

# INTERPRETAÇÕES PALEOCLIMÁTICAS BASEADAS NA FISIONOMIA FOLIAR DA PALEOFLORA DA FORMAÇÃO FONSECA, TRANSIÇÃO EOCENO–OLIGOCENO DO ESTADO DE MINAS GERAIS, SUDESTE DO BRASIL

DANIELE ZANGROSSI  FRANCISCO SANTIAGO  & FRESIA RICARDI-BRANCO 

Departamento de Geologia e Recursos Naturais, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6152, 13083-855, Campinas, SP, Brasil. [daniele.zangrossi@gmail.com](mailto:daniele.zangrossi@gmail.com), [santiago1403@gmail.com](mailto:santiago1403@gmail.com) (Autor correspondente), [fresia@unicamp.br](mailto:fresia@unicamp.br)

**ABSTRACT – Paleoclimate interpretations based on the leaf physiognomy of the paleoflora of the Fonseca Formation, Eocene–Oligocene transition in the State of Minas Gerais, Southeast Brazil.** The paleoflora of the Fonseca Formation is the most diverse paleofloristic record of the Eocene–Oligocene transition of Brazil. This paleoflora can be considered an ancestor of one of the phytophysiognomy of the Atlantic Forest Biome, specifically the Dense Ombrophilous Forest, which developed under climate that ranged from humid tropical to sub-humid subtropical. The main physiognomic features, type of margins and leaf area, of 81 fossil leaves preserved as compressions/impressions allowed the definition of 43 angiosperm morphotypes. These morphotypes were used to infer the mean annual temperature (MAT) and mean annual precipitation (MAP) at the time of their deposition. In order to reconstruct MAT and MAP, different equations were used, based on the univariate methods known as Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis. The results indicate that the paleoflora of the Fonseca Formation developed under a MAT of 26.6 to 27.2°C and a MAP of 843 to 1028 mm. When these values are compared to the current conditions found in the region where the paleoflora of the Fonseca Formation inhabited, it can be observed that the conditions were warmer than today, by 6.5 to 7.5°C, and less humid, between 436 and 621 mm. In general, Southeast Brazil, during the Eocene–Oligocene, had a warmer and more humid climate than the current one. However, the results obtained allow us to infer that the deposition area of the Fonseca Formation developed under warmer and less humid regional conditions than today, as a consequence of its geographical position, which was in the transition zone between tropical and subtropical climates, characterized by conflicts between the different atmospheric systems.

**Keywords:** Cenozoic, Fonseca Basin, plant macrofossils, riparian forest.

**RESUMO – A paleoflora da Formação Fonseca é um dos registros paleoflorístico mais diversificado da transição Eoceno–Oligoceno do Brasil.** Esta paleoflora pode ser considerada um ancestral de uma das fitofisionomias do Bioma Mata Atlântica, especificamente da Floresta Ombrófila Densa, a qual se desenvolveu sob um clima que oscilava entre tropical úmido a subtropical subúmido. As principais características fisionômicas como o tipo de margem e área foliar de 81 folhas fósseis preservadas como compressões/impressões permitiram definir 43 morfotipos de angiospermas. Com base nesses dados foram inferidas a temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA) para o momento de sua deposição. Para reconstituir a TMA e a PMA foram utilizadas diferentes equações baseadas nos métodos univariados conhecidos como Análise da Margem Foliar e Análise da Área Foliar. Os resultados indicam que a paleoflora da Formação Fonseca se desenvolveu sob uma TMA de 26,6 a 27,2°C e uma PMA de 843 a 1028 mm. Ao comparar esses valores, com os atuais da região onde a paleoflora da Formação Fonseca habitou, observa-se que as condições climáticas eram mais quentes do que as atuais, em 6,5 a 7,5°C, e menos úmidas, entre 436 a 621 mm. Em geral, o Sudeste do Brasil, durante o Eoceno–Oligoceno, apresentou um clima mais quente e mais úmido que o atual. Não obstante, os resultados obtidos permite-nos inferir que a área de deposição da Formação Fonseca, se desenvolveu sob condições regionais mais quentes e menos úmidas que as atuais, como consequência da sua posição geográfica, a qual se encontrava na faixa de transição entre climas tropicais e subtropicais, caracterizada por conflitos entre os diferentes sistemas atmosféricos.

**Palavras-chave:** Cenozoico, Bacia de Fonseca, microfósseis vegetais, floresta ripária.

## INTRODUÇÃO

A transição Eoceno–Oligoceno marca um ponto de inflexão de longa duração durante o Cenozoico, no qual o clima global mudou paulatinamente para condições mais frias e secas, levando ao desenvolvimento de calotas polares permanentes em ambos os hemisférios (Liu *et al.*, 2009; Pound & Salzmann, 2017; Kennedy-Asser *et al.*, 2019; Westerhold *et al.*, 2020). No Sudeste do Brasil, paleofloras associadas a esse evento climático de amplitude global são encontradas nos registros sedimentares da:

Bacia de São Paulo, Formação Itaquapecetuba; Bacia do Tanque e de depósitos correlatos (Estado de São Paulo); Bacia de Macacu (Rio de Janeiro), Bacia de Aiuruoca, Formação Entre-Córregos e Bacia de Fonseca, Formação Fonseca (Estado de Minas Gerais) (Garcia *et al.*, 2007; Ricardi-Branco & Fanton, 2007; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014). O registro sedimentar que está localizado na Bacia de Fonseca, Formação Fonseca se destaca por conter uma das mais representativas paleoflora da transição Eoceno–Oligoceno do Brasil (Ricardi-Branco & Fanton, 2007; Fanton *et al.*, 2014). A paleoflora da Formação Fonseca representa concretamente



uma floresta ripária, que é uma formação da Floresta Ombrófila Densa, por esta razão, é um ancestral desta fitofisionomia do Bioma Mata Atlântica (Lima & Salard-Chebouldaef, 1981; Fanton, 2013; Fanton *et al.*, 2012, 2014).

Os vegetais são fortemente influenciados pelo meio ambiente que os rodeia (Seyfullah, 2012; Wright *et al.*, 2017; Peppe *et al.*, 2018). Por esta razão, os fósseis vegetais têm sido amplamente utilizados para reconstituir a ecologia e o clima de antigos ecossistemas terrestres, especialmente a partir do Paleoceno (Royer, 2012; Peppe *et al.*, 2011, 2018). A folha é o órgão vegetal mais utilizado para reconstituir a ecologia e o clima, já que responde mais rapidamente às condições ambientais a que está exposta (Royer, 2012; Wright *et al.*, 2017). Ao longo dos anos, foram desenvolvidos diferentes métodos para reconstituir os principais parâmetros climáticos, como temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA), com base em características foliares (Peppe *et al.*, 2011, 2018; Royer, 2012). Esses métodos podem ser utilizados com alto nível de confiança apenas para fósseis cenozoicos (Peppe *et al.*, 2018), pois a sua aplicação em fósseis mais antigos tem gerado controvérsia, devido pertencerem a grupos vegetais extintos ou muito distantes, taxonomicamente ou filogeneticamente, aos hoje encontrados (Hinojosa *et al.*, 2011; Seyfullah, 2012). Para reconstituir a TMA e a PMA dos ecossistemas cenozoicos, os paleobotânicos têm adotado amplamente os métodos conhecidos como Análise da Margem Foliar e Análise da Área Foliar (Royer, 2012; Peppe *et al.*, 2018), que, apesar de apresentarem alguma falta de precisão e exatidão, são muito utilizados na reconstituição dos principais parâmetros climáticos (Peppe *et al.*, 2018).

A paleoflora da Formação Fonseca se destaca pela presença de abundantes macrofósseis vegetais, principalmente de folhas de angiospermas (Mello *et al.*, 2002; Fanton, 2013). Devido ao fato de as folhas estarem bem preservadas, conservando as principais características fisionômicas, como o tipo de margem e tamanho, o presente estudo tem como objetivo a reconstituição dos principais parâmetros climáticos (TMA e PMA) para o momento da deposição da Formação Fonseca, utilizando os métodos conhecidos como Análise da Margem Foliar e a Análise da Área Foliar.

## ÁREA DE ESTUDO

A Bacia de Fonseca, especificamente o pequeno gráben onde os depósitos da Formação Fonseca são preservados, se encontra localizada na região centro-leste do Estado de Minas Gerais (Mello *et al.*, 2002; Fanton *et al.*, 2012; Fanton, 2013), aflorando seus estratos no noroeste do distrito de Fonseca (20°09'21"S–43°18'44"O), perto da Cidade de Alvinópolis (Figura 1), próximos à drenagem de córregos subsidiários do Rio Piracicaba (Fanton *et al.*, 2012; Fanton, 2013).

A Bacia de Fonseca é um gráben limitado por falhamentos normais, cuja origem está relacionada ao neotectonismo distensivo e ao 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 (Sant'Anna & Schorscher, 1997; Mello *et al.*, 2002). Esta bacia está composta por duas unidades estratigráficas, sendo a mais antiga a Formação Fonseca, que é constituída por depósitos de meandros

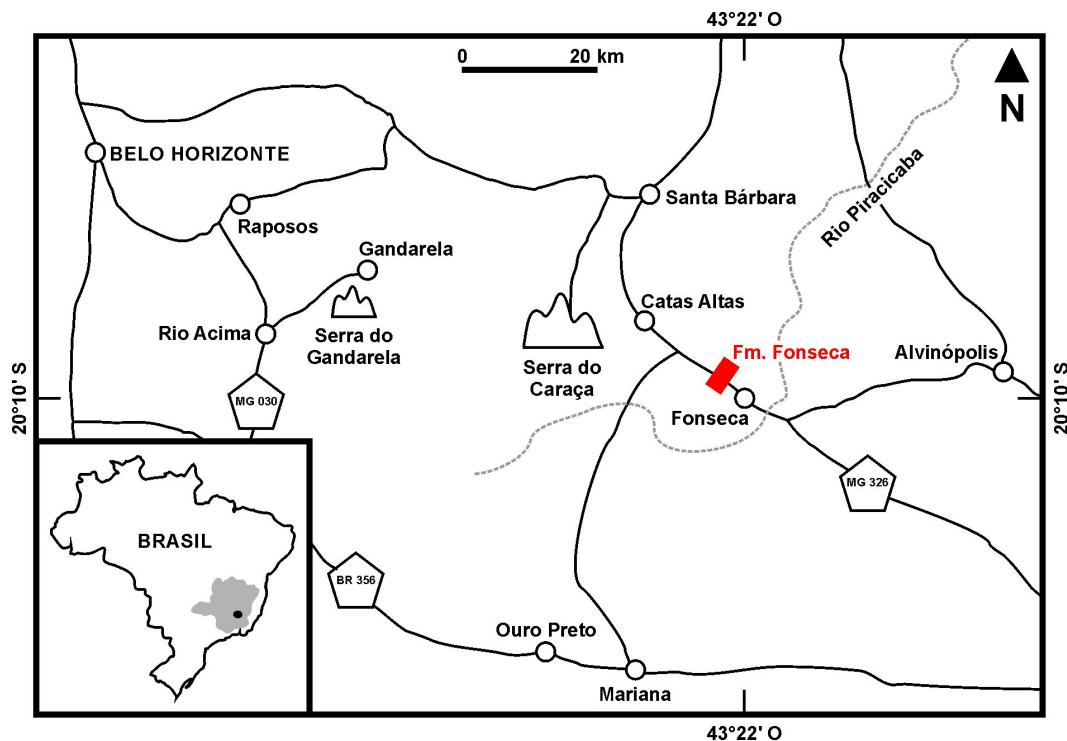


Figura 1. Localização da Formação Fonseca (modificado de Fanton *et al.*, 2012).

Figure 1. Location of the Fonseca Formation (modified from Fanton *et al.*, 2012).

abandonados e planície de inundação, produto da instalação de um sistema fluvial meandrante (Sant’Anna & Schorscher, 1997; Maizatto, 2001). Nestes depósitos, foram identificadas cinco litofácies, a saber: conglomerado, arenito grosso, arenito fino, argilito e linhito (Maizatto, 2001). A Formação Fonseca apresenta um registro fossilífero diversificado, que inclui vertebrados (osteíctes) (Mello *et al.*, 2002), invertebrados (insetos) (Bezerra *et al.*, 2021) e vegetais (caules, frondes, folhas, flores, esporos e grãos de pólen) (Fanton *et al.*, 2014). Os registros de angiospermas, principalmente de folhas, estão associados às litofácies linhito (Maizatto, 2001).

A Formação Fonseca foi atribuída à transição Eoceno–Oligoceno, com base na análise dos microfósseis vegetais, esporos e grãos de pólen, o que permitiu posicionar esta unidade litoestratigráfica no limite entre as biozonas *Retibrevitricolpites triangulatus* (Eoceno superior) e *Dacrydiumites florinii* (Oligoceno inferior) (Maizatto, 2001; Maizatto *et al.*, 2014).

A análise destes microfósseis também mostrou a grande riqueza de espécies da paleoflora da Formação Fonseca, já que permitiu identificar fungos, monilófitas das famílias Anemiaceae, Blechnaceae, Polypodiaceae e Schizaceae, e gimnospermas das famílias Cycadaceae, Ephedraceae e Podocarpaceae (Sommer & Lima, 1967; Lima & Salard-Cheboldaeff, 1981; Maizatto, 2001). Esta análise permitiu também identificar uma alta riqueza de angiospermas, as quais se encontram associadas às famílias Arecaceae, Asteraceae, Begoniaceae, Caprifoliaceae, Clusiaceae, Combretaceae, Cunoniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Gunneraceae, Malphighiaceae, Malvaceae, Menispermaceae, Myrtaceae, Onagraceae, Polygalaceae, Proteaceae, Rutaceae, Sapotaceae, Solanaceae e Ulmaceae (Maizatto, 2001; Fanton *et al.*, 2012; Fanton, 2013).

A análise dos caules, frondes, folhas, flores e frutos também mostra a grande riqueza de espécies desta paleoflora, acrescentando à diversidade identificada pela análise dos microfósseis vegetais, já que permitiu reconhecer monilófitas da família Pteridaceae, e angiospermas das famílias Annonaceae, Bignoniaceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Malphighiaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Menispermaceae, Monimiaceae, Myrsinaceae, Myrtaceae, Poaceae, Rutaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Siparunaceae, Theaceae e Vochysiaceae (Mello *et al.*, 2002; Ricardi-Branco & Fanton, 2007; Fanton, 2013).

## MATERIAL E MÉTODOS

### Flora fóssil

Neste estudo, com a finalidade de contornar vieses sistêmicos gerados por uma abordagem singular, foram analisadas de maneira conjunta, 81 folhas fósseis de angiospermas, pertencentes às coleções paleobotânicas do Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico do Brasil (MCTer – SBG), do Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (IGEO – UFRJ) e do Instituto de Geociências da Universidade Estadual de Campinas (IG – UNICAMP) (Tabela 1). O estudo foi assim desenhado, porque está demonstrado que o uso combinado

**Tabela 1.** Coleções de folhas fósseis de angiospermas analisadas para a reconstituição da temperatura média anual (TMA) e da precipitação média anual (PMA) da paleoflora da Formação Fonseca. **Símbolos:** <sup>a</sup>, Museu de Ciências da Terra - Serviço Geológico do Brasil; <sup>b</sup>, Instituto de Geociências - Universidade Federal do Rio de Janeiro; <sup>c</sup>, Instituto de Geociências - Universidade Estadual de Campinas.

**Table 1.** Collections of fossil angiosperm leaves analyzed for reconstruction of the mean annual temperature (MAT) and the mean annual precipitation (MAP) of the paleoflora of the Fonseca Formation. **Symbols:** <sup>a</sup>, Museu de Ciências da Terra - Serviço Geológico do Brasil; <sup>b</sup>, Instituto de Geociências - Universidade Federal do Rio de Janeiro; <sup>c</sup>, Instituto de Geociências - Universidade Estadual de Campinas.

	MCTer – SBG <sup>a</sup>	IGEO – UFRJ <sup>b</sup>	IG – UNICAMP <sup>c</sup>
1	DGM-Pb-1070	UFRJ-Pb-LE428	CP1/313
2	DGM-Pb-1072	UFRJ-Pb-240	CP1/321
3	DGM-Pb-1073	UFRJ-Pb-247	CP1/323
4	DGM-Pb-1080	UFRJ-Pb-248A	CP1/324
5	DGM-Pb-1082	UFRJ-Pb-248B	CP1/325
6	DGM-Pb-1085A	UFRJ-Pb-250A	CP1/327
7	DGM-Pb-1085B	UFRJ-Pb-250B	CP1/328
8	DGM-Pb-1085C	UFRJ-Pb-256	CP1/333A
9	DGM-Pb-1107A	UFRJ-Pb-257A	CP1/333B
10	DGM-Pb-1107B	UFRJ-Pb-257B	CP1/337
11	DGM-Pb-1107C	UFRJ-Pb-257C	CP1/351A
12	DGM-Pb-1107D	UFRJ-Pb-257D	CP1/351B
13	DGM-Pb-1122	UFRJ-Pb-261	CP1/363
14	DGM-Pb-1123	UFRJ-Pb-266A	CP1/369
15	DGM-Pb-1128	UFRJ-Pb-266B	CP1/377
16	DGM-Pb-1132	UFRJ-Pb-266C	CP1/378
17	DGM-Pb-1742	UFRJ-Pb-267	CP1/385
18	DGM-Pb-1752	UFRJ-Pb-268A	
19	DGM-Pb-1757	UFRJ-Pb-268B	
20	DGM-Pb-1758	UFRJ-Pb-270A	
21	DGM-Pb-SnA	UFRJ-Pb-270B	
22	DGM-Pb-SnB	UFRJ-Pb-270C	
23	DGM-Pb-SnC	UFRJ-Pb-271	
24	DGM-Pb-SnD	UFRJ-Pb-274A	
25	DGM-Pb-SnE	UFRJ-Pb-274B	
26	DGM-Pb-SnF	UFRJ-Pb-274C	
27	DGM-Pb-SnG	UFRJ-Pb-274D	
28	DGM-Pb-SnH	UFRJ-Pb-274E	
29	DGM-Pb-SnI	UFRJ-Pb-274F	
30	DGM-Pb-SnJ	UFRJ-Pb-274G	
31	DGM-Pb-SnK	UFRJ-Pb-274H	
32	DGM-Pb-SnL		
33	DGM-Pb-SnM		

de amostras provenientes de diferentes níveis estratigráficos permite a reconstituição dos principais parâmetros climáticos, de forma semelhante, como o que acontece ao se estudar amostras pertencentes a um único nível estratigráfico (Gushulak *et al.*, 2016; Moreno-Domínguez *et al.*, 2021). Este fato deve-se à

ausência de mudanças substanciais nos registros paleoflorísticos em uma escala milenar (Gushulak *et al.*, 2016; Lowe *et al.*, 2018).

Definição de morfotipos

Os exemplares das 81 folhas fósseis (compressões/impressões) de angiospermas selecionadas foram classificados em morfotipos de acordo com sua arquitetura foliar, seguindo o *Manual of Leaf Architecture* de Ellis *et al.* (2009) e o esquema de classificação do *Denver Museum of Nature & Science* (DMNS, 2005). A classificação em morfotipos permite organizar uma paleoflora em categorias morfológicas distintas, as quais atuam como uma aproximação a espécies biológicas (Ellis *et al.*, 2009). As características morfológicas mais importantes deste processo de classificação são a presença ou ausência de lóbulos, o tipo de margem foliar (com dentes ou sem dentes) e os padrões de venação primário e secundário, já que estas características são mais confiáveis do que a forma e o tamanho que podem sofrer modificações no transcurso da diagênese do fóssil (DMNS, 2005).

Análise da Margem Foliar

A Análise da Margem Foliar é um método univariado para reconstituir a TMA, baseado na relação entre a proporção de espécies de dicotiledôneas lenhosas sem dentes de uma flora e a TMA (Wilf, 1997; Kennedy *et al.*, 2014). Dado que o tipo de margem foliar em um conjunto florístico está submetido a restrições filogenéticas e históricas, esta correlação não é globalmente uniforme (Kennedy *et al.*, 2014). Portanto, para obter reconstituições confiáveis, é recomendável a utilização de uma calibração no contexto de uma história fitogeográfica compartilhada (Hinojosa *et al.*, 2011). As reconstituições da TMA, baseadas na Análise da Margem Foliar, geralmente apresentam um erro de  $\pm 5^{\circ}\text{C}$ , mas, caso se utilize uma calibração regional apropriada, o erro se reduz a aproximadamente  $\pm 2^{\circ}\text{C}$  (Royer, 2012). Em geral, este método subestima a TMA (Peppe *et al.*,

2011), uma vez que as floras fósseis associadas a depósitos fluviais ou lacustres tendem a apresentar uma grande proporção de espécies com margens com dentes (Burnham *et al.*, 2001).

Para a reconstituição da TMA da Formação Fonseca, foram escolhidas três equações disponíveis na literatura (Tabela 2). A primeira equação foi selecionada devido à sua precisão na obtenção da TMA atual de algumas regiões da América do Sul (Kowalski, 2002), embora tenha sido derivada de um conjunto de dados do Hemisfério Norte (Wilf, 1997). A segunda e terceira equações foram selecionadas por serem resultantes da análise de conjuntos de dados da América do Sul, portanto, são as mais adequadas para a reconstituição da TMA de paleofloras da região (Hinojosa *et al.*, 2011).

Análise da Área Foliar

A Análise da Área Foliar é um método univariado para reconstituir a PMA, baseado na relação da área foliar média de uma flora com a PMA (Wilf *et al.*, 1998). As reconstituições da PMA baseadas na Análise da Área Foliar devem ser cuidadosamente interpretadas (Wilf *et al.*, 1998; Peppe *et al.*, 2011; Santiago & Ricardi-Branco, 2020), já que estas podem chegar a apresentar um erro que varia de  $\pm 500\text{ mm}$  (Wilf *et al.*, 1998) a  $\pm 1000\text{ mm}$  (Peppe *et al.*, 2011). Isto se deve ao habitat e hábito de procedência do material foliar (Santiago & Ricardi-Branco, 2020), às características da temperatura, do solo e/ou dos ambientes subaquáticos (Royer, 2012; Peppe *et al.*, 2018), assim como ao transporte que as folhas sofrem, ao ambiente deposicional e à diagênese (Ellis & Johnson, 2013; Hagen *et al.*, 2019).

Devido ao fato de a história evolutiva parecer afetar menos o tamanho da folha do que o tipo de margem foliar (Royer, 2012), para a reconstituição da PMA da Formação Fonseca, foram selecionadas três equações derivadas de diferentes bancos de dados gerados ao redor do mundo (Tabela 2).

**Tabela 2.** Equações baseadas na Análise da Margem Foliar e Análise da Área Foliar utilizadas para a reconstituição da temperatura média anual (**TMA**) e da precipitação média anual (**PMA**) da paleoflora da Formação Fonseca. **Símbolos:** <sup>a</sup>, número de locais; <sup>b</sup>, coeficiente de determinação; <sup>c</sup>, erro padrão do modelo; <sup>d</sup>, região geográfica onde foram coletadas as amostras; <sup>e</sup>, proporção de espécimes sem dentes; <sup>f</sup>, Log natural da área foliar calculado de acordo com Wilf *et al.* (1998):  $MlnA = \sum a_i p_i$  ( $a_i$  = sete médias das áreas do log natural das classes de tamanho de Webb (1959), e  $p_i$  = a proporção de espécimes em cada uma das classes de tamanho).

**Table 2.** Equations based on the Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis used to the reconstruction of the mean annual temperature (**MAT**) and the mean annual precipitation (**MAP**) of the paleoflora of the Fonseca Formation. **Symbols:** <sup>a</sup>, number of localities; <sup>b</sup>, coefficient of determination; <sup>c</sup>, standard error of the model; <sup>d</sup>, geographic region where the samples were collected; <sup>e</sup>, proportion of untoothed specimens; <sup>f</sup>, natural logarithm of the leaf area calculated according to Wilf *et al.* (1998):  $MlnA = \sum a_i p_i$  ( $a_i$  = seven means of the areas of the natural logarithm of the Webb (1959) size classes, and  $p_i$  = the proportion of specimens in each size class).

	Equação	n <sup>a</sup>	r <sup>2b</sup>	EP <sup>c</sup>	Região <sup>d</sup>	Fonte
Análise da Margem Foliar	(Eq. 1) TMA= 24,40E <sup>e</sup> + 3,25	74	0,84	2,1	América do Norte e América Central e Japão	Wilf (1997)
	(Eq. 2) TMA= 23,42E + 3,60	44	0,48	3,5	Zona tropical da América do Sul (Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Guiana, Peru e Venezuela)	Hinojosa <i>et al.</i> (2011)
	(Eq. 3) TMA= 26,03E + 1,31	74	0,82	2,8	América do Sul (Bolívia, Brasil, Colômbia, Chile, Equador, Guiana, Peru e Venezuela)	Hinojosa <i>et al.</i> (2011)
Análise da Área Foliar	(Eq. 4) lnPMA= 0,548MlnA <sup>f</sup> + 0,768	50	0,760	0,359 ln	América do Norte, América Central, América do Sul e África	Wilf <i>et al.</i> (1998)
	(Eq. 5) lnPMA= 2,566 + 0,309MlnA	42	0,734	-----	Zona tropical da África e Bolívia	Jacobs & Herendeen (2004)
	(Eq. 6) lnPMA= 2,167 + 0,354MlnA	79	0,709	-----	América do Norte, América Central, América do Sul e África	Jacobs & Herendeen (2004)



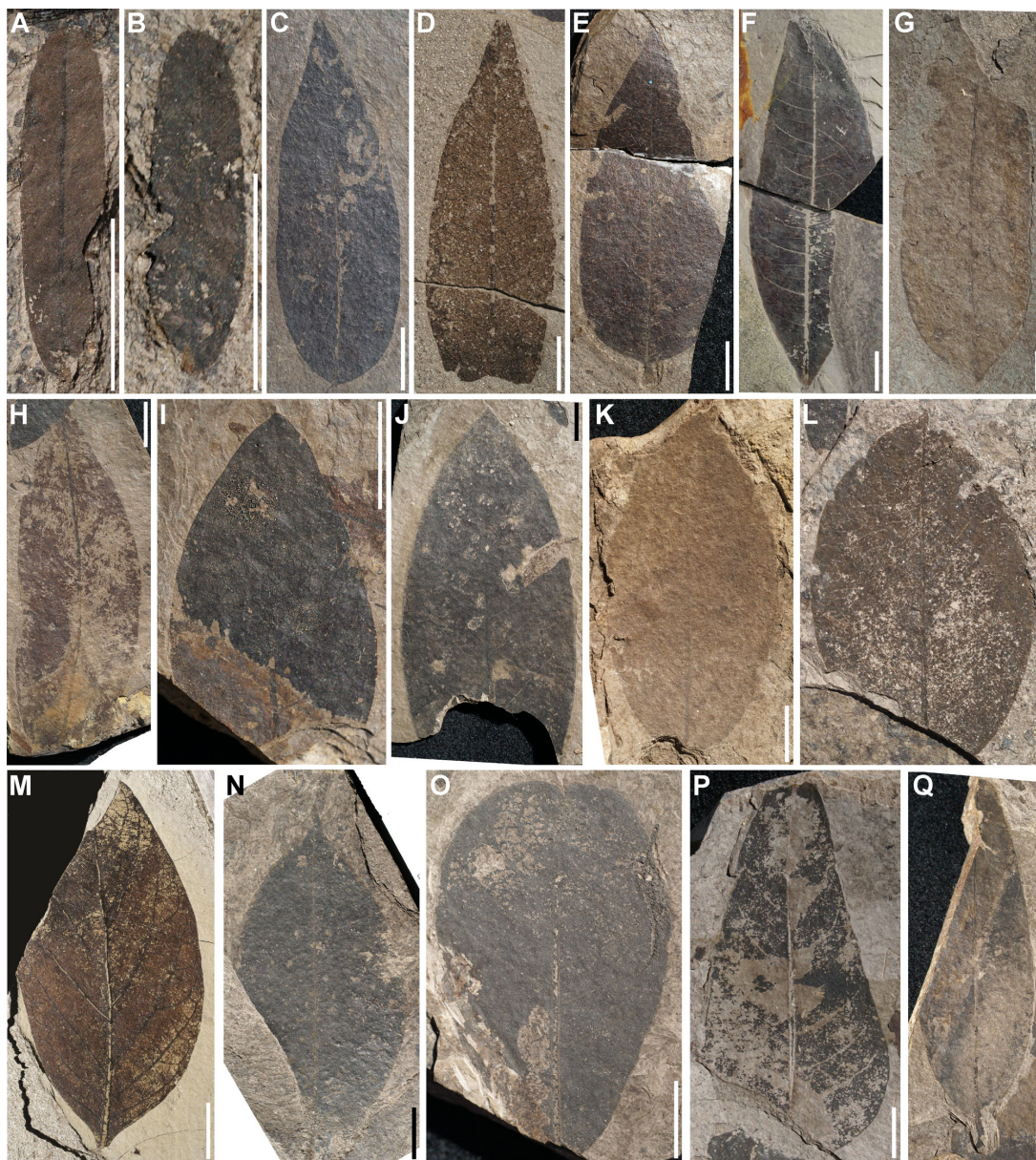
## RESULTADOS

### Definição de morfotipos

O processo de classificação em morfotipos, das 81 folhas fósseis de angiospermas com base nos caracteres da arquitetura foliar, permitiu definir 43 morfotipos (Figura 2; Material Suplementar).

### Reconstituição das TMA e PMA

Dos 43 morfotipos definidos para a paleoflora da Formação Fonseca, 42 apresentam margem sem dentes (Tabela 3), o que equivale a 98% do total, valor este que permite reconstituir a TMA (Tabela 4). As equações selecionadas produziram diferentes valores que vão de 26,6°C a 27,2°C (Tabela 4). A partir dos



**Figura 2.** Morfotipos identificados na paleoflora da Formação Fonseca. **A**, morfotipo 6 (UFRJ-Pb-274E); **B**, morfotipo 5 (UFRJ-Pb-274G); **C**, morfotipo 11 (DGM-Pb-1085A); **D**, morfotipo 14 (CP1/327); **E**, morfotipo 19 (DGM-Pb-1073); **F**, morfotipo 43 (UFRJ-Pb-250A); **G**, Morfotipo 33 (DGM-Pb-SnI); **H**, morfotipo 2 (DGM-Pb-SnH); **I**, morfotipo 3 (DGM-Pb-SnL); **J**, morfotipo 35 (DGM-Pb-1128); **K**, morfotipo 24 (DGM-Pb-SnF); **L**, morfotipo 38 (UFRJ-Pb-274F); **M**, morfotipo 15 (CP1/323); **N**, morfotipo 32 (DGM-Pb-1123); **O**, morfotipo 18 (DGM-Pb-1742); **P**, morfotipo 12 (UFRJ-Pb-LE428); **Q**, morfotipo 13 (DGM-Pb-SnJ). Escalas = 1 cm.

**Figure 2.** Morphotypes identified in the paleoflora of the Fonseca Formation. **A**, morphotype 6 (UFRJ-Pb-274E); **B**, morphotype 5 (UFRJ-Pb-274G); **C**, morphotype 11 (DGM-Pb-1085A); **D**, morphotype 14 (CP1/327); **E**, morphotype 19 (DGM-Pb-1073); **F**, morphotype 43 (UFRJ-Pb-250A); **G**, morphotype 33 (DGM-Pb-SnI); **H**, morphotype 2 (DGM-Pb-SnH); **I**, morphotype 3 (DGM-Pb-SnL); **J**, morphotype 35 (DGM-Pb-1128); **K**, morphotype 24 (DGM-Pb-SnF); **L**, morphotype 38 (UFRJ-Pb-274F); **M**, morphotype 15 (CP1/323); **N**, morphotype 32 (DGM-Pb-1123); **O**, morphotype 18 (DGM-Pb-1742); **P**, morphotype 12 (UFRJ-Pb-LE428); **Q**, morphotype 13 (DGM-Pb-SnJ). Scale bars = 1 cm.

**Tabela 3.** Tipo de margem e tamanho dos 43 morfotipos de angiospermas definidos para a paleoflora da Formação Fonseca. **Símbolo:** <sup>a</sup>, tamanho segundo Webb (1959).

**Table 3.** Margin type and size of 43 angiosperm morphotypes defined for the paleoflora of the Fonseca Formation. **Symbol:** <sup>a</sup>, size according to Webb (1959).

Morfotipo	Tipo de margem	Tamanho <sup>a</sup>
Morfotipo 1	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 2	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 3	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 4	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 5	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 6	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 7	Sem dentes	Nanofilo–Microfilo
Morfotipo 8	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 9	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 10	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 11	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 12	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 13	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 14	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 15	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 16	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 17	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 18	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 19	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 20	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 21	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 22	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 23	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 24	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 25	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 26	Sem dentes	Microfilo
Morfotipo 27	Sem dentes	Nanofilo
Morfotipo 28	Com dentes	Notofilo
Morfotipo 29	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 30	Sem dentes	Notofilo–Mesofilo
Morfotipo 31	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 32	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 33	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 34	Sem dentes	Notofilo–Mesofilo
Morfotipo 35	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 36	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 37	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 38	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 39	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 40	Sem dentes	Notofilo
Morfotipo 41	Sem dentes	Notofilo–Mesofilo
Morfotipo 42	Sem dentes	Mesofilo
Morfotipo 43	Sem dentes	Mesofilo

dados da área foliar dos 43 morfotipos definidos (Tabela 3), foi determinada inicialmente a proporção relativa em cada classe de tamanho e, posteriormente, o logaritmo natural da área foliar (Tabela 5). Este valor permite estimar a PMA (Tabela 4). As equações selecionadas produziram diferentes valores que vão de 843 a 1028 mm (Tabela 4).

## DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A transição Eoceno–Oligoceno foi uma das principais mudanças climáticas da Era Cenozoica, que se caracterizou pelo estabelecimento das primeiras calotas de gelo semipermanentes na Antártica (Coxall & Pearson, 2007; Liu *et al.*, 2009; Pound & Salzmänn, 2017; Westerhold *et al.*, 2020), como consequência principalmente da diminuição da pressão parcial do CO<sub>2</sub> atmosférico (Kennedy-Asser *et al.*, 2019; Hutchinson *et al.*, 2021). O resultado direto da instalação das calotas na Antártica foi um paulatino arrefecimento global (Coxall & Pearson, 2007; Liu *et al.*, 2009; Pound & Salzmänn, 2017; Lenton *et al.*, 2018; Westerhold *et al.*, 2020), que, por sua vez, provocou grandes mudanças, a diferentes velocidades, nos ecossistemas em nível mundial (Miller *et al.*, 1991; Coxall & Pearson, 2007; Kennedy-Asser *et al.*, 2019). Contudo, as comunidades vegetais foram menos afetadas e experimentaram alterações mais leves e paulatinas, durante a transição Eoceno–Oligoceno, já que o clima nos continentes neste intervalo permaneceu quase inalterado (Pound & Salzmänn, 2017; Lenton *et al.*, 2018; Hutchinson *et al.*, 2021).

Durante a transição Eoceno–Oligoceno, as comunidades vegetais foram muito heterogêneas em nível mundial, devido à diminuição da pressão parcial do CO<sub>2</sub> atmosférico, mas também como consequência de fatores como a tectônica, a queda do nível do mar e a diminuição, a longo prazo, das concentrações de gases resultantes do efeito estufa (Pound & Salzmänn, 2017; Hutchinson *et al.*, 2021). A América do Sul, durante o Eoceno–Oligoceno, apresentou diferentes climas

**Tabela 4.** Estimativa da temperatura média anual (TMA) e da precipitação média anual (PMA) para a paleoflora da Formação Fonseca, com base na Análise da Margem Foliar e na Análise da Área Foliar. **Símbolos:** <sup>a</sup>, proporção de espécimes sem dentes; <sup>b</sup>, logaritmo natural da área foliar; <sup>c</sup>, temperatura média anual do Município de Alvinópolis (Fanton, 2013); <sup>d</sup>, precipitação média anual do Município de Alvinópolis (Guimarães *et al.*, 2010).

**Table 4.** Estimate of the mean annual temperature (MAT) and the mean annual precipitation (MAP) for the paleoflora of the Fonseca Formation, based on the Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis. **Symbols:** <sup>a</sup>, proportion of untoothed specimens; <sup>b</sup>, natural logarithm of leaf area; <sup>c</sup>, mean annual temperature of the Municipality of Alvinópolis (Fanton, 2013); <sup>d</sup>, mean annual precipitation of the Municipality of Alvinópolis (Guimarães *et al.*, 2010).

Análise da Margem Foliar		Análise da Área Foliar	
$E = 0,98^a$		$MlnA = 6,69^b$	
Equação	TMA (°C)	Equação	PMA (mm)
Eq. 1	$27,2 \pm 2,1$	Eq. 4	$843^{+240}_{-171}$
Eq. 2	$26,6 \pm 3,5$	Eq. 5	1028 -----
Eq. 3	$26,8 \pm 2,8$	Eq. 6	932 -----
Atual <sup>c</sup>	20,1	Atual <sup>d</sup>	1464



**Tabela 5.** Dados da área foliar dos 43 morfotipos de angiospermas definidos para a paleoflora da Formação Fonseca. **Símbolos:** <sup>a</sup>, classes de tamanho segundo Webb (1959); <sup>b</sup>, proporções relativas; <sup>c</sup>, média da área do log natural para cada classe de tamanho; <sup>d</sup>, log natural da área foliar calculado de acordo com Wilf *et al.* (1998), onde  $MlnA = \sum a_i p_i$ .

**Table 5.** Leaf area data of 43 angiosperm morphotypes defined for the paleoflora of the Fonseca Formation. **Symbols:** <sup>a</sup>, size classes according to Webb (1959); <sup>b</sup>, relative ratios; <sup>c</sup>, mean of the natural logarithm area for each size class; <sup>d</sup>, natural logarithm of the leaf area calculated according to Wilf *et al.* (1998), where  $MlnA = \sum a_i p_i$ .

Classe de tamanho <sup>a</sup>	Faixa de classe de tamanho (cm <sup>2</sup> )	$p_i$ Classes de tamanho <sup>b</sup>	$a_i^c$	$MlnA^d (a_i p_i)$
Leptofilo	≤0,25	0,00	2,12	0,00
Nanofilo	>0,25–2,25	0,20	4,32	0,86
Microfilo	2,25–20,25	0,45	6,51	2,93
Notofilo	20,25–45,00	0,27	8,01	2,16
Mesofilo	45,00–182,25	0,08	9,11	0,73
Macrofilo	182,25–1640,20	0,00	10,90	0,00
Megafilo	>1640,20	0,00	13,10	0,00
$\sum a_i p_i$				<b>6,69</b>

persistentes por todo o intervalo e variadas comunidades vegetais (Barreda & Palazzesi, 2007; Garcia *et al.*, 2007; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014; Fiaschi *et al.*, 2016), em especial na porção sul do continente (Quattrocchio *et al.*, 2013; Dunn *et al.*, 2015; Kohn *et al.*, 2015). Dentro deste contexto, no Sudeste do Brasil, durante a transição Eoceno–Oligoceno, se desenvolveu um ecossistema com vegetação caracterizada por evidências paleobotânicas como uma floresta tropical (Garcia *et al.*, 2007; Fanton, 2013; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014; Pound & Salzmann, 2017), especificamente um ancestral da Mata Atlântica (Floresta Ombrófila Densa), a qual remonta ao início do Paleoceno (Burnham & Johnson, 2004; Fiaschi *et al.*, 2016). Este ancestral da Mata Atlântica teria se desenvolvido, de forma geral, sob um clima que oscilava entre tropical úmido a subtropical úmido (Garcia *et al.*, 2007; Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014). A paleoflora da Formação Fonseca, que foi incluída dentro desse ancestral da Mata Atlântica (Fanton, 2013; Fanton *et al.*, 2012, 2014), ao contrário, se desenvolveu especificamente sob um clima tropical úmido a subtropical subúmido (Maizatto, 2001; Fanton *et al.*, 2012; Fanton, 2013; Maizatto *et al.*, 2014; Zangrossi *et al.*, 2015, 2016), e sob níveis de 500 a 1000 ppm de CO<sub>2</sub> atmosférico (Zangrossi *et al.*, 2016; Foster *et al.*, 2017; Lenton *et al.*, 2018). Assim, por se encontrar inserida na faixa de transição entre o clima tropical e subtropical a paleoflora da Formação Fonseca foi influenciada por variações climáticas e ambientais (Nimer, 1989; Bigarella *et al.*, 1994).

Segundo estudos prévios, baseados nas características fisionômicas de folhas fósseis de angiospermas, o clima sob o qual se desenvolveu a paleoflora da Formação Fonseca se caracterizava por apresentar uma TMA de 24,7 a 34,9°C e uma PMA de 852 a 1200 mm (Burnham & Johnson, 2004; Fanton, 2013; Fanton *et al.*, 2014; Zangrossi *et al.*, 2015, 2016). Em contrapartida, o presente estudo sugere que o clima apresentava uma TMA de 26,6 a 27,2°C, a qual se encontra dentro da faixa de TMA da região tropical durante a transição Eoceno–Oligoceno, a qual foi de 18 a 27,5°C (Pound & Salzmann, 2017), e uma PMA de 843 a 1028 mm (Tabela 4).

A TMA e a PMA, sob as quais se desenvolveu a paleoflora da Formação Fonseca (Tabela 4), não são as características da Mata Atlântica que temos hoje no Brasil. O bioma, atualmente, apresenta temperaturas médias anuais entre 12 e 25°C (Colombo & Joly, 2010), e precipitações médias anuais entre 1500 e 2000 mm (Guedes *et al.*, 2005; Sobral-Souza & Lima-Ribeiro, 2017). Esta diferença pode ser facilmente explicada pelo fato de que durante a transição Eoceno–Oligoceno, a faixa térmica sob a qual se desenvolveu a paleoflora da Formação Fonseca apresentava limites superiores de TMA (Fanton, 2013). Por outro lado, por estar localizada no interior do continente sul-americano e longe do litoral, numa área de tensão ecológica, o volume de chuvas poderia ter sido localmente mais baixo (Guedes *et al.*, 2005). Portanto, é possível inferir que os valores de TMA e PMA obtidos para a paleoflora da Formação Fonseca, se encontram dentro de um intervalo acertado para o desenvolvimento de uma floresta tropical como a estudada.

Atualmente a região centro-leste do Estado de Minas Gerais, na qual são encontrados os registros da paleoflora estudada, apresenta uma TMA de 20,1°C e uma PMA de 1464 mm (Tabela 4). Ao comparar estes valores com os obtidos no estudo, observa-se que as condições eram mais quentes do que as atuais, superiores em 6,5 a 7,5°C, e menos úmidas, inferiores em 436 a 621 mm (Tabela 4). O Sudeste do Brasil, durante o Eoceno–Oligoceno, no geral, apresentou um clima mais quente e mais úmido que o atual (Bernardes-de-Oliveira *et al.*, 2014; Willis & McElwain, 2014). A paleoflora da Formação Fonseca, segundo estudos prévios, também se desenvolveu sob essas condições (Maizatto, 2001; Fanton *et al.*, 2012; Fanton, 2013; Maizatto *et al.*, 2014). No entanto, os resultados obtidos no seguinte estudo sugerem que a área de deposição da Formação Fonseca, se desenvolveu sob condições regionais mais quentes e menos úmidas do que as atuais. Possivelmente, isso se deve a que esta área de deposição se encontrava inserida numa faixa de transição de climas tropicais e subtropicais, na qual existiram conflitos entre diversos sistemas atmosféricos (Nimer, 1989; Bigarella *et al.*, 1994; Willis & McElwain, 2014), além da complexa evolução climática durante a transição Eoceno–Oligoceno (Maizatto, 2001; Maizatto *et al.*, 2014).

## DECLARAÇÃO DE DISPONIBILIDADE DE DADOS

Os dados estarão disponíveis mediante solicitação.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Museu de Ciências da Terra do Serviço Geológico do Brasil (MCTer - SBG) e ao Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio de Janeiro (IGEO - UFRJ), pelo empréstimo do material fóssil. Os autores também expressam seus agradecimentos aos avaliadores, A. Iglesias, E. Pinheiro, J. Marques-de-Souza, aos avaliadores anônimos, e aos editores, A.M. Ribeiro, D.M. da Conceição, pelas valiosas sugestões que ajudaram a melhorar o manuscrito.

## FINANCIAMENTO

Os autores agradecem ao Programa Institucional de Bolsas de Iniciação Científica da Universidade Estadual de Campinas (PIBIC - UNICAMP), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas concedidas.

## CONTRIBUIÇÃO DOS AUTORES

Daniele Zangrossi: redação - rascunho original; conceitualizações; investigação; discussão. Francisco Santiago: redação - revisão; edição; conceitualização, discussão; formatação. Fresia Ricardi-Branco: revisão; edição; conceitualização; discussão. Todos os autores deram a aprovação final para a publicação e concordaram em ser responsabilizados pelo trabalho nela realizado.

## DECLARAÇÃO DE USO DE IA

Não usamos tecnologias assistidas por IA para criar, revisar ou qualquer parte deste artigo.

## ÉTICA

Este trabalho atende às autorizações de coleta.

## CONFLITO DE INTERESSE

Os autores declaram que não têm nenhum interesse financeiro concorrente conhecido ou relações pessoais que possam parecer influenciar o trabalho relatado neste documento.

## REFERÊNCIAS

- Barreda, V. & Palazzesi, L. 2007. Patagonian vegetation turnovers during the Paleogene-Early Neogene: origin of arid-adapted floras. *Botanical Review*, **73**:31–50. doi:10.1663/0006-8101(2007)73[31:PVTDPJ]2.0.CO;2
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Garcia, M.J.; Caramês, A.G.; Dino, R.; Antonioli, L. & Saad, A.R. 2014. Evolução paleoclimática paleógena no Brasil: dados paleobotânicos e palinológicos. In: I.S. Carvalho; M.J. Garcia; C.C. Lana & O. Strohschoen Jr. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida-Paleoclimas*, Interciência, p. 210–223.
- Bezerra, F.I.; Agressot, E.V.H.; Solórzano-Kraemer, M.M.; Freire, P.T.C.; Paschoal, A.R.; Silva, J.H. & Mendes, M. 2021. Taphonomic analysis of the paleoentomofauna assemblage from the Cenozoic of the Fonseca Basin, Southeastern Brazil. *Palaos*, **36**:182–192. doi:10.2110/palo.2020.067
- Bigarella, J.J.; Becker, R.D. & Santos, G.F. 1994. *Estrutura e origem das paisagens tropicais e subtropicais: fundamentos geológicos-geográficos, alteração química e física das rochas e relevo cárstico e dômico*, Florianópolis. UFSC, 425 p.
- Burnham, R.J. & Johnson, K.R. 2004. South American palaeobotany and the origins of neotropical rainforests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, **359**:1595–1610. doi:10.1098/rstb.2004.1531
- Burnham, R.J.; Pitman, N.C.A.; Johnson, K.R. & Wilf, P. 2001. Habitat-related error estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest. *American Journal of Botany*, **88**:1096–1102. doi:10.2307/2657093
- Colombo, A.F. & Joly, C.A. 2010. Brazilian Atlantic Forest *lato sensu*: the most ancient Brazilian forest, and a biodiversity hotspot, is highly threatened by climate change. *Brazilian Journal of Biology*, **70**:697–708. doi:10.1590/S1519-69842010000400002
- Coxall, H.K. & Pearson, P.N. 2007. The Eocene-Oligocene transition. In: M. Williams; A.M. Haywood; F.J. Gregory & D.N. Schmidt (eds.) *Deep-time perspectives on climate change: marrying the signal from computer models and biological proxies*, Geological Society of London, p. 351–387. doi:10.1144/TMS002.16
- Denver Museum of Nature & Science – DMNS. 2005. *Guide to morphotyping fossil floras*. Available at <http://www.paleobotanyproject.org/morphotyping.aspx>; accessed on 01/20/2016.
- Dunn, R.E.; Strömberg, C.A.E.; Madden, R.H.; Kohn, M.J. & Carlini, A.A. 2015. Linked canopy, climate, and faunal change in the Cenozoic of Patagonia. *Science*, **347**:258–261. doi:10.1126/science.1260947
- Ellis, B.; Daly, D.C.; Hickey, L.J.; Johnson, K.R.; Mitchell, J.D.; Wilf, P. & Wing, S.L. 2009. *Manual of leaf architecture*, New York, Cornell University Press, 190 p. doi:10.1079/9781845935849.0000
- Ellis, B. & Johnson, K.R. 2013. Comparison of leaf samples from mapped tropical and temperate forests: Implications for interpretations of the diversity of fossil assemblages. *Palaos*, **28**:163–177. doi:10.2110/palo.2012.p12-073r
- Fanton, J.C.M. 2013. *Reconstruindo as florestas tropicais úmidas do Eoceno-Oligoceno do sudeste do Brasil (Bacias de Fonseca e Gandarela, Minas Gerais) com folhas de Fabaceae, Myrtaceae e outras angiospermas: origens da Mata Atlântica*. Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Tese de Doutorado, 310 p.
- Fanton, J.C.M.; Ricardi-Branco, F.S. & Mendes, M. 2014. As paleofloras de Fonseca e Gandarela revistadas e insetos associados: Paleógeno do sudeste brasileiro. In: I.S. Carvalho; M.J. Garcia; C.C. Lana & O. Strohschoen Jr. (eds.) *Paleontologia: cenários de vida-paleoclimas*, Interciência, p. 239–253.
- Fanton, J.C.M.; Ricardi-Branco, F.S. & Silva, A.M. 2012. *Terminalia palaeopubescentis* sp. nov. (Combretaceae) da Formação Fonseca (Eoceno/Oligoceno) de Minas Gerais, Brasil: morfologia foliar, fungos epifílicos associados e paleoclima. *Ameghiniana*, **49**:273–288. doi:10.5710/AMGH.v49i3(344)
- Fiaschi, P.; Pirani, J.R.; Heiden, G. & Antonelli, A. 2016. Biogeografia da flora da América do Sul. In: C.J.B. Carvalho & E.A.B. Almeida (eds.) *Biogeografia da América do Sul: análise de tempo, espaço e forma*, Roca, p. 215–226.



- Foster, G.; Royer, D. & Lunt, D. 2017. Future climate forcing potentially without precedent in the last 420 million years. *Nature Communications*, **8**:14845. doi:10.1038/ncomms14845
- Garcia, M.J.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dino, R.; Antonioli, L.; Casado, F.C. & Bistrichi, C.A. 2007. Floras paleógenas sul-americanas no contexto mundial. In: I.S. Carvalho; R.C.T. Cassab; C. Schwanke; M.A. Carvalho; A.C.S. Fernandes; M.A.C. Rodrigues; M.S.S. Carvalho; M. Arai & M.E.Q. Oliveira (eds.) *Paleontologia: cenários de vida*, Interciência, p. 689–723.
- Guimarães, D.P.; dos Reis, R.J. & Landau, E.C. 2010. *Índices pluviométricos em Minas Gerais*. Sete Lagoas, Embrapa Milho e Sorgo, 88 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 30).
- Guedes, M.L.S.; Batistas, M.A.; Ramalho, M.; Freitas, H.M.B. & Silva, E.M. 2005. Breve incursão sobre a biodiversidade da Mata Atlântica. In: C.R. Franke; P.L.B. Rocha; W. Klein & S.L. Gomes (eds.) *Mata Atlântica e biodiversidade*, Edufba, p. 39–92.
- Gushulak, C.A.C.; West, C.K. & Greenwood, D.R. 2016. Paleoclimate and precipitation seasonality of the Early Eocene McAbee megafloora, Kamloops Group, British Columbia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **53**:591–604. doi:10.1139/cjes-2015-0160
- Hagen, E.R.; Royer, D.L.; Ryan, A.M. & Johnson, K.R. 2019. No large bias within species between the reconstructed areas of complete and fragmented fossil leaves. *Palaios*, **34**:43–48. doi:10.2110/palo.2018.091
- Hinojosa, L.F.; Pérez, F.; Gaxiola, A. & Sandoval, I. 2011. Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, **20**:380–390. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00595.x
- Hutchinson, D.K. *et al.* 2021. The Eocene-Oligocene transition: a review of marine and terrestrial proxy data, models and model-data comparisons. *Climate of the Past*, **17**:269–315. doi:10.5194/cp-17-269-2021
- Jacobs, B.F. & Herendeen, P.S. 2004. Eocene dry climated and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **213**:115–123. doi:10.1016/S0031-0182(04)00368-2
- Kennedy, E.M.; Arens, N.C.; Reichgelt, T.; Spicer, R.A.; Spicer, T.E.V.; Stranks, L. & Yang, J. 2014. Deriving temperature estimates from Southern Hemisphere leaves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **412**:80–90. doi:10.1016/j.palaeo.2014.07.015
- Kennedy-Asser, A.T.; Lunt, D.J.; Farnsworth, A. & Valdes, P.J. 2019. Assessing mechanisms and uncertainty in modeled climatic change at the Eocene-Oligocene transition. *Paleoceanography and Paleoclimatology*, **34**:16–34. doi:10.1029/2018PA003380
- Kohn, M.J.; Strömberg, C.A.E.; Madden, R.H.; Dunn, R.E.; Evans, S.; Palacios, A. & Carlini, A.A. 2015. Quasi-static Eocene–Oligocene climate in Patagonia promotes slow faunal evolution and mid-Cenozoic global cooling. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **435**:24–37. doi:10.1016/j.palaeo.2015.05.028
- Kowalski, E.A. 2002. Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **188**:141–165. doi:10.1016/S0031-0182(02)00550-3
- Lenton, T.M.; Daines, S.J. & Mills, B.J.W. 2018. COPSE reloaded: an improved model of biogeochemical cycling over Phanerozoic time. *Earth-Science Reviews*, **178**:1–28. doi:10.1016/j.earscirev.2017.12.004
- Lima, M.R. & Salard-Chebouldaef, M. 1981. Palynologie des Bassins de Gandarela et Fonseca (Eocène de l'Etat de Minas Gerais, Brésil). *Boletim IG*, **12**:33–53. doi:10.11606/issn.2316-8978.v12i0p33-53
- Liu, Z.; Pagani, M.; Zinniker, D.; DeConto, R.M.; Huber, M.; Brinkhuis, H.; Shah, S.R.; Leckie, R.M. & Pearson, A. 2009. Global Cooling During the Eocene-Oligocene Climate Transition. *Science*, **323**:1187–1190. doi:10.1126/science.1166368
- Lowe, A.J.; Greenwood, D.R.; West, C.K.; Galloway, J.M.; Sudermann, M. & Reichgelt, T. 2018. Plant community ecology and climate on an upland volcanic landscape during the Early Eocene Climatic Optimum: McAbee Fossil Beds, British Columbia, Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **511**:433–448. doi:10.1016/j.palaeo.2018.09.010
- Maizatto, J.R. 2001. *Análise bioestratigráfica, paleoecológica e sedimentológica das bacias terciárias do Gandarela e Fonseca - Quadrilátero Ferrífero - Minas Gerais, com base nos aspectos palinológicos e sedimentares*. Programa de Pós-Graduação em Evolução Crustal e Recursos Naturais, Universidade Federal de Ouro Preto, Tese de Doutorado, 249 p.
- Maizatto, J.R.; Castro, P.T.A. & Regali, M.S.P. 2014. Análise bioestratigráfica e paleoclimática com base em palinologia dos depósitos cenozoicos das bacias do Gandarela e Fonseca. In: I.S. Carvalho; M.J. Garcia; C.C. Lana & O. Strohschoen Jr. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida-Paleoclimas*, Interciência, p. 225–238.
- Mello, C.L.; Bergqvist, L.P. & Sant'Anna, L.G. 2002. Fonseca, MG - vegetais fósseis do Terciário brasileiro. In: C. Schobbenhaus; D.A. Campos; E.T. Queiroz; M. Winge & M. Berbert-Born (eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*, DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), p. 73–79.
- Miller, K. G., Wright, J. D. & Fairbanks, R. G. 1991. Unlocking the Ice House: Oligocene-Miocene oxygen isotopes, eustasy, and margin erosion. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth*, **96**:6829–6848. doi:10.1029/90JB02015
- Moreno-Domínguez, R., Postigo-Mijarra, J.M. & Barrón, E. 2021. Palaeoclimatic reconstruction for the Late Oligocene La Val fossil site (Estadilla, Huesca, Spain) based on CLAMP and LMA. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **567**:110302. doi:10.1016/j.palaeo.2021.110302
- Nimer, E. 1989. *Climatologia do Brasil*. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 421 p.
- Peppe, D.J. *et al.* 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, **190**:724–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x
- Peppe, D.J.; Baumgartner, A.; Flynn, A. & Blonder, B. 2018. Reconstructing Paleoclimate and Paleoecology Using Fossil Leaves. In: D.A. Croft; D.F. Su & S.W. Simpson (eds.) *Methods in paleoecology: reconstructing cenozoic terrestrial environments and ecological communities*, Cham, Springer, p. 289–317. doi:10.1007/978-3-319-94265-0\_13
- Pound, M.J. & Salzmann, U. 2017. Heterogeneity in global vegetation and terrestrial climate change during the late Eocene to early Oligocene transition. *Scientific Reports*, **7**:43386. doi:10.1038/srep43386
- Quattrocchio, M.E., Martínez, M.A., Hinojosa, L.F. & Jaramillo, C. 2013. Quantitative analysis of Cenozoic palynofloras from Patagonia, southern South America. *Palynology*, **37**:246–258. doi:10.1080/01916122.2013.787126
- Ricardi-Branco, F.S. & Fanton, J.C.M. 2007. Principais registros paleoflorísticos do Cenozóico brasileiro. In: I.S. Carvalho; R.C.T. Cassab; C. Schwanke; M.A. Carvalho; A.C.S. Fernandes; M.A.C. Rodrigues; M.S.S. Carvalho; M. Arai & M.E.Q. Oliveira (eds.) *Paleontologia: cenários de vida*, Interciência, p. 645–655.
- Royer, D.L. 2012. Climate reconstruction from leaf size and shape: new developments and challenges. In: L.C. Ivany & B.T. Huber (eds.) *Reconstructing earth's deep-time climate: the state of the art in 2012*, Bethesda, The Paleontological Society, p. 195–212 (Papers 18). doi:10.1017/S1089332600002618
- Sant'Anna, L.G. & 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.
- Santiago, F. & Ricardi-Branco, F. 2020. Reconstrução da temperatura e da precipitação média anual com base em acumulações de macrorrestos vegetais da Bacia do Rio Itanhaém, São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **23**:251–258. doi:10.4072/rbp.2020.4.03

- Seyfullah, L.J. 2012. Fossil focus: using plant fossils to understand past climates and environments. *Palaeontology Online*, **2**:1–8.
- Sobral-Souza, T. & Lima-Ribeiro, M.S. 2017. De volta ao passado: revisitando a história biogeográfica das florestas neotropicais úmidas. *Oecologia Australis*, **21**:93–107. doi:10.4257/oeco.2017.2102.01
- Sommer, F.W. & Lima, C.D. 1967. Contribuição à paleoflora de Fonseca, Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **39**:537–538.
- Webb, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forest. *Journal of Ecology*, **47**:551–570.
- Westerhold, T. *et al.* 2020. An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science*, **369**:1383–1387. doi:10.1126/science.aba6853
- Wilf, P., 1997. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, **23**:373–390. doi:10.1017/S0094837300019746
- Wilf, P.; Wing, S.L.; Greenwood, D.R. & Greenwood, C.L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology*, **26**:203–206. doi:10.1130/0091-7613(1998)026<0203:UFLAPI>2.3.CO;2
- Willis, K.J. & McElwain, J. C. 2014. *The evolution of plants*, Oxford, Oxford University Press, 398 p.
- Wright, I.J. *et al.* 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, **357**:917–921. doi:10.1126/science.aal4760
- Zangrossi, D.; Santiago, F. & Ricardi-Branco, F. 2015. Paleoclimatic reconstruction to the Eocene/Oligocene in the Fonseca district, Minas Gerais, Brazil. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNICAMP, 23, 2015. *Resumos*, Campinas, UNICAMP. doi:10.19146/pibic-2015-37166
- Zangrossi, D.S.; Santiago, F. & Ricardi-Branco, F. 2016. Paleoclima da macroflora fóssil da Formação Fonseca, Minas Gerais, e sua relação com níveis de CO<sub>2</sub> atmosférico durante o Eoceno-Oligoceno. In: CONGRESSO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA DA UNICAMP, 24, 2016. *Resumos*, Campinas, UNICAMP. doi:10.19146/pibic-2016-5206

Received: 30 October 2024. Accepted: 18 February 2025.

Associated editor: Domingas Maria da Conceição  
Editor-in-chief: Matias do Nascimento Ritter

### **Material Suplementar**

Este artigo acompanha material suplementar.

**Material Suplementar.** Morfotipos identificados para a Formação Fonseca. Escalas = 1 cm.

**Supplementary Material.** Morphotypes identified for the paleoflora of the Fonseca Formation. Scale bars = 1 cm.

Este material está disponível como parte da versão online do artigo na página <https://doi.org/10.4072/rbp.2025.1.0514>