterdell, J.M. & Yeates, A.N. 1996. Palaeoclimatology of Australia during the Pangean interval. *Paleoclimates*, 1: 241–281.

Peppe, D.J., Baumgartner, A., Flynn, A. & Blonder, B. 2018. Reconstructing paleoclimate and paleoecology using fossil leaves. *In*: Croft, D., Su, D. & Simpson, S. (Ed). *Methods in paleoecology*. Cham, Springer, p. 289–317.

Peppe, D.J., Royer, D.L., Cariglino, B., Oliver, S.Y., Newman, S., Leight, E., Enikolopov, G., Fernandez-Burgos, M., Herrera, F., Adams, J.M., Correa, E., Currano, E.D., Erickson, J.M., Hinojosa, L.F., Hoganson, J.W., Iglesias, A., Jaramillo, C.A., Johnson, K.R., Jordan, G.J., Kraft, N.J.B., Lovelock, E.C., Lusk, C.H., Niinemets, U., Peñuelas, J., Rapson, G., Wing, S.L. & Wright, I.J. 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190: 724–739.

Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M., Cornwell, W., Craine, J. & Gurvich, D. 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61: 167–234.

Persons, B.S. 1970. *Laterite: Genesis, Location, Use*. Nova Iorque, Plenum Press, 103p.

Pigg, K.B. & Taylor, T.N. 1993. Anatomically preserved *Glossopteris* stems with attached leaves from the central Transantarctic Mountains, Antarctica. *American Journal of Botany*, 80: 500-516.

Pigg, K.B., & Trivett, M.L. 1994. Evolution of the glossopterid gymnosperms from Permian Gondwana. *Journal of Plant Research*, 107: 461– 477.

Plumstead, E.P. 1958. The habit of growth of Glossopteridae. *South African Journal of Geology*, 61: 81-96.

Price, C.A., Symonova, O., Mileyko, Y., Hilley, T. & Weitz, J. 2011. Leaf extraction and analysis framework graphical user interface: segmenting and analyzing the structure of leaf veins and areoles. *Plant Physiology*. 155: 236–245.

Price, G.D., Valdes, P.J. & Shellwood, B.W. 1997. Prediction of modern bauxite occurrence: implications for the climate reconstruction. *Palaeogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology*, 131: 1-14.

R Core Team. 2019. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Viena.

Rapalini, A.E, Fazzito, S. & Orue, D. 2006. A new Late Permian paleomagnetic pole for stable South America; the Independencia Group, eastern Paraguay. *Earth, Planets and Space*, 58: 1247-1253.

Rasband, W.S. 1997. ImageJ. U. S. National Institutes of Health, Bethesda.

Ray, S. & Chakraborty, T. 2002. Lower Gondwana fluvial succession of the Pench-Kanhan Valley, India's stratigraphic architecture and depositional control. *Sedimentary Geology*, 151: 243–271.

Rees, P.M., Ziegler, A.M., Gibbs, M.T., Kutzbach, J.E., Rehling, P.J. & Rowley D.B. 2002. Permian phytogeographic patterns and climate data/model comparisons. *The Journal of Geology*, 110: 1-31.

Reichgelt, T., West, C.K. & Greenwood, D.R. 2018. The relation between global palm distribution and climate. *Scientific Reports*, 8: 4721.

Renner, S.S. 2005. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. *Trends in Plant Science*, 10: 550-558.

Retallack, G.J. & Krull, E.S. 1999. Landscape Ecological Shift at the Permian–Triassic Boundary in Antarctica, *Australian Journal of Earth Sciences*, 46: 785–812.

Retallack, G.J. 1977. Triassic palaeosols of the Upper Narabeen Group of New South Wales. Part I: Features of the palaeosols. *Journal of the Geological Society of Australia*, 23(4): 383-399

Retallack, G.J. 1980. Late Carboniferous to Middle Triassic megafossil floras from the Sydney Basin. *New South Wales Geological Survey*, 26: 384-430.

Retallack, G.J. 2005a. Pedogenic carbonate proxies for amount and seasonality of precipitation in paleosols. *Geology* 33: 333–336.

Retallack, G.J. 2005b. Permian greenhouse crises. *In: Lucas, S.G. & Ziegler, K. E. (Ed.). The nonmarine Permian*. Albuquerque, New Mexico Museum of Natural History & Science, p. 256–269.

Retallack, G.J. 2013. Permian and Triassic greenhouse crises. *Gondwana Research*, 24: 90-103.

Retallack, G.J., Krull, E.S. & Robinson, S.E. 1997. Permian and Triassic palaeosols and paleoenvironments of southern Victoria Land, Antarctica. *Antarctic Journal of the United States*, 30(5): 33–36.

Retallack, G.J., Veevers, J.J. & Morante, R. 1996. Global coal gap between Permian–Triassic extinction and Middle Triassic recovery of peat-forming plants. *Geological Society of America Bulletin*, 108: 195–207.

Rigby, J.F. 2001. A review of the Early Permian flora from Papua (West New Guinea). *In: Metcalfe, I., Smith, J.M.B., Morwood, M. & Davidson, I. (Ed.). Faunal and floral migrations and evolution in SE Asia–Australasia*. Lisse, Balkema, p. 85–95.

Rohn, R. & Rösler, O. 1989. Folhas denteadas da Formação Rio do Rasto (Bacia do Paraná, Permiano Superior) e seu possível significado paleoclimático. *Boletim IG-USP*, 7: 127-137

Rohn, R. 1994. *Evolução ambiental da Bacia do Paraná durante o Neopermiano no leste de Santa Catarina e do Paraná*. São Paulo, 386p. Tese de Doutorado, Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo.

Rohn, R., Babinski, M.E.C.B. & Rösler, O. 1984. *Glossopteris* da formação Rio do Rastro no sul do estado do Paraná. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 33, 1984, Rio de Janeiro. *Anais...* Rio de Janeiro, SBG, v. 2, p. 1047-1061.

Roth-Nebelsick, A, Uhl, D., Mosbrugger, V. & Kerp, H. 2001. Evolution and function of leaf venation architecture: a review. *Annals of Botany*, 87(5): 553–566.

Royer, D.L. & Wilf, P. 2006. Why do toothed leaves correlate with cold climates? Gas exchange at leaf margins provides new insights into a classic paleotemperature proxy. *International Journal of Plant Sciences*, 167: 11– 18.

Rozanski, K., Araguás-Araguás, L. & Gonfiantini, R. 1993. Isotopic patterns in modern global precipitation. In: Swart, P.K., Lohmann, K.C., McKenzie, J. & Savin S. (Ed.), *Climate change in continental isotopic records*. Washington, American Geophysical Union, 78: 1–36.

Rygel, M.C., Fielding, C.R., Frank, T.D. & Birgenheier, L.P. 2008. The magnitude of Late Paleozoic glacioeustatic fluctuations: a synthesis. *Journal of Sedimentary Research*, 78(8): 500-511.

Sack, L. & Frole, K. 2006. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rainforest trees. *Ecology*, 87: 483–491.

Sack, L. & Scoffoni, C. 2013. Leaf venation: structure, function, development, evolution, ecology and applications in the past, present and future. *New Phytologist*, 198: 983–1000.

Schneebeili-Hermann, E., Kürschner, W.M., Kerp, H., Bomfleur, B., Hochuli, P.A., Bucher, H., Ware, D. & Roohi, G. 2015. Vegetation history across the Permian–Triassic boundary in Pakistan (Amb section, Salt Range). *Gondwana Research*, 27: 911–924.

Schwendemann, A.B. 2012. *Paleophysiology of Permian and Triassic Seed Plants*. Lawrence, 284 p. Tese de Doutorado, Program in Ecology and Evolutionary Biology, University of Kansas.

Schwendemann, A.B. 2018. Leaf venation density and calculated physiological characteristics of fossil leaves from the Permian of Gondwana. In: Krings, M., Harper, C.J., Cúneo, N.R. & Rothwell, G.W. (Ed.). *Transformative Paleobotany: Papers to Commemorate the Life and Legacy of Thomas N. Taylor*. Londres, Elsevier, p. 613–628.

Scoffoni, C., Albuquerque, C., Brodersen, C.R., Townes, S.T., John, G.P., Cochard, H., Buckley, T.N., McElrone, A.J. & Sack, L. 2017. Leaf vein xylem conduit diameter influences susceptibility to embolism and hydraulic decline. *New Phytologist*, 213: 1076–1092.

Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, H. & Sack, L. 2011. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology*, 156: 832–843.

Scoffoni, C., Sack, L. & Ort, D. 2017. The causes and consequences of leaf hydraulic decline with dehydration. *Journal of Experimental Botany*, 68: 4479–4496.

Scotese, C. 2016. A new global temperature curve for the Phanerozoic. *In: GSA Annual Meeting, Denver. Abstracts with Programs*. Denver, Geological Society of America, 48(7): 74–31.

Shapiro, S.S. & Wilk, M.B. 1965. An analysis of variance test for normality (for complete samples). *Biometrika*, 52(3–4): 591–611.

Sheldon, N.D. & Tabor, N.J. 2009. Quantitative paleoenvironmental and paleoclimatic reconstruction using paleosols. *Earth Science Reviews*, 95: 1–52.

Sheldon, N.D. 2005. Do red beds indicate paleoclimatic conditions?: A Permian case study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 228(3–4): 305–319.

Sheldon, N.D., Retallack, G.J. & Tanaka, S., 2002. Geochemical climofunctions from North American soils and application to paleosols across the Eocene–Oligocene boundary in Oregon. *The Journal of Geology*, 110: 687–696.

Singer, A. & Galan, E. 1984. *Palygorskite–sepiolite: occurrences, genesis and uses*. Amsterdam, Elsevier, 352 p.

Singer, A. 1984. The paleoclimatic interpretation of clay minerals in sediments — a review. *Earth-Science Reviews*, 21(4): 251–293.

Singh, M.S. 2000. Taxonomy and diversity of the genus *Glossopteris*. *The Palaeobotanist*, 49: 333–352.

Smalley, I.J. & Krinsley, D.H. 1978. Loess deposits associated with deserts. *CATENA*, 5(1): 53–66.

Smith, B.N., Epstein, S. 1971. Two Categories of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios for higher plants. *Plant Physiology*, 47:380–84

Smith, T., Bernecker, T., Bodorkos, S., Gorter, J., Hall, L., Hill, T., Holmes, E., Kelman, A., Khider, K., Laurie, J., Lech, M., McKellar, J., Mory, A., Nicoll, R., Owens, R., Palu, T., Phillips, L., Stephenson, M. & Wood, G. 2017. The impact of recalibrating palynological zones to the chronometric timescale: revised stratigraphic relationships in Australian Permian and

Triassic hydrocarbon-bearing basins. *In: AAPG & SEG - International Conference Exhibition, 2017, Londres.*

Smoot, J.P. & Lowenstein, T.K. 1991. Depositional environments of nonmarine evaporites. *In: Melvin J.L. (Ed.). Evaporites, Petroleum and Mineral Resources.* Amsterdã, Elsevier, p. 189 – 347.

Smoot, J.P. 2009. Sedimentary indicators of climate change. *In: Gornitz V. (Ed.) Encyclopedia of Paleoclimatology and Ancient Environments.* Dordrecht, Springer, p. 902-907.

Spalletti, L.A., Artabe, A.E. & Morel, E.M. 2003. Geological factors and evolution of southwestern Gondwana Triassic plants. *Gondwana Research*, 6: 119–134.

Sparling, J.H. 1966. Studies on the relationship between water movement and water chemistry in mires. *Canadian Journal of Botany*, 44: 747.

Srivastava, A.K. & Agnihotri, D. 2010. Morphological consequence of *Gangamopteris McCoy* in *Glossopteris* flora. *Journal of Asian Earth Sciences*, 39: 760-769.

Srivastava, A.K. & Agnihotri, D. 2010. Upper Permian plant fossils assemblage of Bijori Formation: a case study of *Glossopteris* flora beyond the limit of Raniganj Formation. *Journal of the Geological Society of India*, 76: 47–62.

Srivastava, A.K. 1991. Evolutionary tendency in the venation pattern of Glossopteridales. *Geobios* 24(4): 383-386.

Stearns, S.C. & Hoekstra, R.F. 2003 *Evolução: uma introdução*, São Paulo, Atheneu, 379p.

Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3: 259–268.

Stiles, C.A., Mora, C.I. & Driese, S.G. 2001. Pedogenic iron-manganese nodules in Vertisols: a new proxy for paleoprecipitation?. *Geology*, 29: 943–946.

Suguio, K., Salati, E. & Barcelos, J.H. 1974. Calcários oolíticos de Taguaí (SP) e seu possível significado paleoambiental na deposição da Formação Estrada Nova. *Revista Brasileira de Geociências*, 4: 142-166.

Surange, K.R. & Chandra, S. 1978. Morphology and affinities of *Glossopteris*. *The Palaeobotanist*, 25: 509-524.

Taiz, L. & Zeiger, E. 2013. *Fisiologia vegetal*. 5. ed. Porto Alegre, ArtMed. 954p.

Talma, A.S. & Netterberg, F. 1983. Stable isotope abundances in calcretes. *In: Wilson, R.C.L. (Ed.). Residual deposits: surface related weathering processes and materials.* Londres, Geological Society, 11(1): 221–233.

- Tanner, L.H.. 2010. Continental carbonates as indicators of paleoclimate. *In: Alonso-Zarza, A.M. & Tanner, L.H. (Ed.). Carbonates in continental settings: geochemistry, diagenesis and applications.* Amsterdã, Elsevier, p. 179-214.
- Taylor, G., Eggleton, R.A., Holzhauser, C.C., Maconachie, L.A., Gordon, M., Brown, M.C. & McQueen, K.G. 1992, Cool climate laterite and bauxite weathering. *The Journal of Geology*, 100: 669–677.
- Taylor, T.N. & E.L. Smoot. 1985. Plant fossils from the Ellsworth Mountains. *Antarctic Journal of the United States*, 20(5): 48-49.
- Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1992. Permian plants from the Ellsworth Mountains, West Antarctica. *In: Webers, G.F., Craddock, C. & Spletstoesser, J.F. (Ed.). The Geology and Paleontology of the Ellsworth Mountains, West Antarctica.* Boulder, Geological Society of America, 170: 63-79.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L. & Krings, M. 2009. *Palaeobotany, the biology and evolution of fossil plants.* ed. 2. Burlington, Elsevier, 1230p.
- Thiry, M. & Millot, G. 1987. Mineralogical forms of silica and their sequence of formation in silcretes. *Journal of Sedimentary Petrology*, 57: 343-352.
- Tiwari, R.S. & Tripathi, A. 1988. Palynological zones and their climatic inference in the coal-bearing Gondwana of peninsular India. *The Palaeobotanist*, 36: 87–101.
- Tribovillard, N., Algeo, T.J., Lyons, T. & Riboulleau, A. 2006. Trace metals as paleoredox and paleoproductivity proxies: An update, *Chemical Geology*, 232: 12–32.
- Tucker, M.E. 2014. *Rochas Sedimentares. Guia Geológico de Campo.* Porto Alegre, Bookman, 324p.
- Turner, P. 1978. Red beds. *In: Fairbridge, R.W. & Bourgeois, J. Sedimentology.* Berlin, Springer, p. 905.
- Tybusch, G.P. & Iannuzzi, R. 2010. *Glossopteris occidentalis* White emended: geographic and biostratigraphic implications. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 13: 33–40.
- Uhl, D. & Mosbrugger, V. 1999. Leaf venation density as a climate and/or environmental proxy-a critical review and new data. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 149: 17-30.
- USDA. 1999. *Soil taxonomy. A basic system of soil classification for making and interpreting soil surveys.* 2^a Ed., 1999. Washington, United States Department of Agriculture, 871p.
- Valdiya, K.S. 2016. Gondwana Tectonics, Inland Sedimentation and Life. *In: Valdiya, K.S. (Ed.). The Making of India.* Cham, Springer, p. 413-440.

- Van Houten, F.B. 1973. Origin of Red Beds A Review-1961-1972. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 1(1): 39–61.
- Veevers, J.J. & Tewari, R.C. 1995. *Gondwana master basin of peninsular India between Tethys and the interior of the Gondwanaland province of Pangea*. Boulder, Geological Society of America, 72p.
- Vermillion, W.A., Polly, P.D., Head, J.J., Eronen, J.T. & Lawing, A.M. 2018. Ecometrics: a trait-based approach to paleoclimate and paleoenvironmental reconstruction. In: Croft, D., Su, D., Simpson S. (Ed.). *Methods in Paleocology*. Cham, Springer, p. 373-394.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116: 882–892.
- Walker, T.R. 1967. Formation of red beds in modern and ancient deserts. *Geological Society of America Bulletin*, 78: 353-368.
- Walker, T.R. 1974. Formation of red beds in moist tropical climates: a hypothesis. *Geological Society of America Bulletin*, 85(4): 633.
- Warren, J.K. 2006. *Evaporites: Sediments, Resources and Hydrocarbons*. Nova Iorque, Springer, 1035p.
- Watts, N.L. 1980. Quaternary pedogenic calcretes from the Kalahari (southern Africa): mineralogy, genesis and diagenesis. *Sedimentology*, 27: 661-686
- Weisberg, S. 2005. *Applied linear regression*. 3^a ed. Hoboken, John Wiley & Sons, 316p.
- Welch, B. 1951. On the comparison of several mean values: an alternative approach. *Biometrika*, 38: 330–36.
- Westoby, M., Leishmann, M.R. & Lord, J.M. 1995. On misinterpreting the ‘phylogenetic correction’. *Journal of Ecology*, 83: 531–534.
- Whalley, W.B., Marshall, J.R. & Smith, B. J. 1982. Origin of desert loess from some experimental observations. *Nature*, 300(5891): 433–435.
- Wolf, J.A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *Geological Survey Bulletin*, 2040:1–71.
- Wooldridge, J.M. 2008. *Introductory econometrics: a modern approach*. 4^a Ed. Mason, OH: South-Western, 865p.
- Wright, V.P. & Tucker, M.E. 1991. *Calcretes*. Hoboken, John Wiley & Sons, 352p.
- Xu, Z. & Zhou, G. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 59: 3317–3325.
- Zerfass, H., Lavina, E.L., Schultz, C.L., Garcia, A.J.V., Faccini, U.F. & Chemale, F. 2003. Sequence stratigraphy of continental Triassic strata of Southernmost Brazil: a

contribution to Southwestern Gondwana palaeogeography and palaeoclimate. *Sedimentary Geology*, 161(1-2): 85–105.

Ziegler, A.M. 1990. Phytogeographic patterns and continental configurations during the Permian Period. *In*: McKerrow, W.S., Scotese, C.R. (Ed.). *Palaeogeography and Biogeography*. Londres, The Geological Society of London, p. 363-377.

Ziegler, A.M., Eshel, G., Rees, P.M., Rothfus, T.A., Rowley, D.B. & Sunderlin, D. 2003. Tracing the tropics across land and sea: permian to present. *Lethaia*, 36: 227–254.

Glossário

Ajuste – Procedimento da análise de regressão que busca estimar coeficientes numéricos que minimizem os resíduos. OLS e WLS são exemplos de técnicas de ajuste;

Associação (entre variáveis) – Quando dois conjuntos de variáveis conseguem se explicar mutuamente, diz-se que tais conjuntos estão fortemente associados. O nível de associação pode ser mensurado através do coeficiente de determinação (R^2). Modelos altamente precisos possuem preditores fortemente associados à saída;

Autocorrelação – A presença de autocorrelação indica falta de independência (tendência) dos resíduos, e que provavelmente o modelo selecionado não é o ideal, uma vez que se esperam resíduos aleatórios;

Backward Elimination – Método utilizado em *Stepwise Regression* em que modelos probabilísticos são desenvolvidos pela exclusão de termos preditores;

Boxplot (diagrama de caixa) – Representação gráfica de distribuições, em que o segmento dentro da caixa indica o valor mediano, as extremidades da caixa representam os limites superiores do primeiro e do terceiro quartil, enquanto que as extremidades do segmento fora da caixa representam os valores máximo e mínimo excluindo-se *outliers* (designados por circunferências acima e abaixo deste segmento);

Coefficiente Numérico – Valor o qual os preditores são multiplicados (normalmente representado por β em modelos não-lineares, ou por α em modelos lineares) ou somados (β_0 em modelos não-lineares ou β em modelos lineares). Costumam ser obtidos por meio de um ajuste;

Critério de Informação – Parâmetro relacionado à soma dos resíduos quadráticos, ao qual se penaliza os modelos que possuem maior número de termos;

Entrada (variável) – Ver *Preditor*;

F, estatística – Em análise de regressão, é o valor obtido pela razão entre a média dos quadrados. A distribuição F de Snedecor é frequentemente utilizada em testes de hipótese na análise de variâncias, no qual o valor de comparação é definido pelos graus de liberdade e pelo nível de significância;

Heterocedasticidade – Variância não-constante. Na análise de regressão indica que os resíduos tendem a ser maiores em determinados intervalos da saída, resultando em uma precisão não-constante;

Homocedasticidade – Variância constante. É um pré-requisito para a aplicação de diversos testes de hipótese;

Independência (resíduos) – Os resíduos são ditos independentes quando não há evidências de autocorrelação;

Intervalo de Confiança – Intervalo no qual se garante que o valor verdadeiro esteja incluído com uma probabilidade igual a 1 menos o nível de significância;

Mínimos Quadrados Ordinários (OLS) – Técnica de ajuste que produz coeficientes numéricos que minimizam a soma dos resíduos quadráticos;

Mínimos Quadrados Ponderados (WLS) – Técnica de ajuste que produz coeficientes numéricos que minimizam a soma dos resíduos quadráticos multiplicados pelos pesos. O método dos mínimos quadrados ordinários pode ser entendido como um caso particular de WLS em que os pesos são todos iguais;

Nível de Significância – Um valor arbitrário designado por α (geralmente 0,05) que serve de comparação entre a estatística do teste e a distribuição. Trata-se de probabilidade de um resultado falso positivo no teste de hipótese;

Normalidade – A normalidade pode ser identificada através da distribuição dos dados em forma de sino e por testes de normalidade. É um pré-requisito para alguns testes de hipótese;

Outliers – Tratam-se de dados anômalos os quais possuem potencial de influência na distribuição geral dos dados, especialmente em parâmetros de dispersão (como a variância);

p, valor – Parâmetro que varia entre 0 e 1, correspondendo à probabilidade da estatística do teste (definido por um nível de significância) possuir valor maior que o observado;

Preditor – Variável selecionada a fim de estimar a variável de saída;

R^2 (coeficiente de determinação) – Parâmetro que indica o nível de associação entre variáveis. Em regressão, utilizado para determinar a precisão do modelo, sendo relacionado à média dos resíduos quadráticos. Varia entre 0 e 1 em modelos em que os coeficientes numéricos foram obtidos através de ajuste, em que 1 indica a qualidade máxima;

Regressão – Técnica de modelagem que visa explicar uma ou mais variáveis de saída a partir da soma de um ou mais preditores. Na regressão, procura-se minimizar os resíduos do modelo através de alguma técnica de ajuste;

Resíduos – Diferença entre a saída e o valor estimado pelo modelo. Modelos caracterizados por baixos resíduos possuem maior precisão;

Saída (variável) – Variável que se deseja explicar através dos preditores;

Stepwise Regression- Método de desenvolvimento de modelos probabilísticos no qual se acrescentam ou excluem-se termos preditores de forma sucessiva;

t, estatística – Em análise de regressão, é o valor obtido pela razão entre o coeficiente numérico e o erro-padrão. A distribuição t de Student é utilizada na análise de variância da regressão para testar a significância dos coeficientes numéricos;

Tendência (*bootstrap*) – Diferença relativa entre o valor médio encontrado pelo *bootstrap* e o valor estimado através do ajuste;

Teste de Hipótese – Possui a finalidade de diagnosticar alguma informação em relação à distribuição dos dados, tal como normalidade e homocedasticidade. Para tanto, compara-se o valor da estatística observada (t ou F, por exemplo) com uma distribuição conhecida, dado o nível de significância.

Anexos

Modelo	k	R ²	EP	AIC	t
$\beta_0 + x + y + z$	4	0.948	1.874	939	4,89
$x + y + z$	3	0.942	1.967	961	7,41
$y + z$	2	0.928	2.188	1008	7,78
z	1	0.909	2.459	1060	163
$\beta_0 + x + y + z + xy + xz + yz + xyz$	8	0.95	1.858	939	0,25
$\beta_0 + x + y + z + xy + yz + xyz$	7	0.95	1.854	938	0,71
$x + y + z + xy + yz + xyz$	6	0.95	1.85	935	0,09
$x + y + z + xy + xyz$	5	0.95	1.848	934	2,29
$x + y + z + xy$	4	0.948	1.866	937	5,1
$x + y + z$	3	0.942	1.967	961	7,41
$y + z$	2	0.928	2.188	1008	7,78
z	1	0.909	2.459	1060	163
$\beta_0 + x + y + z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y} + \sqrt{z}$	10	0.951	1.834	935	0,03
$x + y + z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y} + \sqrt{z}$	9	0.951	1.83	933	0,22
$x + y + z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y}$	8	0.951	1.826	932	0,18
$x + z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y}$	7	0.951	1.822	930	0,28
$z + \ln x + \ln y + \ln z + \sqrt{x} + \sqrt{y}$	6	0.951	1.818	928	1,7
$z + \ln x + \ln y + \sqrt{x} + \sqrt{y}$	4	0.946	1.914	949	8,08
$z + \ln x + \sqrt{x} + \sqrt{y}$	3	0.93	2.169	1005	0,62
$z + \ln x + \sqrt{y}$	2	0.93	2.166	1003	8,16
$z + \sqrt{y}$	1	0.909	2.459	1060	163
z					
$\beta_0 + x + y + z + x^2 + y^2 + z^2$	7	0.95	1.849	936	0,15
$\beta_0 + y + z + x^2 + y^2 + z^2$	6	0.95	1.845	934	0,26
$\beta_0 + y + z + x^2 + z^2$	5	0.95	1.841	932	1,14
$\beta_0 + y + z + x^2$	4	0.95	1.842	932	7,82
$\beta_0 + y + z$	3	0.936	2.074	985	5,17
$y + z$	2	0.928	2.188	1008	7,78
z	1	0.909	2.459	1060	163
$\beta_0 + x + y + z + x^2 + y^2 + z^2 + xy + xz + yz + xyz$	11	0.955	1.764	918	0,62
$x + y + z + x^2 + y^2 + z^2 + xy + xz + yz + xyz$	10	0.955	1.761	917	0,87
$x + y + z + x^2 + y^2 + xy + xz + yz + xyz$	9	0.955	1.76	916	1,77
$x + y + z + x^2 + y^2 + xy + xz + xyz$	8	0.954	1.769	917	1,92
$x + y + z + x^2 + xy + xz + xyz$	7	0.954	1.779	919	1,65
$x + y + z + x^2 + xz + xyz$	6	0.953	1.786	919	0,94
$x + y + z + x^2 + xz$	5	0.952	1.799	922	2,02
$y + z + x^2 + xz$	4	0.952	1.798	921	9,4
$y + z + x^2$	3	0.933	2.118	994	4,04
$y + z$	2	0.928	2.188	1008	7,78
z	1	0.909	2.459	1060	163

Stepwise regression por backward elimination. EP: erro-padrão, em cm^{-1} . Valores |t| são referentes a termos eliminados.