

TERMINALIA PALAEOPUBESCENS SP. NOV. (COMBRETACEAE) DA FORMAÇÃO FONSECA (EOCENO/OLIGOCENO) DE MINAS GERAIS, BRASIL: MORFOLOGIA FOLIAR, FUNGOS EPIFILICOS ASSOCIADOS E PALEOCLIMA



JEAN CARLO MARI FANTON¹, FRESIA RICARDI-BRANCO² E ADALENE MOREIRA SILVA³

¹Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. jeanfanton@gmail.com.

²Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cp. 6152, CEP 13083-970, Campinas, SP, Brasil. fresia@ige.unicamp.br

³Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brasil. adalene@unb.br

Resumo. No presente estudo são descritas lâminas foliares preservadas na forma de incarbonizações e impressões, e fungos epifílicos associados, a partir de material coletado em folhelhos da Formação Fonseca (Priaboniano/Rupeliano da Bacia de Fonseca, estado de Minas Gerais, sudeste do Brasil). Com base na arquitetura do órgão foliar e características do indumento é estabelecida uma nova espécie relacionada ao gênero tropical moderno *Terminalia* L. (Combretaceae). A folha de *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. é mesófila, obovada estreita e com margem inteira, nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, terciárias percorrentes mistas predominantemente alternas, quaternárias percorrentes alternas, e as de quinta ordem formam uma rede poligonal regular, com aréolas pequenas e bem desenvolvidas. No indumento, apresenta tricomas simples, esguios, pontiagudos e com base intumescida, típicos da família Combretaceae. Fungos epifílicos do gênero *Callimothallus* Dilcher (Microthyriaceae), na forma de discos de tamanho variável mostram ter colonizado grande parte da superfície foliar. Sua presença, associada a *Phragmothyrites* Edwards, previamente identificado para a mesma unidade, sugere uma proeminente micoflora associada à vegetação, sustentada por condições predominantemente quentes e úmidas. Os dados aqui aportados, analisados conjuntamente com outros indicadores taxonômicos, tafonômicos e da fisionomia foliar, convergem para a presença de uma densa floresta pluvial, sustentada por abundantes precipitações e calor, que se desenvolveu em áreas próximas às margens dos sistemas fluviais e planícies de inundação entre o final do Eoceno e início do Oligoceno no sudeste do Brasil.

Palavras-chave. Folhas fósseis. Combretaceae. Fungos epifílicos. Eoceno/ Oligoceno. Formação Fonseca.

Abstract. *TERMINALIA PALAEOPUBESCENS* NOV. SP. (COMBRETACEAE), FROM THE FONSECA FORMATION (EOCENE/OLIGOCENE), MINAS GERAIS STATE, BRAZIL: LEAF ARCHITECTURE, EPHYLLIOUS FUNGI AND PALEOCLIMATE. In this study, well-preserved leaf-blade compressions and impressions from shale levels in the Fonseca Formation (Priabonian/Rupelian of the Fonseca Basin, state of Minas Gerais, southeastern Brazil) and associated epiphyllous fungi are described. Based on leaf architecture and indumentum, a new species is established, assigned to the extant tropical genus *Terminalia* L. (Combretaceae). The leaf of *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. is mesophyll, narrow obovate and with an entire margin. Its secondary veins are camptodromous-brochidodromous, the tertiary pattern is percurrent mixed predominantly alternate, the quaternaries are alternate percurrent and the higher orders regular polygonal reticulate, with small and well developed areoles. Trichomes are present in the indumentum and are simple, slender, pointed, and with a swollen base, typical of the Combretaceae. Epiphyllous fungi, in the shape of microthyrioid disks of variable size and profusely colonizing the leaf surface, were assigned to *Callimothallus* Dilcher (Microthyriaceae). The presence of those biogenic structures (besides *Phragmothyrites* Edwards, already reported in the same levels of the Fonseca Formation) indicates that a prominent leaf mycoflora was associated to the vegetation, probably sustained by warm and humid conditions. The data here presented, analyzed together with other taxonomic, taphonomic and foliar physiognomic indicators, lead to the hypothesis that a dense rainforest, supported by heavy rainfall and high temperatures, was thriving near the banks and floodplain environments associated to fluvial systems of the Fonseca Formation, during the Eocene/Oligocene transition, in southeastern Brazil.

Key words. Fossil leaves. Combretaceae. Epiphyllous fungi. Eocene/ Oligocene. Fonseca Formation.

COMBRETACEAE é uma família pantropical com mais de 500 espécies reunidas em cerca de 18 gêneros e que engloba duas subfamílias, Strephonematoideae (com *Strephonema*) e Combretoideae. Seus representantes se desenvolvem em formações florestais, savânicas (e cerrados) ou em manguezais, especialmente da África e Ásia, além da América neotropical

e Austrália (Maberley, 2008). A subfamília Combretoideae inclui as tribos Laguncularieae (com formas de manguezal, *Laguncularia* e *Lumnitzera*, além de *Dansiea* e *Macropteranthos*) e Combreteae, esta ainda subdividida em duas subtribos Terminaliinae e Combretinae (Stace, 2007).

Terminaliinae, formada apenas por espécies arbóreas e

arbustivas, engloba os gêneros *Conocarpus* e *Terminalia*, este último incluindo os gêneros *Pteleopsis*, *Buchenavia*, *Anogeisus* e possivelmente *Finetia*, conforme inferências filogenéticas moleculares de Maurin *et al.* (2010). Combretaceae, junto a *Getonia* e *Guiera*, é representada ainda por *Combretum*, que incorpora *Calopyxis*, *Meiostemon*, *Quisqualis* e *Thiloua* (Maurin *et al.*, 2010), contendo árvores, arbustos, arbustos escandentes e lianas (Stace, 2007). Na América tropical, além de *Terminalia* e *Combretum*, ocorrem ainda *Buchenavia*, *Conocarpus*, *Laguncularia* e *Thiloua* (Stace, 2004).

Os representantes de Combretaceae portam folhas pecioladas, simples e inteiras, além da morfologia reprodutiva característica, portam folhas pecioladas, simples e inteiras, com um indumento peculiar na forma de pêlos combretáceos (tricomas compartimentados), aos quais podem ou não estar associadas escamas e/ou glândulas pedunculadas (Stace, 1980; Tilney, 2002).

Com base em estudos biogeográficos e moleculares, Raven e Axelrod (1974) e Sytsma *et al.* (2004) inferiram que Combretaceae representa uma das mais antigas linhagens dentro das Myrtales, tendo se originado no Gondwana Ocidental durante o Albiano (110 Ma), diversificando a partir do Neocretáceo e, especialmente, durante o Eoceno (do Lutetiano, 45 Ma, em diante). Para Bell *et al.* (2010), contudo, a idade máxima de diversificação da família seria mais recente, no Bartoniano.

No registro macrofossilífero, embora raros, algumas características dos órgãos reprodutivos são evidências inequívocas da presença de Combretaceae, tais como os frutos alados de *Dilcherocarpon* (Neocretáceo dos Estados Unidos, Manchester e O'Leary, 2010) e de *Terminalia* (Eoceno da Índia, Singh *et al.*, 2010), e as flores de *Esgueiria* (neocretáceo de Portugal, Friis *et al.*, 1992; e Santoniano do Japão, Takahashi *et al.*, 1999). Contudo, grande parte do registro é representada por folhas isoladas que, devido à sua morfologia comum (margens inteiras e nervação primária pinada) e compartilhada com várias famílias de angiospermas, necessitam de caracteres adicionais para confirmar sua identidade. Alguns destes é a presença de tricomas compartimentados/ glandulares e nectários extraflorais em suas folhas, mesmo que raramente tais estruturas estejam preservadas em impressões e compressões foliares (O'Leary e Manchester, 2006).

Nas Américas um grande número de folhas "terciárias" foram associadas aos gêneros *Terminalia* e *Combretum*, apenas com base em sua morfologia superficial, para os Estados Unidos (Berry, 1916, 1924, 1930), Venezuela (Berry, 1936), Peru (Berry, 1937), Bolívia (Berry, 1939), Chile (Berry, 1922) e Brasil (Berry, 1935).

Superfícies de folhas fósseis podem preservar resquícios que evidenciam a interação entre microorganismos e a planta hospedeira. Este é o caso de estruturas discoides achatadas, com células radialmente arrançadas, identificadas em cutículas e descritas como ascomas de fungos fósseis da família Microthyriaceae (Dilcher, 1963; Phipps e Rember, 2004; Shi *et al.*, 2010). O registro fóssil de fungos epifílicos de Microthyriaceae cresce a partir do Paleógeno, sendo que *Callimothallus* e *Phragmothyrtes*, os gêneros mais comuns, ocorrem do neocretáceo ao Mioceno (Phipps, 2001), associados a uma grande variedade de folhas de angiospermas a coníferas, como por exemplo, em depósitos do Eoceno e Mioceno dos Estados Unidos (Dilcher, 1965; Sherwood-Pike e Gray, 1988; Phipps e Rember, 2004), Eoceno da Argentina (Rodríguez de Sarmiento *et al.*, 1999) e da Austrália (Lange, 1978), Oligoceno da China (Shi *et al.*, 2010) e Mioceno da Índia (Phadtare, 1989).

Atualmente, fungos epifílicos compreendem uma grande diversidade de ascomycetes (incluindo-se Microthyriaceae) cuja distribuição ecológica é fortemente influenciada por fatores climáticos e ambientais (Gilbert *et al.*, 2007). Por este motivo, sua presença em folhas fósseis tem sido utilizada como uma ferramenta confiável nas reconstituições paleoclimáticas (Lange, 1978; Phadtare, 1989; Shi *et al.*, 2010).

As folhas de Combretaceae da Formação Fonseca aqui analisadas, embora incompletas, preservam excepcionalmente todas as ordens de nervação além de características do indumento. Neste artigo, é descrita uma nova espécie, possivelmente relacionada à subtribo Terminaliinae e ao gênero moderno *Terminalia*, baseada na arquitetura foliar e indumento. Em adição, fungos epifílicos associados a sua cutícula são igualmente descritos visando contribuir na reconstrução das condições climáticas e ambientais pretéritas do tempo de deposição da Formação Fonseca.

CONTEXTO GEOLÓGICO

Localidade fossilífera, paleoambiente deposicional e idade

O material de estudo foi coletado em exposições ao longo de córregos subsidiários do rio Piracicaba, 1,5 – 2,5 km a noroeste NW do distrito de Fonseca (20°09'21"S–43°18'44"O), município de Alvinópolis centro-leste de Minas Gerais, Brasil (Fig. 1.1–2). Nesta localidade afloram os depósitos da Formação Fonseca, pertencentes à bacia homônima (Mello *et al.*, 2000).

Em termos estruturais a Bacia de Fonseca é um gráben limitado por falhamentos normais (Sant'Anna *et al.*, 1997), encravado no arcabouço estratigráfico do Quadrilátero Ferri-

fero (Dorr, 1969). Sua origem estaria relacionada ao neotectonismo distensivo e soerguimento crustal que ocorreram em pulsos, do Eoceno ao Mioceno, reativando antigos lineamentos pré-cambrianos e propiciando a sedimentação de bacias intermontanas no sudeste do Brasil (Saad *et al.*, 2005). Terrenos granito-gnáissicos constituem o embasamento arqueano da bacia, ao qual se sobrepõem tanto unidades arqueanas do Supergrupo Rio das Velhas, quanto as proterozóicas do Supergrupo Minas e do Supergrupo Espinhaço (Figura 1.3), que formam os altos topográficos da área de estudo (Dorr, 1969; Sant'Anna *et al.*, 1997).

Originalmente descrita por Maxwell (1972), a Formação Fonseca foi redefinida em termos estratigráficos por Sant'Anna e Schorscher (1997). Litologicamente é constituída por conglomerados, arenitos, argilitos e linhitos, depositados em um sistema fluvial meandrante a que se associam planícies de inundação (Sant'Anna e Schorscher, 1997; Sant'Anna *et al.*, 1997; Maizatto, 2001).

Os níveis fossilíferos da Formação Fonseca, com restos de folhas predominantemente angiospérmicos, foram incluídos na Fácies Linhito por Maizatto (2001), caracterizada por pelitos laminados. Através das análises da associação vertical de fácies e palinológica, e principalmente pela presença da alga verde *Botryococcus braunii*, Maizatto (2001) sugere que a gênese dos linhitos ocorreu em subambientes de lagos formados durante as inundações ocorridas nas áreas de planícies de inundação. Maizatto (2001) ainda confirmou a idade Priaboniano (Eoceno superior, Biozona *Retibrevitricolpites triangulatus*), proposta por Lima e Salard-Cheboldaeff (1981) para a Formação Fonseca, além de ampliar o intervalo, posicionando o topo da deposição na biozona *Dacrydiu-mites florinii* (Rupeliano, Oligoceno inferior).

A paleoflora da Formação Fonseca e condições paleoclimáticas

O registro megafóssilífero da Formação Fonseca revelou importantes assembleias de insetos, peixes e plantas (Gorceix, 1884; Mello *et al.*, 2000). As angiospermas, particularmente, exibem uma diversidade alta, sendo as eudicotiledôneas o grupo mais diverso com impressões e compressões de folhas incompletas, e flores e frutos mais raros (Mello *et al.*, 2000).

Na macroflora destacam-se abundantes folíolos de Fabaceae, especialmente Caesalpinioideae e Mimosoideae (Gorceix, 1884; Berry, 1935), confirmando a tendência observada em estudos tafonômicos atuais, que atestam uma alta representatividade de folíolos nas acumulações de ambientes fluviais de florestas tropicais (Ricardi-Branco *et al.*, 2009).

Estudos anteriores demonstraram ainda a presença de Bigoniaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Meliaceae, Myrsinaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Siparunaceae (Berry, 1935), Menispermaceae (Dolianiti, 1949), Malvaceae (Dolianiti, 1950), Melastomataceae (Duarte, 1956) e Annonaceae (Duarte, 1958). Folhas indeterminadas de Lauraceae e Myrtaceae foram reportadas por Duarte (1956), sendo raras as estruturas reprodutivas (de Malvaceae, Duarte, 1974, e Fabaceae, Oliveira-e-Silva, 1982).

Entre os palinomorfos, Lima e Salard-Cheboldaeff (1981) e Maizatto (2001) reportaram abundantes esporos de fungos e pteridófitas (Anemiaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae e Schizaeaceae) e grãos de pólen de Cycadaceae,

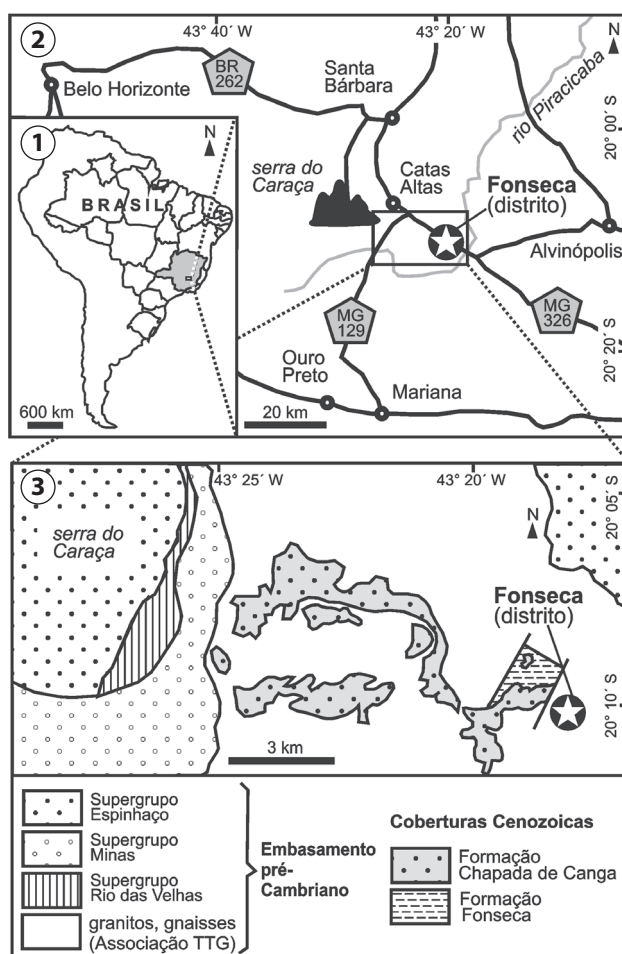


Figura 1. Mapa de localização e contexto geológico da Bacia de Fonseca/ location map and geological context of the Fonseca Basin. **1.** Estado de Minas Gerais, Sudeste do Brasil/ State of Minas Gerais, southeastern Brazil. **2.** Distrito de Fonseca, município de Alvinópolis/ District of Fonseca, municipality of Alvinópolis. **3.** Mapa geológico: rochas pré-Cambrianas (embasamento) e coberturas sedimentares cenozoicas (Formação Fonseca da Bacia de Fonseca, e Formação Chapada de Canga), modificado de Dorr (1969) e Sant'Anna *et al.* (1997)/ Geological map: Precambrian rocks (basement) and the Cenozoic sedimentary covers (Fonseca Formation of the Fonseca Basin, and the Chapada de Canga Formation), modified from Dorr (1969) and Sant'Anna *et al.* (1997).

Ephedraceae e Podocarpaceae, além de uma alta diversidade de grãos de pólen de angiospermas, representadas por Arecaceae, Asteraceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae (especialmente Caesalpinioideae), Malpighiaceae, Malvaceae (Bombacoideae), Myrtaceae, Sapotaceae, entre outras.

Condições paleoclimáticas tropicais a subtropicais têm sido inferidas por dados paleobotânicos para os depósitos da Formação Fonseca. A abundância de esporos de fungos e pteridófitas, associada aos polens monocolpados (especialmente de Arecaceae: *Arecipites*, *Psilamonocolpites* e *Spinizonocolpites*) e colporados (*Psilastephanocolporites malacanthoides*, Sapotaceae e *Margocolporites vanwijhei*, Caesalpinioideae) corroborariam até o início do Eoceno, um contexto tropical quente e úmido (Lima e Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto 2001). Uma oscilação climática para condições mais frias seria detectada durante o início do Oligoceno (contexto subtropical) devido à forte presença de polens bissacados de Podocarpaceae (*Dacrydiumites florinii* e *Podocarpidites marwickii*), segundo Maizatto *et al.* (2008).

Neste aspecto, é interessante comentar que a presença de *Dacrydiumites florinii* e *Podocarpidites marwickii*, tem sido assinalada como indicativa das formas modernas de *Dacrydium cupressinum* e *Prumnopitys*, respectivamente (Raine *et al.*, 2008). Estas coníferas são endêmicas da Nova Zelândia e sua ecologia se coaduna com as condições do paleoambiente deposicional da Formação Fonseca no início do Oligoceno. Elementos do dossel de florestas úmidas mistas dominadas por Podocarpaceae (incluindo *Prumnopitys ferruginea*), Cunoniaceae e Nothofagaceae, crescem em planícies periodicamente inundadas pelas cheias dos rios e sob condições de clima frio (Duncan, 1993).

Burnham e Johnson (2004) examinaram preliminarmente o conjunto de folhas “dicotiledôneas” da Formação Fonseca disponíveis na literatura, e constataram que 92% das espécies possuíam margens inteiras, com área foliar média em torno de 3,7 mm². Segundo os parâmetros fisionômicos adotados pelos autores, estes valores predizem uma taxa anual de precipitação ao redor de 1200 mm. Os indicadores taxonômicos e fisionômicos apontariam para a presença de um arquétipo de floresta úmida tropical no sudeste do Brasil durante o Eoceno (Burnham e Johnson, 2004).

As evidências paleobotânicas da Formação Fonseca anteriormente discutidas concordam com o cenário fitogeográfico sul-americano herdado do Paleoceno e do Eoceno, assim como com as reconstruções climáticas para a transição do Eoceno/Oligoceno. Enquanto que as folhas fósseis parecem indicar apenas condições tropicais quentes e úmidas,

de acordo com o limite dos trópicos traçado para a América do Sul no Eoceno por Ziegler *et al.* (2003), os palinomorfos registram também uma importante oscilação climática naquele período.

Conforme Zachos *et al.* (2001), a transição do Eoceno para o Oligoceno caracterizou-se por uma tendência de resfriamento em escala mundial, com declínio das temperaturas e aumento da sazonalidade. Até o final do Eoceno, as paisagens da América do Sul teriam herdado arquétipos de florestas tropicais úmidas, que alcançaram sua maior amplitude geográfica e auge da diversificação evolutiva entre o final do Paleoceno (florestas úmidas neotropicais em terras baixas na Colômbia, Wing *et al.*, 2009) e o Eoceno médio (florestas altamente biodiversas na Patagônia, Wilf *et al.*, 2003, 2005) devido a uma sucessão de episódios de aquecimento máximo global (Zachos *et al.*, 2008).

O resfriamento, por sua vez, teve início com a formação parcial de mantos de gelo na Antártica há ~34–35 Ma (Priaboniano), e após a total abertura da passagem de Drake, no Rupeliano (~32 Ma), cuja intensidade a partir daí, contribuiu para a instalação permanente do gelo na Antártica, com o estabelecimento da Corrente Circumpolar Antártica (Scher e Martin, 2006). Este evento coincide com o soerguimento dos Andes (~30 a 24 Ma) e a formação da corrente fria de Humboldt, levando a instalação de condições menos úmidas até o Mioceno médio. No Brasil e América do Sul, comunidades vegetais indicativas de condições mais secas, como o Cerrado e Caatinga, além de savanas, pradarias e estepes, atingiram seu auge por volta de 15 a 13 Ma (Graham, 2011).

MATERIAIS E MÉTODOS

Embora os fósseis aqui estudados incluam duas lâminas foliares incompletas, sem ápice e base, na parte preservada elas se encontram quase íntegras, preservando detalhes finos da nervação e indumento. As lâminas apresentam, contudo, danos por herbivoriana em forma de perfurações circulares a lobadas (60–70 mm²) e de excisão marginal elíptica (10 mm²). O tipo de preservação mostra uma das metades incarbonizada e a outra guardando a impressão da folha.

As amostras de folhelhos cinza-claro estão depositadas no acervo do Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (MCTer, DNPM), 9º distrito, Rio de Janeiro, e pertencem à antiga coleção da Divisão de Geologia e Mineralogia (DGM-Pb), do material histórico coletado por A.N. da Cunha e E. Dolianiti, em 1943. Fragmentos com cerca de 5 mm, de material superficial incarbonizado.

nizado, foram mecanicamente extraídos da amostra DGM-0735a-Pb e quimicamente tratados (HF) para obter cutículas. As mesmas foram clareadas (KOH 10%) e montadas em lâmina. Para a análise e documentação foram utilizados estereomicroscópio Carl Zeiss Stemi SV6, com câmera digital acoplada AxioCam MRC 5C, câmera digital OptioPentax e microscópio Carl Zeiss (Laboratório de PaleoHidrogeologia, DGRN, IG, Universidade Estadual de Campinas).

Espécimes depositados no Herbário da Universidade Estadual de Campinas (UEC, Campinas, Brasil) e aqueles digitalizados preferencialmente de tipos acessados eletronicamente até 11/2010 (Field Museum Neotropical Herbarium, Chicago, USA, <http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>; JSTOR Plant Science, <http://plants.jstor.org/> e Herbário do Instituto de Botânica do Estado de São Paulo, <http://www.ibot.sp.gov.br/colecoes/herbario/tipos.htm>), foram examinados para o levantamento dos caracteres na comparação morfológica, além dos dados obtidos através da literatura. Com exceção de *Macropteranthes* F. Muel e de *Dansiea* Byrnes (Lagunculariaceae, endêmicos da Austrália), todos os outros 16 gêneros de Combretaceae foram comparados. Ao todo foram examinadas, em detalhe, lâminas foliares de 100 espécies atuais, devidamente discutidas no Apêndice 1, visando-se contemplar os clados inferidos nos estudos filogenéticos de Maurin *et al.* (2009).

A terminologia geral da arquitetura foliar dicotiledônea está de acordo com os manuais de Dilcher (1974) e Ellis *et al.* (2009). A descrição específica da nervação e de outros caracteres foliares de Combretaceae segue Marquete e Valente (1980, 2005), e quanto ao indumento foliar (tricomos), segue Stace (1965, 1980). A descrição e taxonomia de frutificações de fungos fósseis epifílicos de Microthyriaceae está baseada em Dilcher (1965) e Kalgutkar e Jansonius (2000).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Família COMBRETACEAE R. Brown 1810

Subtribo TERMINALIINAE (DC.) Exell e Stace 1966

Gênero *Terminalia* L. 1767

Espécie tipo. *Terminalia catappa* L. 1767.

Terminalia palaeopubescens

Fanton e Ricardi-Branco sp. nov.

Figura 2.1–5 e Figura 3.1–5

Etimologia. Epíteto faz referência ao indumento na superfície foliar fossilizada (tricomos pontiagudos basalmente dilatados), conferindo aspecto pubescente.

Diagnose específica. Folha simples, lâmina obovada estreita, assimétrica, mesófila e margem inteira. Nervura primária pinada. Nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, conectando-se às supradjacentes por arcos não proeminentes de espessura progressivamente atenuada; alternas, irregularmente espaçadas, ângulos agudos de divergência, entre 60°–70°. Nervura intersecundária quando presente, paralela, uma por área intercostal. Nervuras terciárias percorrente mistas, predominantemente alternas, retas a sinuosas, com ângulos obtusos de divergência, entre 120°–140°. Nervuras de quarta ordem percorrente alternas. Nervuras de quinta ordem em denso retículo poligonal regular, aréolas bem desenvolvidas, pequenas, comumente 4–6 lados. Nervuras de terminação livre, comumente ausentes. Quando presentes, não ramificadas ou uma vez ramificadas. Nervação última marginal arqueada, arcos completos. Tricomos tectores simples, esguios, pontiagudos, com uma base intumescida distinta, eretos a curvados, curtos a longos, frequentes a muito frequentes em aréolas e nervuras, conferindo aspecto pubescente à superfície laminar.

Specific diagnosis. Simple leaf, narrow obovate lamina, asymmetrical, mesophyll, and margin entire. Primary venation pinnate and moderate. Secondary veins camptodromous-brochidodromous which connect to superjacent major secondaries via not prominent marginal loops with gauge progressively attenuate; alternate, irregularly spaced, angle of divergence acute 60°–70°. Intersecondary vein when present, parallel, one per intercostal area. Tertiary veins percurrent mixed predominantly alternate, straight to sinuous course, angle of divergence obtuse 120°–140°. Quaternary veins percurrent alternate. Quinary veins regular polygonal reticulate, areoles with good development and small size, commonly with 4–6 sides. Freely ending veinlets generally absent, when present, unbranched or one branched. Marginal ultimate venation looped with completed loops. Trichomes simple, slender, pointed, with a distinctive swollen base, erect to curved, short to long, frequent to very frequent in areoles and veins, resulting in pubescent appearance to such surface.

Holótipo. DGM-0735a-Pb, parte (Fig. 2.1–5 e Fig. 3.6–7), e DGM-0735b-Pb, contraparte (Fig. 3.1–5).

Número de espécimes analisados. Dois (parte e contraparte).

Localidade tipo. Distrito de Fonseca, município de Alvinópolis, Estado de Minas Gerais, Brasil.

Horizonte estratigráfico. Linhito com intercalações de siltilito (*sensu* Maizatto, 2001) da Formação Fonseca, Bacia de Fonseca (Priaboniano-Rupeliano).

Repositório. Museu de Ciências da Terra (MCTer), Depar-

tamento Nacional de Produção Mineral (DNPM- 9º distrito), Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Descrição. Folha simples, lâmina obovada estreita, assimétrica, com comprimento maior que 153 mm, 86 mm largura máxima, proporção laminar maior que 2:1, área laminar aproximada maior que 9.868 mm², mesófila e margem inteira. Nervura primária pinada, moderada, curvada, espessura 1–0,7 mm. Nervuras secundárias camptódroma-broquidódromas, 0,3–0,5 mm espessura, conectando-se às secundárias supradjacentes através de arcos não proeminentes de espessura progressivamente atenuada, mais de 8 pares, alternas, irregularmente espaçadas, emergindo em ângulos agudos (60°–70°). Nervura intersecundária, quando presente, em número de uma por área intercostal, paralela à nervura secundária. Nervuras terciárias percorrente mistas, predominantemente alternas, de curso reto a sinuoso, emergindo em ângulos obtusos (em relação à nervura primária, 120°–140°), aproximadamente uniformes. Nervuras de quarta ordem percorrente alternas. Nervuras de quinta ordem formando retículo poligonal regular, com aréolas bem desenvolvidas (raramente 3; mais frequentemente 4, 5 ou mais lados) e pequenas (0,20–0,25 mm comprimento). Nervuras de terminação livre, geralmente ausentes (às vezes presentes: não ramificadas ou uma vez ramificadas). Nervação última marginal arqueada, composta por arcos completos provenientes dos arcos das secundárias. Tricomas tectores simples, pontiagudos, com base cônica intumescida (0,01 mm de espessura), curtos a longos (0,10–0,25 mm), comumente isolados, às vezes em tufo de 2–3, eretos ou curvados, frequentes a muito frequentes (10–30/ mm²), distribuídos preferencialmente nas aréolas, contíguos, ou por sobre as nervuras secundárias e menores, conferindo aspecto pubescente à lâmina. Escassos tricomas bibraquiados, com dois pares opostos de braços longos e curvados, 0,15 mm comprimento.

DISCUSSÃO

Afinidades em Combretaceae

A análise conjugada dos caracteres preservados da arquitetura

ra foliar (lâmina e nervação) e do indumento (tricomas) permitiu sugerir afinidades combretáceas à nova espécie fóssil.

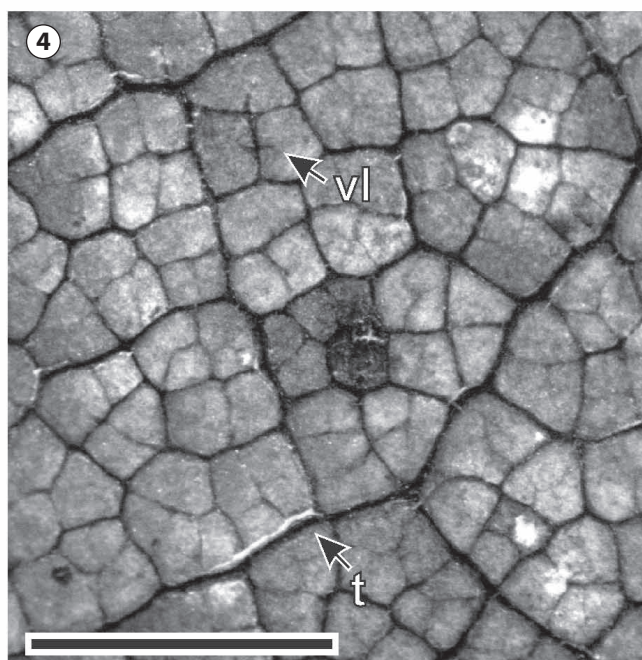
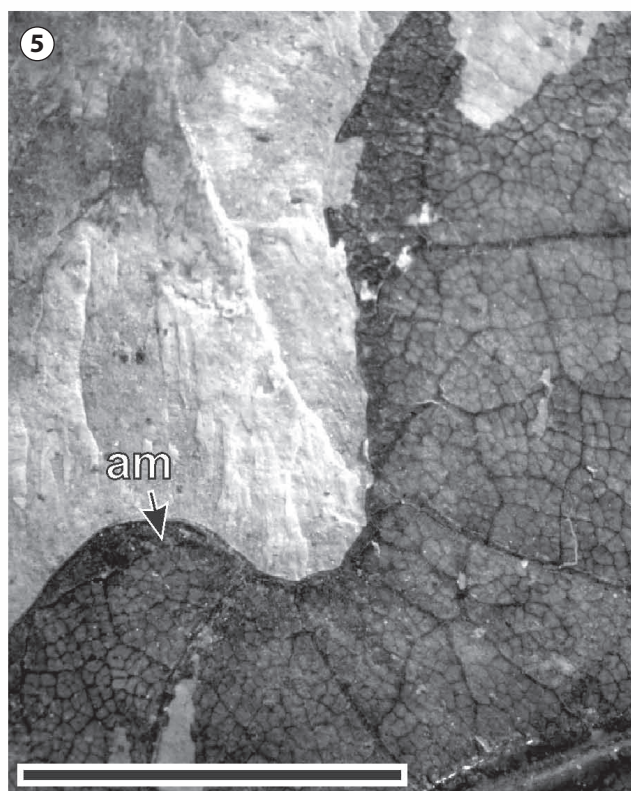
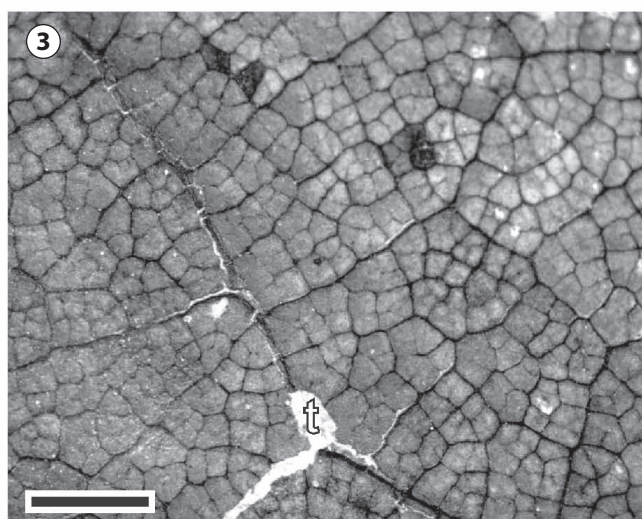
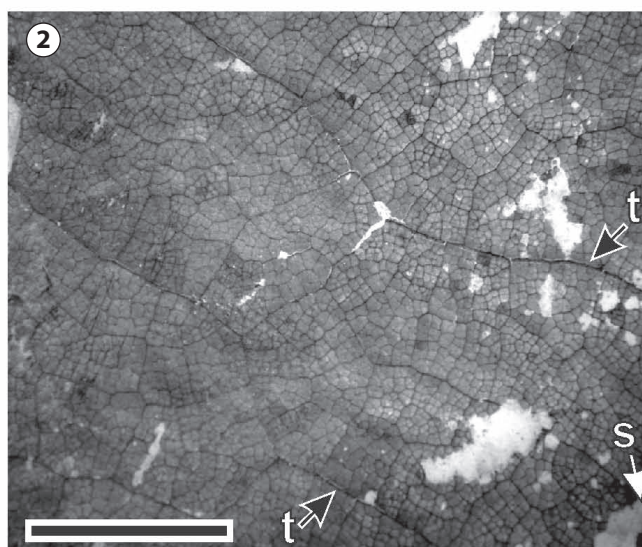
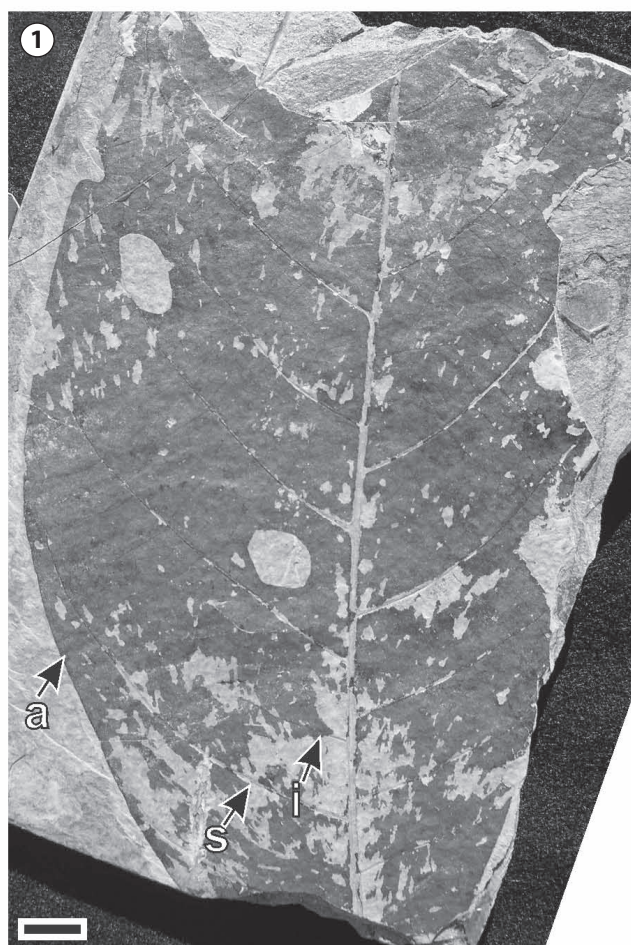
A presença de lâmina simples e inteira, padrão de nervação primária pinada e secundárias camptódromas broquidódromas (Fig. 2.1), associada a um denso retículo traçado pela nervação de menor calibre (Fig. 2.2–4) e à nervação última marginal arqueada (Fig. 2.5), é amplamente congruente com o que ocorre atualmente em folhas de Combretaceae (Stace, 1965; Marquete e Valente, 1980; Keller, 2004). Em espécies dessa família podem ser reconhecidas gradações da nervação secundária que variam desde a eucamptodromia à broquidodromia (incluindo-se a festonada), sendo que especificamente em *Terminalia*, ocorrem todas as gradações além da craspedodromia (Alwan, 1983; Klucking, 1991, 1995).

A presença de tricomas simples, esguios (0,01 mm espessura) e pontiagudos no indumento e base dilatada (Fig. 3.1–5), aproxima o exemplar fóssil dos tricomas compartimentados diagnósticos de Combretaceae (Stace, 1965; Tilney, 2002), e dá suporte a associação taxonômica. Contudo, este detalhe do compartimento basal do tricoma fóssil só pode ser observado através de estudos anatômicos que não foram possíveis devido a impossibilidade de obter cutículas preservadas.

Na superfície os tricomas encontram-se isolados ou em tufo (Fig. 3.1–2), eretos ou ligeiramente curvados (Fig. 3.3), distribuídos nas aréolas, e próximos ou por sobre as nervuras (Fig. 3.2–4), conferindo aspecto pubescente à lâmina. Embora tricomas pontiagudos e intumescidos na base ocorram adaxialmente em folhas pubescentes de Boraginaceae (e.g., *Cordia*), estes diferem pela base não compartimentada e, sobretudo, por se elevarem em evidentes protuberâncias epidérmicas (Keller, 2004). Em adição, ressalta-se que não foram observados tricomas de natureza glandular (escamas ou glândulas pedunculadas).

Pela limitação da preservação do material, a identificação em Combretaceae está baseada apenas no órgão foliar isolado e incompleto. Infelizmente não estão preservadas outras estruturas vegetativas (tais como a base foliar e pecíolo) que

Figura 2. Características morfológicas (lâmina e padrão de nervação foliar) de *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Formação Fonseca). Espécime: DGM-0735a-Pb/ morphological characteristics (leaf lamina and venation pattern) of *Terminalia palaeopubescens* sp. nov. (Fonseca Formation). Specimen: DGM-0735a-Pb. **1**, lâmina obovada, mesófila, com nervuras secundárias (s) camptódroma-broquidódromas que se conectam às supradjacentes por arcos de espessura atenuada (a), e nervura intersecundária paralela (i), uma por área intercostal (escala = 10 mm)/ lamina obovate, mesophyll, with secondary veins (s) camptodromous-brochidodromous, which connect to superjacent major secondaries via not prominent marginal loops with gauge progressively attenuate (a). Intersecondary vein parallel (i), one per intercostal area. Escala/ scale bar = 10 cm; **2**, Terciárias (t) percorrente predominantemente alternas, em área intercostal da porção média/ tertiary veins (t) percurrent mixed predominantly alternate, in the middle portion of the intercostal area. Escala/ scale bar = 5 mm; **3**, Detalhe da nervação de quarta ordem (próxima ao centro da lâmina) percorrente alternas/ detail of the quaternary vein fabric (near the center of the lamina), with percurrent alternate pattern. Escala/ scale bar = 1 mm; **4**, Detalhe da areolação, com nervação de quinta ordem formando retículo poligonal regular bem desenvolvido. Nervuras de terminação livre geralmente ausentes, quando presentes, não ramificadas (vl) ou uma vez ramificadas/ detail of the areolation: quaternary vein fabric regular polygonal reticulate well developed. Freely ending veinlets mostly absents, when present, unbranched (vl) or with one branch. Escala/ scale bar = 1 mm; **5**, Nervação última marginal arqueada, com arcos marginais (am) completos e sem ramificações/ marginal ultimate venation looped, with completed loops at the margin (am), without branching. Escala/ scale bar = 5 mm.



poderiam portar glândulas, ou ainda estruturas reprodutivas (flores e frutos organicamente conectados), que raramente são encontradas no registro fóssil de angiospermas (Wilf, 2008).

Comparações genéricas

Após a comparação com os gêneros modernos de Combretaceae, e levando-se em consideração a presença da lâmina mesófila obovada estreita (Fig. 2.1), nervação secundária camptódroma-broquidódroma (Fig. 2.1) e indumento exclusivamente composto por tricomas compartimentados (Fig. 3.1), optou-se por posicionar a folha fóssil no clado que contém parte da subtribo Terminaliina e dentro do gênero *Terminalia* (no qual está também amalgamado *Buchenavia*, segundo Maurin *et al.*, 2010). As formas foliares modernas mais comparáveis foram as espécies de *Terminalia* (*T. dichotoma* e *T. phaeocarpa*) e de *Buchenavia* (*B. macrophylla*).

A folha exibe ainda os seguintes caracteres morfológicos que podem ocorrer em táxons particulares de Combretaceae e em combinações variadas: (1) em torno de 8 pares de nervuras secundárias alternas, irregularmente espaçadas e divergindo em ângulos de 60°–70° (Fig. 2.1); (2) nervuras terciárias percorrente mistas, em geral alternas, e divergindo em ângulos de 120°–140° (Fig. 2.2); (3) quaternárias percorrente alternas (Fig. 2.2–3); (4) nervuras de quinta ordem em retículo poligonal regular (Fig. 2.3) com areolação bem desenvolvida (aréolas pequenas, ~0,2 mm, comumente tetra, penta ou hexagonais) e nervuras de terminação livre ausentes ou se presentes, não ramificadas (Fig. 2.4); (5) nervação última marginal traçada por arcos completos e regulares (Fig. 2.5).

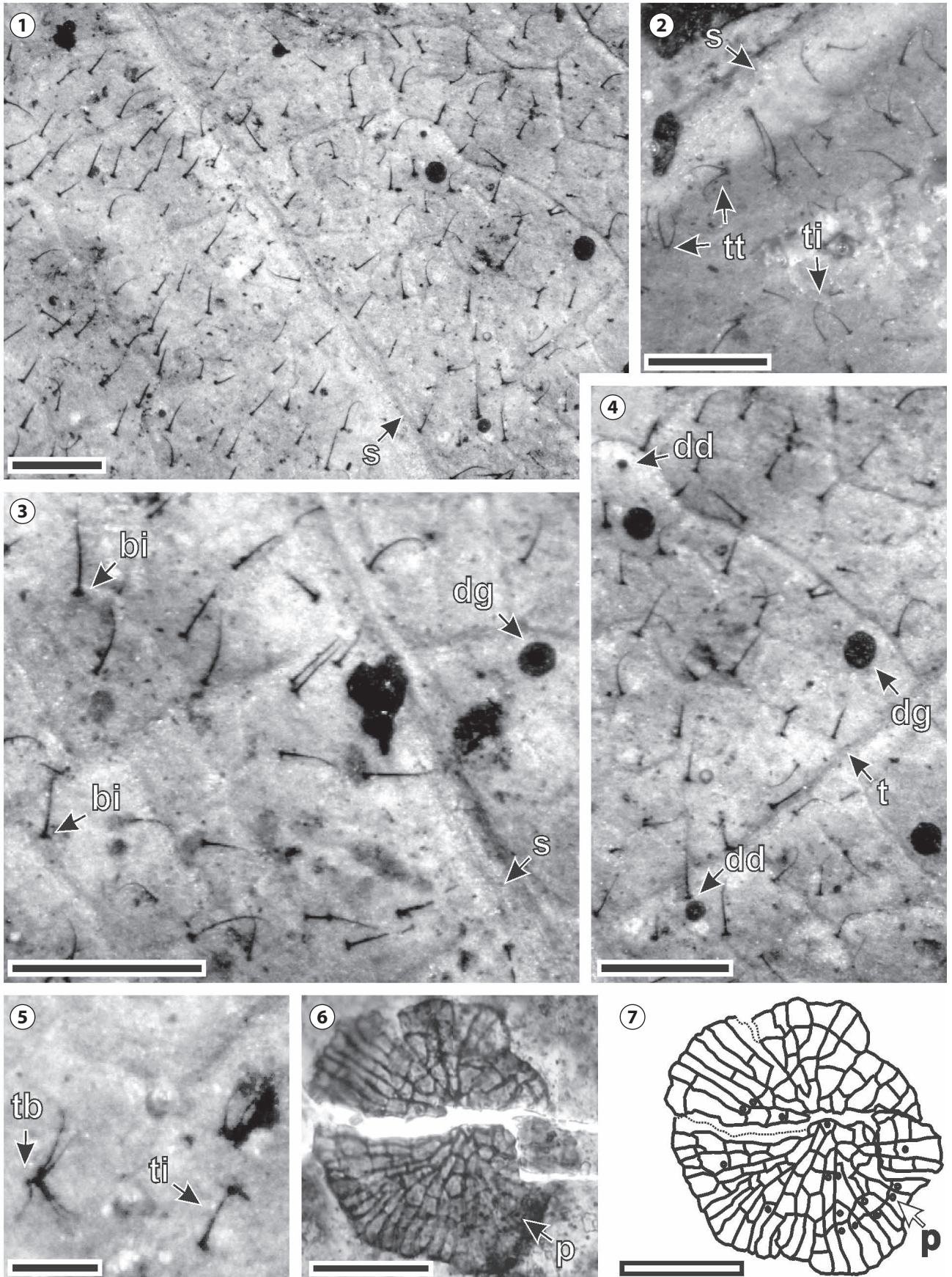
Por compartilhar pontualmente certas características, folhas de *Strephonema mannii* (Strephonematoideae), e de *Getonia floribunda* e *Thilsea paraguayensis* (Combretinae) foram incluídas nesse conjunto comparativo. Finalizando as comparações, folhas fósseis de *Terminalia* foram confrontadas. A Tabela 1 compara os táxons modernos e fósseis selecionados e resume os caracteres foliares discutidos. Em ane-

xo no Apêndice 1, comparações adicionais são apresentadas para descartar a identificação com outros gêneros da família, ou com outras formas dentro de *Terminalia* e de *Buchenavia* (ver Comparações complementares).

Strephonema Hookerfilius (Strephonematoideae). Reunindo três espécies arbóreas endêmicas das florestas úmidas da África Ocidental, este gênero é considerado a linhagem mais basal de Combretaceae (Maurin *et al.*, 2010), e portanto, exibe características morfológicas mais primitivas (Jongkind, 1995). Entre as espécies, *Strephonema manii* Hookerfilius. é a que compartilha maior similaridade com a folha fóssil aqui discutida, embora algumas diferenças permitam descartar esta identificação. Mesmo similares no número de pares de nervuras secundárias camptódromas-broquidódromas e dimensões, as folhas de *S. manii* são evidentemente oblongas, os arcos das secundárias (de curvatura pouco proeminente) terminam numa nervura proximamente paralela à margem (perimarginal) e os ângulos das terciárias em relação à primária são quase perpendiculares (Jongkind, 1995 e Tab. 1). Apesar das diferenças, o fóssil parece compartilhar uma particularidade no indumento, de ocorrência rara, típico de Strephonematoideae e representado por um tipo possivelmente aberrante de tricoma, com dois pares opostos de braços longos e curvados (Fig. 3.5, Tab. 1). Neste aspecto assemelha-se aos tricomas bibraquiados observados em folhas jovens de *S. manii*, Jongkind (1995).

Buchenavia Eichler (Terminaliinae). Caracterizado por folhas obovadas a oblanceoladas e portando apenas tricomas compartimentados no indumento (Stace, 2007), o gênero abarca aproximadamente 27 espécies arbóreas e arbustivas nativas da América tropical, com grande diversidade na Bacia Amazônica, mas também representado nas regiões sudeste e sul do Brasil (Marquete e Valente, 2010). Confirmando a proximidade filogenética de *Buchenavia* ao gênero *Terminalia*, o estudo molecular de Maurin *et al.* (2010) indicou que o primeiro deve ser incorporado dentro de *Terminalia*.

Figura 3. Características do indumento (superfície foliar) de *Terminalia palaeopubescens* nov. sp. (Formação Fonseca) e discos de fungos epifílicos associados. Espécimes: DGM-0735b-Pb (1-5), DGM-0735a-Pb (6-7)/ *indumentum characteristics (leaf surface) of Terminalia palaeopubescens sp. nov. (Fonseca Formation) and epiphyllous fungi disks associated. Specimens: DGM-0735b-Pb (1-5), DGM-0735a-Pb (6-7).* **1,** porção média da lâmina: tricomas esguios e pontiagudos frequentes em aréolas e internervuras (aspecto pubescente), e próximos à secundária (**s**); e discos de tamanho variável/ *lamina middle portion: slender and pointed trichomes commonly frequent in areoles and interveins (pubescent appearance), near the secondary vein (s); and disks of variable size*; **2,** porção distal da lâmina: tricomas isolados (**ti**) ou arranjados em tufo (**tt**) recobrimdo a nervura secundária (**s**)/ *lamina distal portion: isolated trichomes (ti) or arranged in tufts (tt) covering the secondary vein (s)*; **3,** detalhe de tricomas com base intumescida (**bi**); detalhe de um disco de fungo epifílico grande (**dg**), com zona central e marginal delimitada/ *detail of trichomes with a distinctive swollen base (bi); detail of a large epiphyllous fungi disk (dg) with central and marginal zones*; **4,** detalhe da distribuição de discos: diminutos (**dd**) e frequentes a grandes (**dg**) e esparsos, próximos à nervura terciária (**t**)/ *detail of the disks distribution: minute (dd) and frequent to large (dg) and sparse, near the tertiary vein (t)*; **5,** Porção proximal da lâmina: tricomas bibraquiados (**tb**) e tricoma simples isolado (**ti**)/ *lamina proximal portion: two-armed trichomes (tb) and an isolated simple trichome (ti)*; **6,** Vista superficial de ascoma preservado na cutícula: *Callimothallus pertusus* (Microthyriaceae), portador de poros celulares proximais (**p**)/ *surface view of a preserved ascoma in the cuticle: Callimothallus pertusus (Microthyriaceae), with proximal cellular pores (p)*; **7,** Esquema da figura anterior/ *previous figure drawing*. Escalas/ *Scale bars* = 0,5 mm (exceto em/ *except in* 5 = 0,15 mm, e 6-7 = 40 µm)



Dentre as espécies do gênero, *Buchenavia macrophylla* Eichler é a que porta folhas mais comparáveis ao fóssil na forma obovada, dimensão mesófila e largura máxima similares, 8–10 pares de nervuras secundárias camptódromas-broquidódromas irregularmente espaçados, ângulo obtuso das nervuras terciárias em relação à primária, e indumento pubescente na nervação e lâmina são amplamente compartilhados com o fóssil (Tabela 1). Entretanto, o padrão terciário percorrente oposto a reticulado inconspícuo, e o desenvolvimento areolar no geral moderado (Marquete e Valente, 2005), são diferentes do padrão alternado e do bom desenvolvimento areolar no fóssil, levando a rejeição desta associação.

Terminalia L. (Terminaliinae). Com folhas apresentando ampla variedade de formas (elíptica, oblonga, orbicular a obovada) e nervação, margens inteiras a denteadas, domácias ausentes na grande maioria das espécies (se presentes, situadas nas axilas das nervuras secundárias), além do indumento formado exclusivamente por tricomas compartimentados (Stace, 1980), *Terminalia* compreende cerca de 150 espécies distribuídas na Ásia, Austrália, África (Madagascar) e Américas (Stace, 2007). Aproximadamente 33 delas ocorrem no Neotrópico (Stace, 2004), 29 das quais no Brasil, onde 15 são espécies endêmicas (Marquete e Valente, 2010). Segundo Maurin *et al.* (2010) o gênero é polifilético, contendo

TABELA 1 - Comparação da arquitetura e indumento foliar entre o fóssil do presente estudo e espécies de Combretaceae selecionadas/ Comparison of leaf indumentum-architecture between fossils studied herein and selected species of Combretaceae.

Espécies/ Caracteres (mm, mm2)	Lâmina foliar		Nervação secundária		Nervação terciária	Desenv. areolar / Indumento foliar (tricomas)
	Forma / Área aprox.	Comp. X Larg.	Nº de pares	Padrão/ Espaçamento		
S. mannii (Jongkind, 1995)	oblonga/ mesófila- macrófila	150(300) X 50(90)	7 a 15	broquidódromo- camptódromo, veia perimarginal/ irregular	percorrente predomin. oposto (semi-paralelas)	moderado/ glabro (exceto tricomas bibraquiados quando jovem)
B. macrophylla (Marquete e Valente, 2005)	obovada- subelíptica/ mesófila- macrófila	130(350) X 55(140)	(6)8 a 10	camptódromo distalmente broquidódromo/ irregular	reticulado irregular a percorrente oposto	moderado a bom/ esparsos tricomas compartimentados (adaxial); pubescente nas nervuras (abaxial)
T. dichotoma (Stace e Alwan, 1998)	elíptica- obovada/ mesófila	110(220) X 80(100)	8 a 12	camptódromo/ irregular	percorrente misto alternado e oposto	bom (?)
G. floribunda (Jie e Turland, 2007)	elíptica- ovada/ mesófila	150 X 70	5 a 8(10)	eucamptódromo/ irregular	percorrente alternado	moderado a bom/ densamente piloso e escamas (abaxial); glabro (adaxial, exceto em nervuras)
T. paraguariensis (Stace, 1968)	elíptica- oblonga/ mesófila	90(180) X 50(75)	5 a 7	camptódromo distalmente broquidódromo/ irregular	percorrente oposto	moderado a bom/ tricomas escamiformes conferindo aspecto lepidoto (abaxial)
T. maxima [†] (Berry, 1935)	elíptica- obovada/ macrófila	280 X 130	>15	camptódromo- ramos distais/ irregular	indistinto	bom/(?)
T. palaeocatappa [†] (Joshi et al., 2003)	obovada/ mesófila	>130 X 85(95)	12	eucamptódromo- ramos distais ou bifurcações/ irregular	percorrente alternado	bom/ glabro em ambas as faces
T. palaeopubescens [†] (presente estudo)	obovada/ mesófila	>153 X 86	>8	camptódromo- broquidódromo/ irregular	percorrente alternado	bom/ tricomas simples, agudos, com base dilatada, escassos tricomas bibraquiados

(†) espécies fósseis (extintas); (*) área aproximada calculada = 0,75 × comprimento máximo × largura máxima; (?) Caractere não preservado (ausente) ou não informado pelo autor.

Anogeissus, *Bucida*, *Pteleopsis* e *Buchenavia* (ver Comparações e Apêndice 1).

Das 55 espécies de *Terminalia* aqui analisadas, representativas de distintos continentes (Apêndice 1), particularmente as neotropicais, *Terminalia dichotoma* E.Mey. (Tab. 1) e *T. phaeocarpa* Eichler foram as que exibiram maiores similaridades com a lâmina fóssil.

Ambas apresentam folhas mesófilas obovadas (também elípticas estreitas para *T. dichotoma*, ou ainda oblanceoladas, no caso de *T. phaeocarpa*), portadoras de 8–12 pares de nervuras secundárias camptódromas (distalmente broquidódromas para *T. phaeocarpa*, exclusivamente camptódromas para *T. dichotoma*), e bom desenvolvimento areolar, características que são amplamente compartilhadas com o fóssil. Contudo, *T. dichotoma* diverge quanto aos ângulos menos obtusos (quase perpendiculares em relação à nervura média) das terciárias (Tab. 1), enquanto que *T. phaeocarpa* difere pelas áreas intercostais no geral estreitas e paralelas, pela nervação terciária percorrente predominantemente oposta, além da nervação marginal irregularmente festonada muito desenvolvida (espécimes digitalizados; Stace e Alwan, 1998), particularidades não verificadas na nervação fóssil preservada.

Gêneros em Combretinae. Assim como em Terminaliinae, os membros de Combretinae caracterizam-se pela ampla variedade morfológica foliar, mas se diferenciam daquela subtribo pela presença obrigatória de tricomas glandulares no indumento (escamas e/ou glândulas pedunculadas, associados aos tricomas compartimentados (Stace, 1980, 2007)). Assim, pode-se excluir a possibilidade de afinidade da folha fóssil com as espécies atuais dos gêneros *Getonia* Roxb. (incluindo o sinônimo *Calycopteris* Lam.), *Guiera* Adans. ex Juss., *Combretum* Loeffl. (com os sinônimos *Calopyxis* Tul., *Meiostemon* Exell e Stace, e *Quisqualis* L.) e *Thilao* Eichler, pela ausência de tricomas glandulares no indumento fóssil. Mesmo com essa notável diferença no indumento, a folha fóssil ainda assim compartilha importantes características arquiteturais com *Getonia* e *Thilao*, gêneros que coincidentemente formam os clados mais basais da subtribo Combretinae (Maurin *et al.*, 2010). Por exemplo, a folha de *Getonia floribunda* Roxb., do sudeste Asiático, é mesófila e com até uma dezena de pares de nervuras secundárias, irregularmente espaçadas e predominantemente camptódromas. Mesmo compartilhando as nervuras terciárias percorrentes (predominantemente alternas e que emergem em ângulos obtusos), diverge pela forma elíptica a ovada, desenvolvimento areolar em geral moderado e, especialmente, pela presença abundan-

te de tricomas escamiformes junto aos compartimentados no indumento (Jie e Turland, 2007; Tab. 1).

Diferentemente do fóssil as folhas do gênero *Thilao* (reunindo três espécies de arvoretas, arbustos ou lianas, endêmicas da América do Sul tropical) são elípticas a oblongas e completamente glabras no que se refere aos tricomas compartimentados, e a presença de formas glandulares de tricomas (Stace, 1968). Contudo, *Thilao paraguariensis* Eichl. (Tab. 1) converge com o fóssil quanto ao tamanho mesófilo e pela nervação secundária camptódroma distalmente broquidódroma, opondo-se pelo número inferior de pares de secundárias (até 7), além da nervação terciária percorrente oposta (Stace e Alwan, 1998).

Comparações com formas fósseis de Terminalia. Várias espécies de folhas fósseis assinaladas a *Terminalia* são conhecidas para localidades paleógenas e neógenas, especialmente na Ásia (Lakhanpal e Awasthi, 1992; Awasthi e Mehrotra, 1995; Tiwari e Mehrotra, 2002; Joshi *et al.*, 2003) e nas Américas (Berry, 1916; 1926; 1935), não tendo sido encontrado registro de folhas atribuídas a *Buchenavia*.

A comparação feita com as espécies fósseis de *Terminalia* mostra que *Terminalia palaeopubescens*, a nova forma aqui descrita, compartilha a forma obovada, o tamanho (mesófilo), e as nervuras secundárias geralmente camptódromas. Contrasta, contudo, por certas particularidades da nervação e indumento, diferenças suficientes para distingui-la das espécies já conhecidas na literatura.

Terminalia maxima Berry, por exemplo, também proveniente da Formação Fonseca, diverge pela forma elíptica a ligeiramente obovada, tamanho macrófilo, e, sobretudo, pelo grande número (mais de 15) de pares de nervuras secundárias camptódromas regularmente espaçadas e portadoras de ramos distais exmediais (Berry, 1935; Tab. 1) Maiores comparações da nervação (ou indumento) não foram possíveis já que, pela preservação limitada, a descrição de *T. maxima* Berry não ultrapassou a segunda ordem de nervação.

Entre as morfoespécies descritas para a América do Norte destacam-se *Terminalia lesleyana* (Lesquereux) Berry e *T. phaeocarpoides* Berry, respectivamente de depósitos eocênicos do Grupo Wilcox e Grupo Claiborne, sul dos Estados Unidos (Berry, 1916, 1926). A espécie possui folhas inteiras, similares na forma obovada, dimensão mesófila, e por portar 9 a 11 pares de nervuras secundárias camptódromas a broquidódromas (na porção média). Mas embora coincidentes em tamanho, possui menor largura (não excedendo 68 mm) e áreas intercostais muito amplas, com uma nervura intersecundária de curso proximal reto e praticamente perpendicu-

lar à nervura média. Estes aspectos são distintos da largura e da nervura intersecundária paralela (quando presente) observadas no presente estudo. *Terminalia hilgardiana* (Lesqueriaux) Berry, por sua vez, também do Eoceno do Grupo Wilcox, possui dimensão mesófila semelhante (até 100 mm de largura), mas contrasta na forma oblongo-ovada, margem irregularmente ondulada, pelos quase 20 pares de nervuras secundárias somente camptódromas, além da nervação terciária percorrente predominantemente oposta (Berry, 1916).

Dentre as formas fósseis asiáticas, as folhas elípticas de *Terminalia palaeochebula* Awasthi e Prasad (depósitos eocênicos do Grupo Siwalik, Nepal e oligocenos do Grupo Barail, Makum Coalfield, Índia) e as folhas obovadas estreitas de *T. obovata* Awasthi e Mehrotra (Oligoceno do Grupo Barail, Índia) convergem com o fóssil nos 9 pares de nervuras secundárias e terciárias percorrentes, predominantemente alternadas. Divergem, contudo, pela nervação secundária apenas eucamptódroma, lâmina simétrica e inteira (mas com margens ligeiramente onduladas), notófila (até 47 mm, largura máxima). *Terminalia panandbroensis* Lakhnupal e Guleria, também dos depósitos paleógenos do Grupo Siwalik e Barail, embora mesófila (mesma largura laminar) e com quase dez pares de secundárias, se distingue pela lâmina elíptica a suborbiculada, simétrica, e com nervuras eucamptódromas em ângulos muito agudos a retos (Awasthi e Mehrotra, 1995).

Entre as folhas da Ásia, as que mais se assemelham são as atribuídas a *Terminalia palaeocatappa* Awasthi e Mehrotra, do Paleógeno e Neógeno do Grupo Siwalik e Barail da Índia. Sua folha mesófila obovada estreita, com até 12 pares de nervuras secundárias, e areolação bem desenvolvida, é muito comparável à folha do presente estudo (Tab. 1). Porém, conforme a descrição de Awasthi e Mehrotra (1995), a lâmina de *T. palaeocatappa* é simétrica e portadora de ramos distais ou bifurcações partindo das secundárias, características consideradas como chave para sua relação com a atual *T. catappa*. Além disto, análise cuticulares (Joshi *et al.*, 2003) mostram que as folhas de *T. palaeocatappa* são glabras em ambas as faces (sem tricomas compartimentados), diferindo do indumento aqui observado (Tab. 1).

Discos na superfície foliar fóssil (Fungos epifílicos)

Estruturas circulares observadas previamente na superfície foliar do mesmo espécime aqui analisado (DGM-0735b-Pb) foram equivocadamente interpretadas por Fanton *et al.* (2009), como escamas (tricomas glandulares), semelhantes aos encontrados atualmente no indumento da subtribo

Combretinae. Para tanto, haviam se baseado na aparente semelhança da forma, dimensão, arranjo celular radial, e delimitação de zonas marginal e central nos discos, além da ocorrência superficial junto aos tricomas simples. Tais discos preservados no fóssil são aqui reavaliados como resquícios de fungos epifílicos.

Padrão de infecção foliar. Os discos profusamente preservados na superfície foliar do espécime DGM-0735b-Pb de *Terminalia palaeopubescens* são circulares, de coloração marrom escuro a acastanhada (Fig. 3.1, 3.3–4), apresentando duas zonas celulares delimitadas (central e marginal, visualizadas em discos de maior diâmetro, Fig. 3.3–4). Distribuem-se aleatoriamente nas aréolas e entre as nervuras, ou muito próximos de nervuras menores, em alguns casos diminutos (0,05–0,08 mm diâmetro) e frequentes (10–15/ mm²), em outros, grandes (0,11–0,13 mm diâmetro) e esparsos (2–3/ mm²; Figuras 3.1, 3.3–4). O presente estudo não foi capaz de distinguir qual face foliar foi colonizada.

Após o tratamento químico para a obtenção de cutículas, com exceção de esporos de fungos aderidos às mesmas, os únicos resquícios que persistiram foram os discos de Microthyriaceae, embora em número reduzido e em estado comprometido, não estando preservadas outras estruturas epidérmicas nas cutículas, como as bases de tricoma, estômatos, células epidérmicas. A morfologia do disco é dada a seguir.

Reino **FUNGI** Moore 1980

Filo **ASCOMYCOTA** Caval.-Sm. 1998

Família **MICROTHYRIACEAE** Sacc. 1883

Gênero **Callimothallus** Dilcher 1965

Espécie tipo. *Callimothallus pertusus* Dilcher 1965.

Callimothallus pertusus Dilcher 1965

Figura 3.6–7

Descrição. Corpo de frutificação em formato discoide (escudo), subcircular, mais ou menos centro-simétrico, achatado, de coloração acastanhada, composto de hifas radialmente arrançadas, com margem inteira e conspicuamente irregular, 80 µm de diâmetro, não ostiolado, proximalmente porado em várias células centrais e periféricas, poros 1,5–2,0 µm (diâmetro). Divisões celulares tangenciais e radiais pouco regulares, sem formar anéis concêntricos regulares e definidos. Paredes celulares 1–1,5 µm (espessura). Células centrais poligonais, mais ou menos isodiamétricas, irregularmente arrançadas, 4–6 µm (diâmetro). Células periféricas

sub-retangulares e no geral alongadas, 7–14 μm (comprimento) por 3–5 μm (largura).

Discussão. Com base na morfologia descrita pode-se atribuir a estrutura discóide, com células radialmente arranjadas (Fig. 3.6–7), a um corpo de frutificação microtírioide (Dilcher, 1965; Germeraad, 1979). Taxonomicamente, este ascoma é assinalado a *Callimothallus*, sendo muito afim da espécie *C. pertusus* (Dilcher, 1965), na forma subcircular, achatamento, presença de uma margem inteira (mas irregular) e dos vários poros celulares de posição proximal, além da ausência de ostíolos, processos ou setas (Fig. 3.6–7). Devido ao diâmetro reduzido (80 μm), baixa complexidade na divisão celular e pelo número inferior de poros celulares, diferente dos discos maduros, com diâmetro superior a 100 μm , o espécime pode corresponder a um estágio jovem do ascoma (Dilcher, 1965). Outra evidência para sua associação a *Callimothallus* é o padrão de infecção profuso, típico do gênero, com muitos discos de tamanho variável e em vários estágios de maturidade, que colonizam a superfície foliar, características já reportadas na literatura, como por exemplo, nas folhas de *Diospyros*, Ebenaceae, do Mioceno da Índia (Phadtare, 1989).

Em adição, o disco pode ser comparado também quanto ao formato, arranjo radial e dimensões celulares, a *Phragmothyrites* Edwards *emend* Kalgutkar e Jansonius (Microthyriaceae). Difere, contudo, pela presença de poros celulares. Discos isolados em análises palinológicas da Formação Fonseca já foram atribuídos à espécie *Phragmothyrites eocenica* (Edwards) Karl e Saxena por Maizatto (2001).

IMPLICAÇÕES E CONCLUSÕES

Diversidade e abundância de fungos epifílicos na Formação Fonseca

Embora a diversidade de fungos epifolares na cutícula de *Terminalia palaeopubescens* esteja restrita à detecção de discos de *Callimothallus pertusus*, é impossível avaliar se esta diversidade restrita é resultado da destruição de outras formas, mais vulneráveis ao processamento químico realizado para a obtenção de cutículas. Possivelmente, tanto a abundância física, quanto a diversidade taxonômica dos fungos na Formação Fonseca deveria ser mais alta, dado o crescente número de folhas profusamente colonizadas por discos possivelmente microtírioides, como nas lâminas foliares de Combretaceae reportadas por Fanton *et al.* (2009). Apenas Maizatto (2001) havia reportado discos isolados de *Phragmothyrites eocenica* em amostras palinológicas, o que tende a dar suporte a uma alta diversidade da micoflora epifoliar na Formação Fonseca. Não havia, até o momento, qual-

quer registro na literatura da Bacia de Fonseca a respeito do padrão de infecção superficial de fungos epifílicos de Microthyriaceae, denotando que mais estudos são necessários.

Fungos epifílicos e indicadores paleoclimáticos

Atualmente é comum, em ambientes tipicamente quentes e úmidos (tropicais a subtropicais), uma proeminente micoflora foliar associada à vegetação, dada a influência que possuem sobre a ocorrência e distribuição ecológica desses fungos epifolares, a variação térmica e pluviométrica, associada às altas temperaturas médias, que favorece a proliferação desses organismos (Givnish, 1999; Gilbert *et al.*, 2007).

Microthyriaceae, Micropeltidaceae e Chaetothyriaceae representam famílias de fungos dominantes na colonização de plantas hospedeiras em florestas pluviais tropicais perenes de várias localidades da América Central e Austrália (Gilbert *et al.*, 1997, 2007), México (García-Guzmán e Dirzo, 2001) e Madagascar (Heatwole *et al.*, 2009), sob condições climáticas caracterizadas por, respectivamente, médias anuais de precipitação e de temperatura superiores a 3.000 mm e 20 °C.

Estudos comparativos entre fungos fósseis de Microthyriaceae e a distribuição ecológica de seus equivalentes atuais, especialmente os calimotaloides, permitiram a inferência de condições climáticas similares para os paleohabitats, como por exemplo, foi apontado por Lange (1978) na Austrália, com estimativas de precipitação média anual de 3.800 mm, e para a Índia (Phadtare, 1989). A ocorrência epifoliar e abundância de discos de *Callimothallus*, e de outros fungos fósseis em Microthyriaceae, claramente suportam interpretações paleoambientais quentes e úmidas. Dessa forma, os resultados aqui obtidos possibilitam inferir condições térmicas quentes e alta pluviosidade para o tempo de deposição da Formação Fonseca, de acordo com as inferências paleobotânicas anteriormente publicadas.

Considerações tafonômicas e do paleoambiente deposicional

O estado de preservação das lâminas foliares da Formação Fonseca indica, de forma geral, uma origem parautóctone dos restos fósseis, cuja acumulação derivou de uma formação florestal que habitava áreas próximas. Tal aspecto é evidente a partir dos dados obtidos nas folhas dono presente estudo, onde detalhes da nervação, do indumento e estruturas de colonização por fungos epifílicos foram mantidas e excepcionalmente preservadas.

Aspectos sedimentológicos da Formação Fonseca, tais como o expressivo pacote de rochas sedimentares de grão fino (camadas de siltitos com espessuras milimétricas), associado com a deposição de sedimentitos na planície de inundação,

podem também ter contribuído para esta boa preservação e comprova o limitado transporte dos restos foliares.

Considerações taxonômicas e fisionômicas da paleoflora da Formação Fonseca

O atual domínio fitogeográfico da Mata Atlântica se estende paralelo à costa Atlântica do Brasil, com florestas úmidas ombrófilas a semi-decíduas. Floristicamente, seu compartimento arbóreo é caracterizado pelas famílias Myrtaceae, Melastomataceae, Fabaceae (especialmente Caesalpinoideae e Mimosoideae), Rubiaceae, Lauraceae e Euphorbiaceae, consideradas típicas devido à presença de um grande número de espécies. Outras famílias, tais como Annonaceae, Meliaceae, Sapindaceae, Malvaceae, Myrsinaceae e Bignoniaceae apresentam menor diversidade, mas são componentes arbóreos representativos das florestas Atlânticas do Sudeste (Oliveira-Filho e Fontes, 2000). Dados paleobotânicos revelam que tais famílias ocorrem amplamente no registro da Paleoflora Fonseca, preservadas como folhas, frutos e grãos de pólen. Isto sugere fortemente a presença de um arquétipo de floresta tropical úmida no Sudeste do Brasil já no Eoceno, conforme inferido por Burnham e Johnson (2004). Este arquétipo de floresta úmida foi muito similar em termos de composição florística, e possivelmente, foi precursor da atual Mata Atlântica. As Combretaceae, por outro lado, embora menos abundantes no estrato arbóreo de florestas Atlânticas do Sudeste e mais comum no Cerrado (Oliveira-Filho e Fontes, 2000), concentram boa parte de sua diversidade na Mata Atlântica, com 34 das 78 espécies nativas no Brasil, das quais são endêmicas. Sua distribuição neste bioma é apenas superada pelo domínio da Amazônia (Marquete e Valente, 2010).

Terminalia dichotoma, da Amazônia brasileira, Colômbia e Guiana Venezuelana e da Mata Atlântica do nordeste e sudeste brasileiro, e *T. phaeocarpa*, endêmica da Amazônia e Cerrado do Brasil, nas regiões norte e nordeste, centro-oeste e sudeste (Marquete e Valente, 2010), com folhas fisionomicamente análogas a *Terminalia palaeopubescens*, podem habitar respectivamente, matas semi-decíduas da bacia do rio Doce, em Minas Gerais (Oliveira-Filho *et al.*, 2005), e florestas úmidas de galeria e/ou áreas inundáveis ao longo da bacia do rio Amazonas (Stace e Alwan, 1998). *Buchenavia macrophylla*, também muito comparável ao fóssil, ocorre em florestas de campinarana sob solo arenoso na Amazônia (Marquete e Valente, 2005).

Bancos marginais de rios e planícies sazonalmente inundáveis, ambientes aos quais estão associadas florestas ripárias hoje habitadas pelas espécies de *Terminalia* e *Buchenavia* comparadas, correspondem também aos prováveis paleoam-

bientes deposicionais da Formação Fonseca. Ecologicamente, o hábito ripário é amplamente verificado em espécies atuais de *Terminalia* (como *T. dichotoma* e *T. phaeocarpa*) e em todas as espécies de *Buchenavia*, já que seus frutos com pericarpos suculentos são secundariamente dispersos pela água dos rios (Stace, 2004).

A análise conjunta das evidências aqui aportadas, tais como a presença de fungos epifolares e a diversidade de folhas angiospérmicas da Formação Fonseca (incluindo Combretaceae), aliada aos aspectos fisionômicos e condições de preservação, permite inferir a presença de uma floresta ripária densa durante o tempo de deposição da Formação Fonseca (transição Eoceno/Oligoceno) no Sudeste do Brasil.

AGRADECIMENTOS

Pela colaboração institucional agradecemos ao Instituto de Geociências (UNICAMP, SP) e Museu de Ciências da Terra, 9º DNPM, RJ. Às paleontólogas Rita C.T. Cassab e Marise S.S. de Carvalho, pelo acesso à coleção do MCTer (DNPM). Ao Dr. Washington M. Ferreira (curador) e Livia Cordi (técnica) do Herbário UEC (Campinas, SP) pela ajuda com o material comparativo e bibliografia. Aos revisores da revista *Ameghiniana*, aos botânicos Drs. Ricardo J.F. Garcia (Herbário PMSP, São Paulo) e Nilda Marquete F. da Silva (Jardim Botânico do Rio de Janeiro), e ao geólogo Dr. José R. Maizatto (CENPES, PETROBRÁS) pelas valiosas contribuições no aprimoramento do manuscrito. Este trabalho é parte da tese de Doutorado de J.C.M. Fanton, com bolsa financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP nº 07/04489-3). Contribuição ao projeto auxílio-pesquisa FAPESP nº 07/03449-8, “*As paleofloras Fonseca & Gandarela revisitadas: Paleógeno do Sudeste Brasileiro*”.

REFERÊNCIAS

- Alwan, A.R.A. 1983. [The taxonomy of *Terminalia* (Combretaceae) and related genera. Ph. D. Thesis, University of Leicester, United Kingdom, 353 p. inedita]
- Awasthi, N. e Mehrotra, R.C. 1995. Oligocene flora from Makum Coalfield, Assam, India. *Palaeobotanist* 44: 157–188.
- Bell, C.D., Soltis, D.E. e Soltis, P.S. 2010. The age and diversification of the angiosperms re-revisited. *American Journal of Botany* 97: 1296–1303.
- Berry, E.W. 1916. The lower Eocene floras of Southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Papers* 91: 1–467.
- Berry, E.W. 1922. The flora of the Concepción-Arauco coal measures of Chile. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 4: 73–144.
- Berry, E.W. 1924. The Middle and Upper Eocene Floras of Southeastern North America. *United States Geological Survey Professional Papers* 92: 1–206.
- Berry, E.W. 1926. *Terminalia* in the Lower Eocene of Southeastern North America. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53:59–65.
- Berry, E.W. 1930. Revision of the Lower Eocene Wilcox Flora of the Southern States, with descriptions of new species, chiefly from Tennessee and Kentucky. *United States Geological Survey Professional Papers* 156:1–196.
- Berry, E.W. 1935. Tertiary plants from Brazil. *Proceedings of the American Philosophical Society* 75: 565–590.
- Berry, E.W. 1936. Tertiary plants from Venezuela. *Proceedings United States National Museum* 83: 355–360.
- Berry, E.W. 1937. The Parinas sandstones of Northwestern Peru. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 12: 99–106.

- Berry, E.W. 1939. The fossil Flora of Potosi, Bolivia. *Johns Hopkins University, Studies in Geology* 13: 9–67.
- Burnham, R.J. e Johnson, K.R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B- Biological Sciences* 359: 1595–1610.
- Dilcher, D.L. 1963. Eocene epiphyllous fungi. *Science* 142: 667–669.
- Dilcher, D.L. 1965. Epiphyllous fungi from Eocene deposits in Western Tennessee, U.S.A. *Palaeontographica Abteilung B* 116: 1–54.
- Dilcher, D.L. 1974. Approaches to the identification of angiosperms leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1–158.
- Dolianiti, E. 1949. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 1. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 21: 239–244.
- Dolianiti, E. 1950. Contribuição à flora pliocênica de Fonseca, Minas Gerais 2. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 22: 303–306.
- Dorr, J.V.N. 1969. Physiographic, stratigraphic and structural development of the Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, Brazil. *United States Geological Survey Professional Papers* 641-A: 1–110.
- Duarte, L. 1956. Melastomataceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 161: 7–32.
- Duarte, L. 1958. Annonaceae fósseis da bacia terciária de Fonseca, MG. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia DNPM-Rio de Janeiro* 178: 733.
- Duarte, L. 1974. Sobre uma Flor de Bombacaceae, da Bacia Terciária de Fonseca, MG. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 46: 407411.
- Duncan, R.P. 1993. Flood disturbance and coexistence of species in a lowland Podocarp forest, South Westland, New Zealand. *Journal of Ecology* 81: 403–416.
- Ellis, B., Daly, D.C., Hickey, L.J., Johnson, K.R., Mitchell, J.D., Wilf, P. e Wing, S.L. 2009. *Manual of Leaf Architecture*. The New York Botanical Garden Press - Cornell University Press, Nova Iorque, 190 p.
- Fanton, J.C.M., Ricardi-Branco, F.S., Garcia, R.J.F. e Silva, A.M. 2009. Combretáceas fósseis da Bacia de Fonseca (Eoceno do Sudeste Brasileiro): evidências morfológicas e anatômicas. *21º Congresso Brasileiro de Paleontologia (Belém)*, Livro de Resumos 1: 82–83.
- Friis, E.M., Pedersen, K.R. e Crane, P.R. 1992. *Esgueiria* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biologiske Skrifter* 41: 1–45.
- García-Guzmán, G. e Dirzo, R. 2001. Patterns of leaf-pathogen infection in the understory of a Mexican rainforest: incidence, spatiotemporal variation, and mechanisms of infection. *American Journal of Botany* 88: 634–645.
- Germeaad, J.H. 1979. Fossil remains of fungi, algae and other organisms from Jamaica. *Scripta Geologica* 52: 1–39.
- Gilbert, G.S., Reynolds, D.R. e Bethancourt, A. 2007. The patchiness of epifoliar fungi in tropical forest: host range, host abundance, and environment. *Ecology* 88: 575–581.
- Gilbert, G.S., Talaro, N., Howell, C.A. e Symstad, A. 1997. Multiple-scale spatial distribution of the fungal epiphyll *Scoleopeltidium* on *Trichilia* spp. In two lowland moist tropical forests. *Canadian Journal of Botany* 72: 2158–2164.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87: 193–210.
- Gorceix, H. 1884. Bacia Terciária d'água doce nos arredores de Ouro Preto (Gandarela e Fonseca), Minas Geraes, Brasil. *Anais da Escola de Minas* 3: 75–92.
- Graham, A. 2011. The age and diversification of terrestrial New World ecosystems through Cretaceous and Cenozoic time. *American Journal of Botany* 98: 336–351.
- Heatwole, H., Unsicker, S., Andriamiarisoa, L.R. e Lowman, M.D. 2009. Vicissitudes of leaves in a tropical rain forest in Madagascar. *Journal of Tropical Ecology* 25: 615–624.
- Jie, C. e Turland, N.J. 2007. Combretaceae. Em: *Flora of China*, Volume 13, p. 309–320. World Wide Web (online): <http://www.flora.ac.cn/>.
- Jongkind, C.C.H. 1995. Review of the genus *Strephonema* (Combretaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 535–541.
- Joshi, A., Tewari, R., Mehrotra, R.C., Chakraborty, P.P. e DE, A. 2003. Plant remains from the Upper Siwalik sediments of West Kameng District, Arunachal Pradesh. *Journal Geological Society of India* 61: 319–324.
- Kalgutkar, R.M. e Jansonius, J. 2000. Synopsis of fossil fungal spores, mycelia, and frutifications. *American Association of Stratigraphic Palynologists Contribution Series* 39, 423 p.
- Keller, R. 2004. *Identification of tropical woody plants in the absence of flowers, a field guide* (2nd edition). Birkhäuser Verlag, Basileia, 294 p.
- Klucking, E.P. 1991. *Leaf Venation Patterns*. Vol. 5: *Combretaceae*. J. Cramer, Berlin - Stuttgart, 216 p.
- Klucking, E.P. 1995. *Leaf Venation Patterns*. Vol. 7: *The classification of Leaf Venation Patterns*. J. Cramer, Berlin - Stuttgart, 216 p.
- Lakhanpal, R.N. e Awasthi, N. 1992. New species of *Fissistigma* and *Terminalia* from the Siwalik of Balugoola, Himachal Pradesh. *Geophytology* 21: 49–52.
- Lange, R.T. 1978. Southern Australian tertiary epiphyllous fungi, modern equivalents in the Australasian region, and habitat indicator value. *Canadian Journal of Botany* 56: 532–541.
- Lima, M.R. e Salaré-Cheboldaeff, M. 1981. Palynologie des Bassins de Gandarela et Fonseca (Eocène de l'Etat de Minas Gerais, Brésil). *Boletim do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IG-USP)* 12: 33–54.
- Mabberley, D.J. 2008. The plant-book: a portable dictionary of the vascular plants. 3rd edition. Cambridge University Press, 856 p.
- Maizatto, J.R. 2001. [Análise bioestratigráfica, paleoecológica e sedimentológica das bacias terciárias de Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero, Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos e sedimentares. Tese de Doutorado, Universidade Federal de Ouro Preto, Minas Gerais, Brasil. 333 p. Inedita]
- Maizatto, J.R., Regali, M.S.P. e Castro, P.T.A. 2008. Análise biocronoestratigráfica e paleoclimática das bacias paleógenas e neógenas do Gandarela e Fonseca, Quadrilátero Ferrífero- Minas Gerais, Brasil. *12º Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia* (Florianópolis), *Boletim de Resumos* 1: 133.
- Manchester, S.R. e O'Leary, E. 2010. Phylogenetic distribution and identification of fin-winged fruits. *Botanical Review* 76: 1–82.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 1980. Estudo da nervação e epiderme foliar das Combretaceae do estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia* 22: 135–154.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 2005. Flora da Reserva Ducke, Amazona, Brasil: Combretaceae. *Rodriguésia* 56: 131–140.
- Marquete, N.F.S. e Valente, M.C. 2010. Combretaceae. Em: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. World Wide Web: <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/01/06>.
- Maurin, O., Chase, M.W., Jordaan, M. e VanderBank, M. 2010. Phylogenetic relationships of Combretaceae inferred from DNA data: implications for generic classification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 162: 453–476.
- Maxwell, C.H. 1972. Geology and ore deposits of the Alegria District, Minas Gerais, Brasil. *United States Geological Survey Professional Papers* 341-J: 1–72.
- Mello, C.L., Bergqvist, L.P. e Sant'Anna, L.G. 2000. Sítio Paleontológico de Fonseca, Minas Gerais (Vegetais fósseis do Terciário Brasileiro). SIGEP 086. Em: C. Schobbenhaus, D.A. Campos, E.T. Queiroz, M. Winge e M. Berbert-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. World Wide Web: <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio086/sitio086.pdf/>.
- O'Leary, E. e Manchester, S.R. 2006. Fin-winged fruits in the fossil record and implications for recognition of Combretaceae in the Tertiary of North America. *Botany Conference 2006* (California State University, Chico), Abstracts. World Wide Web: <http://www.2006.botanyconference.org/>.
- Oliveira-e-Silva, M.I.M. 1982. *Flórula da Bacia de Fonseca, Minas Gerais, Brasil*. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, 175 p. Inedita]
- Oliveira-Filho, A.T. e Fontes, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among atlantic forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793–810.

- Oliveira-Filho, A.T., Tameirão-Neto, E., Carvalho, A.C., Werneck, M., Brina, A.E., Vidal, C.V., Rezende, S.C. e Pereira, A.A. 2005. Análise florística do componente arbóreo de áreas de floresta atlântica *sensu lato* na região das bacias do leste (Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo e Rio de Janeiro). *Rodriguésia* 56: 185–235.
- Phadtare, N.R. 1989. Palaeoecology significance of some fungi from the Miocene of Tanakpur (U.P.) India. *Review of Palaeobotany and Palynology* 59: 127–131.
- Phipps, C.J. 2001. [The evolution of epiphyllous fungal communities with an emphasis on the Miocene of Idaho. Ph. D. Thesis, University of Kansas, U.S.A., 151 p. Inedita]
- Phipps, C.J. e Rember, W.C. 2004. Epiphyllous fungi from Miocene of Clarkia, Idaho: reproductive structures. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 67–79.
- Raine, J.I., Mildenhall, D.C. e Kennedy, E.M. 2008. *New Zealand fossil spores and pollen: an illustrated catalogue*. 3rd edition. GNS Science miscellaneous series, n° 4. World Wide Web: <http://www.gns.cri.nz>
- Raven, P.H. e Axelrod, D.I. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 61: 39–67.
- Ricardi-Branco, F., Branco, F.C., Garcia, R.J.F., Faria, R.S., Pereira, S.Y. e Portugal, R. 2009. Plant accumulations along the Itanhaém River basin, southern coast of São Paulo state, Brazil. *Palaios* 24: 416–424.
- Rodríguez de Sarmiento, M.N., Durango de Cabrera, J. e Vázquez de Ramallo, N. 1999. Hojas fósiles de angiospermas com hongos, Terciario del Chubut, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 18: 131–133.
- Saad, A., Bezerra, F.H.R., Costa, R.D., Igreja, H.L.S. e Franzinelli, E. 2005. Neotônica da Plataforma Brasileira. Em: C.R.G. Souza, K. Suguio, M.A.S. Oliveira e P.E. De-Oliveira (Eds.), *Quaternário do Brasil*, Holos Editora, p. 211–230.
- Sant’Anna, L.G. e Schorscher, H.D. 1997. Estratigrafia e mineralogia dos depósitos cenozoicos da região da Bacia de Fonseca, Estado de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 69: 211–226.
- Sant’Anna, L.G., Schorscher, H.D. e Riccomini, C. 1997. Cenozoic tectonics of the Fonseca Basin region, Eastern Quadrilátero Ferrífero, MG, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* 10: 275–284.
- Scher, H.D. e Martin, E.E. 2006. Timing and climatic consequences of the Opening of Drake passage. *Science* 312: 428–430.
- Sherwood-Pike, M. e Gray, J. 1988. Fossil leaf-inhabiting fungi from northern Idaho and their ecological significance. *Mycologia* 80: 14–22.
- Shi, G., Zhou, Z. e Xie, Z. 2010. A new *Cephalotaxus* and associated epiphyllous fungi from the Oligocene of Guangxi, South China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 161: 179–195.
- Singh, H., Prasad, M., Kumar, K., Rana, R.S. e Singh, S.K. 2010. Fossil fruits from early Eocene Vastan lignite, Gujarat, India: taphonomic and phytogeographic implications. *Current Science* 98: 1625–1632.
- Stace, C.A. 1965. The significance of the leaf epidermis in the taxonomy of the Combretaceae I. A general review of tribal, generic and specific characters. *Botanical Journal of the Linnean Society* 59: 229–253.
- Stace, C.A. 1968. A revision of the genus *Thilsea* (Combretaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 95: 156–165.
- Stace, C.A. 1980. The significance of leaf epidermis in taxonomy of the Combretaceae: conclusions. *Botanical Journal of the Linnean Society* 81: 327–339.
- Stace, C.A. 2004. Combretaceae. Em: N. Smith; S.A. Mori; A. Henderson, D.W. Stevenson y S.V. Heald (Eds.), *Flowering plants of the Neotropics*. Princeton University Press, Princeton, p. 110–111.
- Stace, C.A. 2007. Combretaceae. Em: K. Kubitzki (Ed.), *The families and Genera of Vascular Plants - Flowering Plants, Eudicots*. Vol. IX., Springer-Verlag, Berlin - Heidelberg, p. 67–82.
- Stace, C.A. e Alwan, A.R.A. 1998. Combretaceae. Em: J. Steyermark, P.E. Berry y B.K. Holst (Eds.), *Flora of the Venezuelan Guayana*. P.E. Berry, B.K. Holst e K. Yatskievych (Vol. Eds.), *Caesalpinaceae-Ericaceae*, Vol. 4, Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, p. 329–352.
- Sytsma, K.J., Litt, A., Zjhra, M.L., Pires, C., Nepokroeff, M., Conti, E., Walker, J. e Wilson, P.G. 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences* 164: 85–105.
- Takahashi, M., Crane, P.R. e Ando, H. 1999. *Esgueiria futabensis* sp. nov., a new angiosperm flower from the Upper Cretaceous (lower Coniacian) of northeastern Japan. *Paleontological Research* 3: 81–87.
- Tilney, P.M. 2002. A contribution o the leaf and young stem anatomy of the Combretaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 138:163–196.
- Tiwari, R.P. e Mehrotra, R.C. 2002. Plant impressions from the Barail Group of Champhai-Aizawl road section, Mizoram, India. *Phytomorphology* 52: 69–76.
- Wilf, P. 2008. Fossil angiosperm leaves: paleobotany’s difficult children prove themselves. *Paleontological Society Papers* 14: 319–333.
- Wilf, P., Cúneo, N.R., Johnson, K.R., Hicks, J.F., Wing, S.L. e Orladovich, J.D. 2003. High plant diversity in Eocene South America: Evidence from Patagonia. *Science* 300: 122–125.
- Wilf, P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., Smith, M.E., Singer, B.S. e Gandolfo, M.A. 2005. Eocene plant diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufú, Patagonia, Argentina. *American Naturalist* 165: 634–650.
- Wing, S.L., Herrera, F., Jaramillo, C.A., Gómez-Navarro, C., Wilf, P. e Labandeira, C.A. 2009. Late Paleocene fossils from the Cerrejón Formation, Colombia, are the earliest record of neotropical rainforest. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 106: 18627–18632.
- Zachos, J.C., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. e Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686–693.
- Zachos, J.C., Dickens, G.R. e Zeebe, R.E. 2008. An early Cenozoic perspective on greenhouse warming and carbon-cycle dynamics. *Nature* 451: 279–283.
- Ziegler, A.M., Eshel, G., Rees, P.M., Rothfus, T.A. e Sunderlin, D. 2003. Tracing the tropics across land and sea: Permian to present. *Lethaia* 36: 227–254.

doi: 10.5710/AMGH.v49i3(344)

Recibido: 26 de mayo de 2010

Aceptado: 27 de julio de 2011