UNIVERSIDADE DO VALE DO TAQUARI – UNIVATES
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO *STRICTO SENSU*
MESTRADO EM AMBIENTE E DESENVOLVIMENTO – PPGAD/UNIVATES

ANÁLISE EPIDÉRMICA EM FOLHAS CORDAITALEANAS DO AFLORAMENTO QUITÉRIA, EOPERMIANO DO SUL DA BACIA DO PARANÁ/RS, BRASIL

Kelly de David Rodrigues Arend

Lajeado/RS, março de 2025

Kelly de David Rodrigues Arend

ANÁLISE EPIDÉRMICA EM FOLHAS CORDAITALEANAS DO AFLORAMENTO QUITÉRIA, EOPERMIANO DO SUL DA BACIA DO PARANÁ/RS, BRASIL

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ambiente e Desenvolvimento, da Universidade do Vale do Taquari, como parte da exigência para obtenção do grau de mestre em Ambiente e Desenvolvimento na área de concentração evolução de biomas terrestres.

Orientador: Prof. Dr. André Jasper
Coorientadora: Dra. Isabela Degani Schmidt

Lajeado/RS, março de 2025

Kelly de David Rodrigues Arend

ANÁLISE EPIDÉRMICA EM FOLHAS CORDAITALEANAS DO AFLORAMENTO QUITÉRIA, EOPERMIANO DO SUL DA BACIA DO PARANÁ/RS, BRASIL

A Banca Examinadora abaixo aprova a Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ambiente e Desenvolvimento, da Universidade do Vale do Taquari – Univates, como parte da exigência para obtenção do título de Mestre em Ambiente e Desenvolvimento, na linha de pesquisa Ecologia – Paleobotânica e Paleoambientes.

Prof. Dr. André Jasper – orientador
Universidade do Vale do Taquari – Univates

Dra. Isabela Degani Schmidt – coorientadora
Universidade do Vale do Taquari – Univates

Dra. Mariela Inês Secchi
Secretaria Estadual de Meio Ambiente (SEMA/RS)

Prof. Dra. Neli Terezinha Machado Galarce
Universidade do Vale do Taquari – Univates

Prof. Dra. Etiene Fabbrin Pires Oliveira
Universidade Federal do Tocantins – UFT

Lajeado/RS, março de 2025

AGRADECIMENTOS

Gratidão a todas as pessoas que cruzaram o meu caminho e às amizades que construí ao longo desses dois anos de Mestrado, tão ricas e significativas para meu crescimento pessoal e acadêmico. As vidas que compartilharam momentos comigo foram alicerces fundamentais, fortalecendo-me em cada etapa da jornada.

Meu agradecimento especial aos meus orientadores, Prof. Dr. André, por seu apoio constante, por me acolher em sua equipe e me proporcionar a honra de fazer ciência ao seu lado. Obrigada por tanto. À minha brilhante coorientadora, Dra. Isabela, que foi como o sol iluminando o meu caminho; nos momentos decisivos, resgatou-me com sua orientação repleta de doçura, maestria, competência, comprometimento e uma sabedoria ímpar. Esse trabalho é reflexo do que aprendi com vocês e de tudo o que fizeram por mim. Espero poder retribuir de alguma forma.

Aos meus queridos colegas do Laboratório de Paleobotânica, que fazem ciência com paixão e dedicação genuínas, minha eterna gratidão. Aos parceiros do inesquecível “edital apocalíptico”, que tornaram a caminhada mais leve com sua paixão pela pesquisa — a Univates jamais verá cientistas tão apaixonados, inspiradores e alegres.

À minha comadre e amiga Jéssica Vargas, que sempre esteve ao meu lado, com suas contribuições e correções, minha eterna gratidão. Sua presença e apoio foram essenciais para que eu seguisse em frente.

A todos os professores que compartilharam seus saberes comigo, contribuindo para a minha formação, meu mais sincero agradecimento. Cada ensinamento foi essencial para que este trabalho se concretizasse.

Às minhas filhas e ao meu esposo, que foram minha base mesmo nos momentos mais difíceis. Perdoem-me pelos surtos, pelas lágrimas e pela ausência. Tudo isso foi para construir um futuro melhor e cada conquista é também de vocês.

Gostaria de expressar minha gratidão pelo apoio financeiro concedido pela PROSUC/CAPES, essencial para a realização deste trabalho e para o desenvolvimento da minha trajetória acadêmica.

Esse percurso foi desafiador, mas repleto de aprendizados e conexões que levarei para a vida. Meu amor e gratidão eternas. Obrigada a todos os que fizeram parte dessa história.

Dedico este trabalho para a pequena Kelly, “cria” da roça, menina de origem humilde, filha do zelador semianalfabeto e da faxineira, que nasceu com escoliose e, ainda criança, foi diagnosticada com displasia fibrosa e TDAH. À sonhadora Kelly, que já foi estudante de Biologia e Pedagogia, pós-graduanda em Gestão e Orientação Educacional, Práticas em Biologia e Química, Biologia Vegetal e Biodiversidade, Docência do Ensino Superior e Formação Técnica. À professora que já atuou no berçário, na pré-escola, no ensino fundamental, médio, técnico e na EJA, à coordenadora e orientadora educacional, que desde muito jovem trabalhou e trabalha tanto; que já atuou como manicure, em telemarketing, como operadora de caixa, atendente, faxineira, doméstica, auxiliar de cozinha, camareira, vendedora, mãe, filha e mulher, e que um dia ousou sonhar em ser cientista. Sem saber que era possível, foi lá e fez!

Para todas as versões de mim que já batalharam e sonharam tanto: essa conquista é nossa.

RESUMO

O estudo das plantas fósseis e sua relação com o clima é fundamental para a reconstrução de padrões climáticos de ambientes pretéritos. Por meio da análise desses organismos, é possível compreender como as plantas responderam e se adaptaram a diferentes condições climáticas, influenciando diretamente na formação e migração dos biomas ao longo do tempo. A correlação entre a distribuição atual dos grandes biomas e as zonas climáticas da Terra reforça a ideia de que o clima desempenha um papel determinante na organização da vegetação. Nesse sentido, a investigação com fitofósseis torna-se essencial, pois fornece evidências concretas sobre essa interação entre clima e comunidades vegetais ao longo do tempo geológico. Uma avaliação minuciosa das folhas fósseis provenientes do afloramento Quitéria foi conduzida para determinar a preservação de detalhes epidérmicos em espécimes de provável afinidade cordaitaleana. Foram analisadas 28 amostras contendo 36 espécimes com a utilização de estereomicroscópio de alta resolução, o Zeiss Axio Zoom.V16, que permite magnificações de até 412x. O afloramento Quitéria está localizado no município de Pantano Grande/RS, incluído na Formação Rio Bonito, sul da Bacia do Paraná e, de acordo com datação radiométrica, é de idade Eopermiana (Asseliano, 296,97 +0,45/-0,72 Ma). Logo acima da camada rica em matéria orgânica da sucessão de fácies I–V, estão depositados quatro níveis paleoflorísticos distintos em sedimentos clásticos, com fitofósseis preservados em mineralização autigênica (moldes e contramoldes) e impressões. Da base para o topo, ocorrem: (1) nível de paleossolo com raízes de licópsidas; (2) nível com bases caulinares de licópsidas; (3) associação mista de folhas, frondes, ramos, caules e estruturas reprodutivas relacionadas à Flora *Glossopteris*; e (4) nível com a presença de folhas cordaitaleanas em arenito médio laminar, objeto do presente estudo. Os caracteres morfográficos dos espécimes fragmentários consistem em formato foliar espatulado de margens inteiras e nervuras longitudinais subparalelas a paralelas, sem anastomoses e nervura central. As análises epidérmicas revelaram a preservação de microestruturas diagnósticas como tricomas e estômatos em dois espécimes, permitindo a identificação da espécie *Noeggerathiopsis brasiliensis* (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt, descrita para a Mina de Faxinal, distante cerca de 60 km de Quitéria, com idade radiométrica de 285,42 +1,2/-2,1 Ma (Eopermiano, Sakmariano). Dessa forma, o material identificado de Quitéria representa uma expansão da ocorrência da espécie na Bacia do Paraná e no Gondwana, tanto no espaço quanto no tempo, considerando as diferentes localidades e idades de deposição. Uma futura análise de folhas cordaitaleanas depositadas em diferentes coleções utilizando a metodologia aqui descrita poderá promover avanços na identificação da paleodiversidade do Neopaleozoico em nível de gênero e espécie.

Palavras-chave: Paleobotânica; análise epidérmica; micromorfologia foliar; paleofloras permianas; Gondwana Ocidental.

ABSTRACT

The study of fossil plants and their relationship with climate is essential for reconstructing climatic patterns of past environments. Through the analysis of these organisms, it is possible to understand how plants responded and adapted to different climatic conditions, directly influencing the formation and migration of biomes over time. The correlation between the current distribution of major biomes and the Earth's climatic zones reinforces the idea that climate plays a decisive role in vegetation structure. In this context, research involving plant fossils becomes crucial, as it provides concrete evidence of the interaction between climate and plant communities throughout geological time. A detailed analysis of fossil leaves from the Quitéria outcrop was conducted to assess the preservation of epidermal details in specimens of probable cordaitalean affinity. A total of 28 samples containing 36 specimens were examined using a high-resolution stereomicroscope, the Zeiss Axio Zoom.V16, which allows magnification of up to 412x. The Quitéria outcrop is located in the municipality of Pantano Grande, Rio Grande do Sul state, Brazil, and is part of the Rio Bonito Formation, in the southern region of the Paraná Basin. According to radiometric dating, it is assigned to the Early Permian (Asselian, 296.97 +0.45/-0.72 Ma). Above the organic-rich layer of the I–V facies succession, four distinct paleofloristic levels are present in clastic sediments, with plant fossils preserved through authigenic mineralization (molds and counter-molds) and impressions. From base to top, the following are observed: (1) paleosol level with lycopsid roots; (2) level with lycopsid stem bases; (3) mixed association of leaves, fronds, branches, stems, and reproductive structures associated with the *Glossopteris* Flora; and (4) a level with cordaitalean leaves in laminated medium sandstone, which is the subject of the present study. The morphographic characteristics of the fragmentary specimens include spatulate leaf shape with entire margins and subparallel to parallel longitudinal venation, lacking anastomoses and featuring a central vein. Epidermal analysis revealed the preservation of diagnostic microstructures such as trichomes and stomata in two specimens, enabling the identification of the species *Noeggerathiopsis brasiliensis* (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt. This species was originally described from the Faxinal Mine, approximately 60 km from the Quitéria outcrop, with a radiometric age of 285.42 +1.2/-2.1 Ma (Early Permian, Sakmarian). Therefore, the material identified at Quitéria represents an expansion of the occurrence of this species within the Paraná Basin and across Gondwana, both spatially and temporally, considering different localities and depositional ages. Future analysis of cordaitalean leaves housed in various collections, employing the methodology outlined herein, may contribute to advancing the identification of Neopaleozoic paleodiversity at both genus and species levels.

Keywords: Paleobotany; epidermal analysis; leaf micromorphology; Permian paleofloras; Western Gondwana.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 – Mapa e arcabouço estratigráfico da Bacia do Paraná. 16
Figura 2 – Fotocomposição do afloramento Quitéria. 17
Figura 3 – Perfil colunar do afloramento Quitéria, com destaque para os níveis de ocorrência fossilífera, Sucessão de Fácies (FS) e interpretação de ambiente deposicional. 18
Figura 4 – Paleomapa de Pangeia no Permiano. 21
Figura 5 – Amostra PBU1401B. 26
Figura 6 – Espécime PBU1401B-1 31
Figura 7 – Espécime PBU1401B-2 (A–C) e cutículas da Mina de Faxinal em microscopia de luz transmitida (D–F). 32
Figura 8 – Mapa do Rio Grande do Sul 37

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Lista de amostras e total de espécimes analisados..... 25

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

FS	Sucessão de fácies
Gmc	Conglomerado de matriz carbonosa
Gmco	Conglomerado de matriz carbonosa com matéria orgânica dispersa
Ma	Milhões de anos
PBU	Paleobotânica Univates
PBUMCN	Paleobotânica Univates Museus de Ciências Naturais
Sh	Folhelho carbonoso
Shc	Folhelho carbonoso com lentes de carvão
Si	Siltito
Sibr	Siltito com raízes de *Brasilodendron pedroanum*
Sic	Siltito carbonoso
Sicrm	Siltito carbonoso com marcas de raízes
Sil	Siltito com laminação
Sim	Siltito maciço
Sirm	Siltito com marcas de raízes
Sm	Arenito médio com estrutura planar
Svpc	Arenito fino com estratificação cruzada planar
Svtc	Arenito fino com estratificação cruzada

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....12
2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA.....15
2.1 Localização, contexto estratigráfico e paleobotânico.....15
2.2 A ordem Cordaitales.....19
2.3 O gênero Noeggerathiopsis (Cordaitales) no sul da Bacia do Paraná.....22
3 MATERIAL E MÉTODOS.....24
3.1 Amostras analisadas.....24
3.2 Técnicas de estereomicroscopia.....27
4 RESULTADOS.....29
4.1 Sistemática paleobotânica.....29
4.1.1 Morfologia geral.....29
4.1.2 Micromorfologia.....30
4.1.3 Observações sobre a preservação.....30
4.1.4 Comparações.....30
5 DISCUSSÃO.....33
5.1 Significado paleobotânico e paleoambiental.....33
5.2 Considerações sobre a metodologia.....34
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....36
6.1 Síntese dos resultados.....36
6.2 Contribuições para o conhecimento científico.....38
6.3 Aplicações práticas e potenciais para pesquisas futuras.....38
6.4 Implicações para as Ciências Ambientais.....39
REFERÊNCIAS.....41
APÊNDICE A – Dados morfométricos dos espécimes analisados.....45
APÊNDICE B – Conjunto de amostras analisadas que apresentaram melhores preservações.....46
APÊNDICE C – Amostras com aspecto “lixado” sob o estereomicroscópio onde os caracteres micromorfológicos encontram-se erodidos.....47
APÊNDICE D – Medidas da densidade de venação na região mediana das nervuras.....48
APÊNDICE E – Artigo submetido.....49

1 INTRODUÇÃO

A área de Ciências Ambientais é caracterizada pela sua grande abrangência científica, utilizando-se de conceitos interdisciplinares para a compreensão dos sistemas naturais e antropizados. Essa concepção, associada ao princípio da ciclicidade sistêmica (Odum; Barret, 2007), justifica a necessidade da análise das características dos ecossistemas ao longo do tempo para o apropriado entendimento das transformações do “Sistema Terra”. Além disso, estudos paleoambientais demandam análises comparativas no tempo e no espaço que proporcionam interpretações mais completas acerca do impacto humano na evolução dos ambientes.

A utilização de fitofósseis para a reconstrução de padrões climáticos de ambientes pretéritos é uma abordagem essencial para entender a relação entre o clima e a distribuição das comunidades vegetais, permitindo inferir condições ambientais ao correlacionar a localização dos grandes biomas atuais com as zonas climáticas da Terra (McElwain, 2018). Essa correspondência sugere que o clima exerce um papel determinante no controle e na distribuição da vegetação, com a adaptação das plantas aos diferentes regimes climáticos sendo um fator-chave na formação e na migração dos biomas ao longo do tempo (Sun *et al*., 2012). Nesse contexto, Chaloner e Creber (1990) destacam a importância desses dados como evidências cruciais para entender a influência decisiva do clima na distribuição das comunidades vegetais.

As mudanças ambientais e climáticas têm desempenhado um papel crucial na evolução e adaptação dos organismos ao longo da história da Terra. No contexto das mudanças climáticas atuais, entender como os vegetais responderam às variações ambientais pretéritas é fundamental para prever os possíveis impactos futuros sobre os ecossistemas. Portanto, para desenvolver estratégias de conservação com base em modelamentos ambientais pretéritos e futuros, é essencial compreender as respostas das plantas bem como a resiliência dos dos meios ecológicos frente a tais eventos (McElwain, 2018). Os estudos sobre o clima do Eopermiano, por sua vez, são fundamentais para entender os padrões climáticos atuais, pois naquele intervalo

ocorreu uma transição de estágio climático *icehouse* para *greenhouse*[1], com o derretimento das calotas polares e o início de elevação dos níveis de CO_2 paleoatmosférico em decorrência de emissões vulcânicas (Chu *et al*., 2025; Dimichele *et al*., 2009).

Nessa perspectiva, as plantas são excelentes marcadores das condições do meio, constituindo-se em ferramentas importantes para a inferência de variáveis ambientais de escala regional e global (Chaloner; Creber, 1990). Análises paleobotânicas têm subsidiado, por exemplo, interpretações mais refinadas dos ciclos *icehouse–greenhouse*[1], confirmando a interdependência das concentrações de pCO_2 e as oscilações climáticas ao longo de diferentes intervalos (Porter *et al*., 2019). Portanto, este estudo pretende contribuir para o refinamento da composição paleobotânica da macroflora depositada no afloramento Quitéria. A precisão da composição taxonômica é um dos pilares para aferir as características paleoambientais predominantes quando da deposição dos estratos em que as associações vegetais se encontram, possibilitando a contextualização da gênese e a evolução de biomas ao longo do tempo (Willis; McElwain, 2014).

Para tanto, foram avaliados fitofósseis provenientes do afloramento Quitéria, no Rio Grande do Sul, que foram interpretados de acordo com contextos paleoflorísticos específicos. A integração dos dados coletados serve não só para elucidar aspectos específicos do ambiente no Eopermiano, mas também contribui para a compreensão mais ampla das interações bióticas e abióticas na biosfera ao longo do tempo geológico.

A preservação de folhas fósseis paleozoicas na Bacia do Paraná ocorre majoritariamente sob a forma de impressões. Logo, na ausência de cutículas, são identificadas exclusivamente com base em caracteres macromorfológicos, tais como padrão de venação, formato do limbo e da margem. Entretanto, tais caracteres nem sempre são suficientes para dirimir dúvidas na determinação de gênero e espécie. Um exemplo típico é a distinção geralmente problemática entre folhas cordaitaleanas na Bacia do Paraná, informalmente citadas muitas vezes de forma arbitrária como

[1] *Icehouse* e *greenhouse* são termos utilizados em geologia e climatologia para descrever diferentes estágios climáticos da Terra ao longo do tempo geológico. Um clima *icehouse* caracteriza-se por temperaturas globais mais frias, com calotas polares permanentes e frequentes glaciações. Já um clima *greenhouse* é marcado por temperaturas globais elevadas, ausência de geleiras nos pólos e altos níveis de gases de efeito estufa na atmosfera, resultando em um ambiente com temperatura mais altas. Esses estágios podem durar milhões de anos e influenciam significativamente a biodiversidade e os processos geológicos do planeta (Summerhayes, 2020).

Cordaites (Unger), *Rufloria* (Meyen) ou *Noeggerathiopsis* (Feistmantel) McLoughlin & Drinnan (Degani-Schmidt; Guerra-Sommer, 2019).

Desta forma, o objetivo principal deste estudo é o refinamento da identificação taxonômica genérica e específica de folhas da ordem Cordaitales do afloramento Quitéria/RS, na Formação Rio Bonito, Asseliano, no sul da Bacia do Paraná. Consideram-se como objetivos específicos deste estudo:

- Documentar os detalhes da micromorfologia epidérmica, utilizando o método não-destrutivo;
- Ampliar o registro da diversidade paleoflorística no Eopermiano do sul da Bacia do Paraná;
- Correlacionar os resultados com outras ocorrências em nível regional e global.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

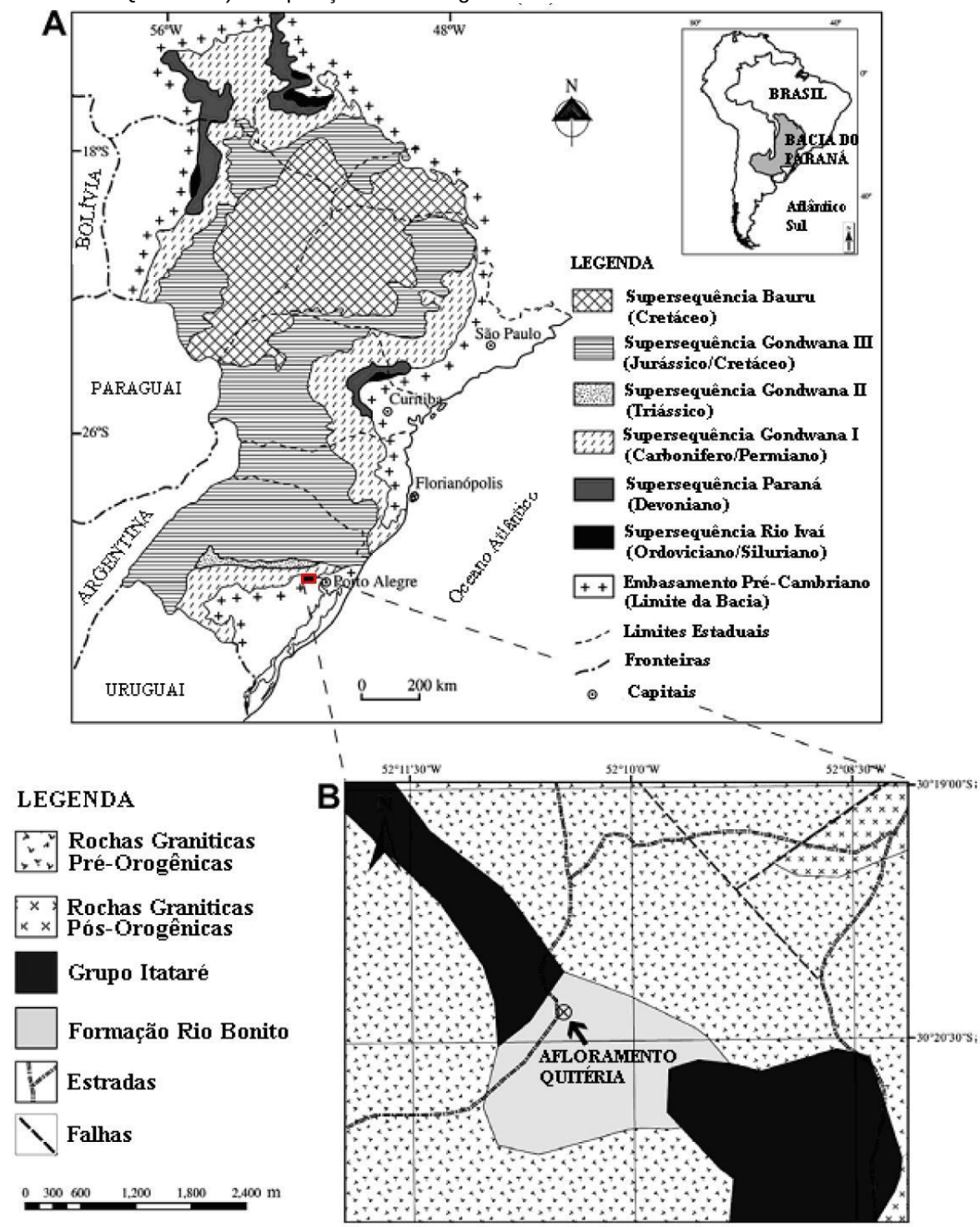
2.1 Localização, contexto estratigráfico e paleobotânico

Segundo Jasper *et al*. (2008), o Afloramento Quitéria está localizado no município de Pantano Grande, na porção centro-oeste do estado do Rio Grande do Sul, no cruzamento das coordenadas geográficas 30°17'S/52°11'W, no Brasil. na porção centro-oeste do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. Estratigraficamente, insere-se na Formação Rio Bonito, pertencente ao Grupo Guatá, integrante da Supersequência Gondwana I, situada na borda sudeste da Bacia do Paraná (Figura 1).

Conforme Jasper *et al*., 2009 o afloramento apresenta uma espessura de 6,4 metros que evidencia variações deposicionais significativas. Esse afloramento foi descrito como um sistema de lagoa costeira protegido por barreiras, onde se desenvolveram turfeiras em condições de micromarés em terras baixas. Segundo Jasper *et al*., 2006, sua configuração litoestratigráfica evidencia um ambiente altamente dinâmico, influenciado por deposição aluvial distal que possibilitou o acúmulo de finas camadas de matéria orgânica no contexto do intervalo de geração de carvão da Formação Rio Bonito.

De acordo com Jasper *et al*. (2009), o afloramento Quitéria possui relevante importância paleobotânica devido à sua composição vegetal singular, representativa da paleoflora do Neopaleozóico Gondwânico. É possível observar dois intervalos deposicionais distintos: uma porção basal de coloração mais escura, associada à predominância de matéria orgânica e deposição em ambiente anóxico ou de baixa energia, e uma camada superior mais clara, indicando possível maior oxigenação, alteração na dinâmica deposicional ou variação na composição sedimentar (Figura 2). Essas diferenças, conforme Jasper *et al.* (2008), evidenciam transições ambientais significativas, essenciais para a interpretação dos processos sedimentares ao longo do tempo.

Figura 1 – Mapa e arcabouço estratigráfico da Bacia do Paraná.
A) Ocorrência geográfica das supersequências e destaque em vermelho para a localização do afloramento Quitéria. B) Composição litoestratigráfica do afloramento.



Fonte: Guerra-Sommer *et al*. (2008); Da Costa *et al*. (2016).

Figura 2 – Fotocomposição do afloramento Quitéria.
Registro da ocorrência de dois intervalos deposicionais, um basal de coloração escura e outro de topo, com coloração mais clara.



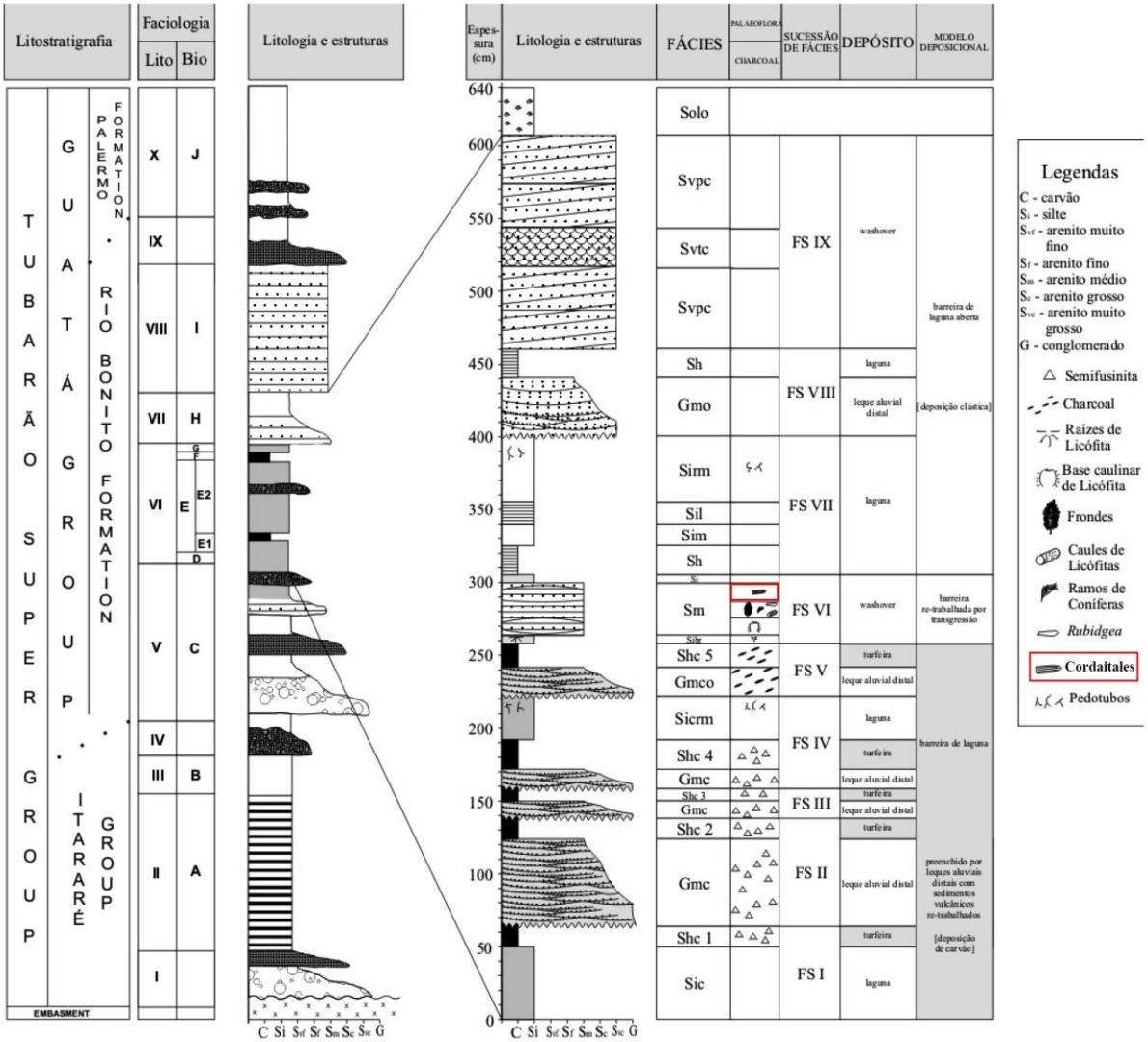
Fonte: Jasper *et al.* (2009).

Imediatamente acima da camada rica em matéria orgânica da sucessão de fácies FS I a V (fácies Sm, Figura 3), uma associação com presença de folhas cordaitaleanas ocorre em lentes de arenito médio com estrutura planar, representando um significativo marcador paleoecológico (Jasper *et al*., 2006). Ainda nas fácies Sm, os níveis paleoflorísticos imediatamente subjacentes ao nível com ocorrência de folhas cordaitaleanas consistem, do topo para a base, em uma associação mista de folhas, frondes, estruturas reprodutivas, ramos e caules associados à Flora *Glosspteris*, outro nível com bases caulinares de licópsidas. Na base dessa fácies ocorre um nível de paleossolo com raízes de licófitas (Jasper *et al*., 2006).

Os estudos paleobotânicos revelaram uma composição singular e de grande importância científica. Entre os diversos táxons reportados ou descritos para o afloramento Quitéria, estão os caules de lycopsida arborescente de provável afinidade com *Brasilodendron pedroanum* Chaloner, Leistikow & Hill (Guerra-Sommer *et al*., 2008; Jasper; Guerra-Sommer, 1998, 1999), a licópsida herbácea *Lycopodites riograndensis* Salvi, Jasper, Ricardi-Branco, Bernardes-de-Oliveira, & Guerra-Sommer (Salvi *et al*., 2008) e a conífera *Coricladus quiteriensis* Jasper, Ricardi-Branco & Guerra-Sommer (Jasper; Ricardi-Branco; Guerra-Sommer, 2005), além de outros elementos relacionados à Flora *Glossopteris*, como órgão férteis e vegetativos de pteridospermas glossopterídeas, esfenópsidas e frondes de filicópsidas (Boardman *et al*., 2012; Tybusch; Iannuzzi, 2008).

Figura 3 – Perfil colunar do afloramento Quitéria, com destaque para os níveis de ocorrência fossilífera, Sucessão de Fácies (FS) e interpretação de ambiente deposicional.

Abreviaturas das fácies: Sic – siltito carbonoso; Shc – folhelho carbonoso com lentes de carvão; Gmc – conglomerado de matriz carbonosa; Gmco – conglomerado de matriz carbonosa com matéria orgânica dispersa; Sicrm – siltito carbonoso com marcas de raízes; Sibr – siltito com raízes de *Brasilodendron pedroanum*; Sm – arenito médio com estrutura planar; Si – siltito; Sh – folhelho carbonoso; Sim – siltito maciço; Sil – siltito com laminação; Sirm – siltito com marcas de raízes; Svpc – arenito fino com estratificação cruzada planar; e Svtc – arenito fino com estratificação cruzada.



Fonte: Jasper *et al*. (2009).

A presença de carvão vegetal macroscópico (*charcoal*), representativa da ocorrência de incêndios vegetacionais associados a ambientes de turfeira, também foi reportada para o afloramento por Da Costa *et al*. (2016) e Jasper *et al*. (2008). A ocorrência de fragmentos de vidro vulcânico sugere que os incêndios na vegetação de entorno poderiam estar associados a processos de vulcanismo (Jasper *et al*., 2009). A associação esporo-polínica confirma a vigência de um sistema costeiro com vegetação aberta adaptada a solos clásticos pobres em nutrientes (Boardman *et al*., 2012; Jasper *et al*., 2009).

Idades absolutas foram obtidas por Griffis *et al*. (2018) pelo método U-Pb CA-TIMS (abrasão química – espectrometria de massas de ionização térmica) a partir de zircões de camadas de cinza vulcânica intercalados em diferentes depósitos de carvão da Formação Rio Bonito. A média de zircões mais recentes resultou em uma idade de 296,97 +0,45/-0,72 Ma (Asseliano) para o afloramento Quitéria. Essa idade foi considerada coetânea à obtida para a jazida de Candiota (297.58 +0.68/-1.4 Ma), o maior depósito de carvão do Brasil, sendo ambas mais antigas do que a idade obtida para o tonstein da Mina de Faxinal de 285,42 +1,2/-2,1 Ma (Sakmariano; Griffis *et al*., 2018).

2.2 A ordem Cordaitales

Folhas, lenhos e estruturas reprodutivas atribuídas à ordem Cordaitales ocorrem no registro fóssil do Neopaleozoico em diversas províncias paleoflorísticas (César; Hünicken, 2013; Taylor; Taylor; Krings, 2009). Tanto na região paleotropical de Euramerica e Cataísia quanto nas regiões temperadas de Gondwana ao sul e Angara ao norte (Figura 4), as cordaitaleanas estavam frequentemente, mas não exclusivamente, presentes em ambientes de acumulação de turfa e geração de carvão. No continente de Gondwana, em especial, impressões e compressões de folhas cordaitaleanas ocorrem associadas à Flora *Glossopteris* (Degani-Schmidt; Guerra-Sommer, 2019).

De acordo com McLoughlin e Drinnan (1996) a ordem Cordaitales é um grupo de gimnospermas que prosperaram principalmente durante os períodos Carbonífero e Permiano, entre 359 e 252 milhões de anos. Essas plantas eram predominantemente adaptadas a ambientes úmidos, como pântanos e áreas de

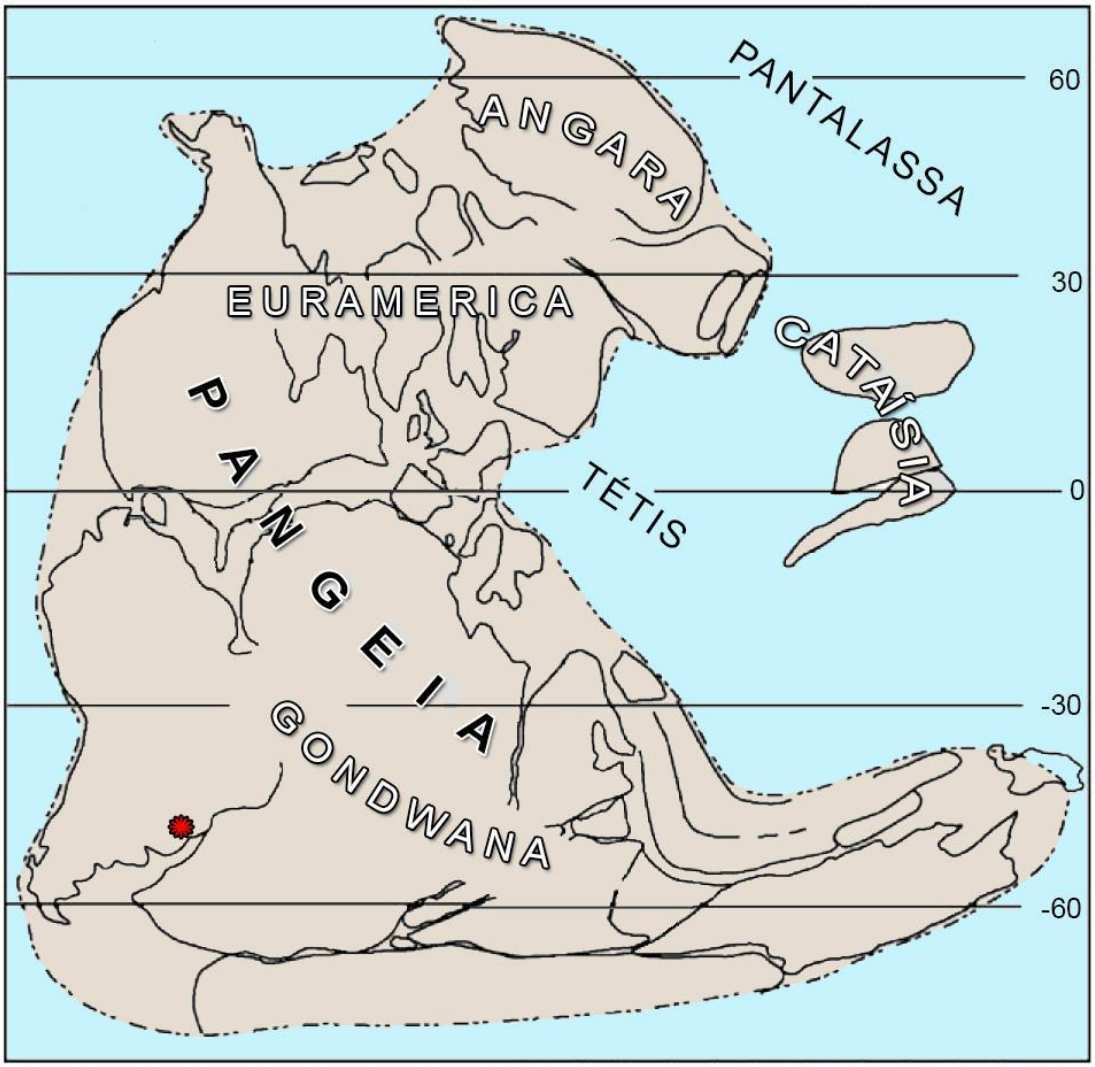
drenagem lenta, onde sua morfologia, organização anatômica e mecanismos reprodutivos permitiram uma alta taxa de sobrevivência em condições ecológicas específicas. Ainda conforme McLoughlin e Drinnan (1996) a morfologia foliar das Cordaitales é uma das características mais distintivas desse grupo. As folhas são geralmente longas, lineares e apresentam nervuras paralelas, com um padrão de veios que sugere uma adaptação a ambientes com baixa drenagem e alta umidade.

O sistema vascular das Cordaitales também apresenta características adaptativas importantes. Conforme McLoughlin e Drinnan (1996), este grupo se caracteriza por possuir feixes vasculares altamente organizados e desenvolvidos, com um sistema de condução de xilema e floema bem diferenciado. A presença de traqueídes no xilema e fibras no floema indica um sistema eficiente para o transporte de água e nutrientes, além de maior resistência mecânica. Essas adaptações permitiram o crescimento dessas plantas em ambientes saturados de água, característicos dos pântanos da época. Assim, o sistema vascular das Cordaitales não só favorecia a sobrevivência em ambientes aquáticos, mas também proporcionava as condições necessárias para que as plantas se desenvolvessem em uma variedade de nichos ecológicos.

A extinção das Cordaitales no final do Permiano foi associada a mudanças climáticas significativas, como a aridização dos ecossistemas úmidos, que reduziram os habitats ideais para sua sobrevivência, pois segundo McLoughlin e Drinnan (1996), apesar da extinção, este grupo teve um papel fundamental na diversificação das gimnospermas e influenciou diretamente a evolução das coníferas e de outros grupos de plantas dominantes no Mesozoico.

De acordo com Taylor, Taylor e Krings (2009), as Cordaitales foram um grupo-chave na transição entre as primeiras gimnospermas e as linhagens mais modernas, como as coníferas. A diversidade de porte, sistema vascular avançado, estratégias reprodutivas e longa persistência no tempo (cerca de 80 Ma do Eocarbonífero ao Neopermiano) mostram que eram plantas altamente adaptáveis a oscilações ambientais. No entanto, seu desaparecimento do registro fóssil ocorreu ainda antes do final do Paleozoico, deixando um importante legado na história da vegetação terrestre.

Figura 4 – Paleomapa de Pangeia no Permiano.
As unidades paleofitogeográficas são Euramerica e Cataísia (China) nos trópicos e Angara (Sibéria) e Gondwana nas regiões temperadas a norte e sul, respectivamente. Área de estudo destacada em vermelho.



Fonte: Veevers (2006).

As plantas do grupo que possuíam porte arbóreo atingiam alturas superiores a 30 metros, o que sugere que poderiam formar florestas extensas. A estrutura do tronco e a disposição das folhas sugerem que essas plantas eram bem adaptadas para a captação de luz em ambientes florestais densos. As folhas estreitas e lanceoladas, com nervação paralela, lembram algumas coníferas modernas (Taylor; Taylor; Krings, 2009). O sistema vascular era altamente desenvolvido, com um lenho secundário bem estruturado, formado por traqueídeos com pontoações areoladas, característica comum em gimnospermas (Raven, 2011).

Essas plantas ocuparam uma grande variedade de habitats, mas eram mais comuns em ambientes úmidos e pantanosos, formando parte da vegetação das

florestas carboníferas. Algumas espécies, no entanto, parecem ter se adaptado a ambientes mais secos, demonstrando uma diversificação ecológica significativa (McLoughlin; Drinnan, 1996). Estudos paleoecológicos indicam que as espécies arbóreas de grande porte habitavam substratos clásticos, bem drenados e de terras baixas, enquanto as formas arbustivas habitavam os pântanos formadores de turfa. Os fósseis de Cordaitales são amplamente distribuídos em todos os continentes (Taylor; Taylor; Krings, 2009).

As Cordaitales são frequentemente consideradas ancestrais das coníferas modernas, com base em semelhanças na estrutura do lenho e na organização dos cones reprodutivos. No entanto, diferem das coníferas por apresentarem folhas mais largas e uma maior variedade de formas reprodutivas. A ordem entrou em declínio no final do Permiano, provavelmente devido a mudanças climáticas drásticas e concorrência com grupos mais eficientes, como as coníferas e cicadófitas (Taylor; Taylor; Krings, 2009).

2.3 O gênero Noeggerathiopsis (Cordaitales) no sul da Bacia do Paraná

De acordo com McLoughlin e Drinnan (1996), *Noeggerathiopsis* é um morfogênero foliar que ocorre exclusivamente do Neocarbonífero ao Neopermiano do Gondwana e foi descrito originalmente a partir de impressões foliares da Formação Karharbari do Eopermiano da Índia (norte de Gondwana). As folhas apresentam formato linear a espatulado com nervuras subparalelas. As primeiras espécies reportadas para o Gondwana Ocidental foram *Noeggerathiopsis hislopii*, *N. spatulata*, *N. media*, *N. riojanus* e *N. elongata*, a partir da Bacia do Paraná, no Brasil e Bacia de Paganzo na Argentina (Archangelsky; Azcuy, 1985; Archangelsky; Cúneo, 1984; Archangelsky *et al*., 1980; Rösler, 1978).

Na Bacia do Paraná, folhas fósseis cordaitaleanas ocorrem entre o final do Carbonífero e o início do Permiano nos ambientes interglacial, periglacial e pós-glacial, majoritariamente sob a forma de impressões. No sul da Bacia do Paraná, Guerra-Sommer (1989) identificou a espécie *Rufloria gondwanensis* a partir de cutículas foliares presentes em compressões carbonificadas preservadas em um estrato de cinza vulcânica (*tonstein*) intercalado em camada de carvão na Mina de Faxinal (Formação Rio Bonito/RS). Para o afloramento Quitéria, entretanto, Tybusch

e Iannuzzi (2008) e Boardman *et al*. (2012) não reconheceram a ocorrência de folhas cordaitaleanas.

O gênero *Rufloria* é típico do Permiano de Angara (Rússia) e a migração de gêneros e espécies vegetais entre os hemisférios norte e sul sempre foi questionada devido à ausência de conexões orgânicas entre folhas, caules e estruturas reprodutivas. Entretanto, César i e Hünicken (2013) descreveram a espécie eopermiana *Cordaites bifolius*, um ramo folhoso apresentando heterofilia (acículas e folhas espatuladas) em conexão orgânica com estrutura reprodutiva contendo sementes para a Formação Bajo de Véliz (Bacia de Paganzo, na Argentina), confirmando definitivamente a presença dos mesmos gêneros do Hemisfério Norte na Gondwana ocidental.

Contudo, na publicação da diagnose emendada do gênero *Noeggerathiopsis*, baseada em espécimes provenientes do Permiano da Antártica, McLoughlin e Drinnan (1996) explicitaram a necessidade de considerar o critério de provincialismo paleogeográfico. Dessa forma, a espécie brasileira foi renomeada por Degani-Schmidt e Guerra-Sommer (2019) como *Noeggerathiopsis brasiliensis*. Entretanto, sua afinidade com as cordaitaleanas é presumida apenas com base em caracteres foliares, visto que não há registro de conexão das folhas com órgãos reprodutivos (McLoughlin; Drinnan, 1996).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Amostras analisadas

O material estudado está depositado na coleção científica do Laboratório de Paleobotânica e Evolução de Biomas do Museu de Ciências da Univates, sob o acrônimo PbU. O conjunto analisado é composto por 28 amostras de arenito médio, contendo um total de 36 impressões foliares (Apêndice A). Algumas dessas amostras são compostas por partes e contrapartes ou estão divididas em dois ou mais fragmentos (Tabela 1).

Os critérios de seleção dos espécimes de provável afinidade cordaitaleana se basearam nos caracteres morfográficos descritos para o grupo, como formato foliar espatulado de margens inteiras e nervuras longitudinais subparalelas a paralelas, sem anastomoses nem nervura central (McLoughlin; Drinnan, 1996).

As folhas ocorrem paralelamente ao plano de acamamento, em disposição aleatória, por vezes sobrepostas umas às outras. Os espécimes estão incompletos e variam entre 2 – 11,5 cm de comprimento e 1,2 – 6 cm de largura. A densidade média de venação é de 9,6 veias/cm (7–15) (Apêndice B).

Dentre as 36 impressões foliares analisadas, apenas dois espécimes preservados em uma única amostra (PBU1401B-1 e 2, Figura 5) apresentaram detalhes epidérmicos. As demais amostras apresentam um aspecto “lixado” sob o estereomicroscópio em que os caracteres micromorfológicos encontram-se erodidos (Apêndice C). Nenhuma das amostras apresentou matéria orgânica preservada visível.

Além das condições desfavoráveis de preservação em sedimento de arenito médio, também é preciso considerar que as folhas de *N*. *brasiliensis* apresentam as superfícies epidérmicas adaxial e abaxial diferenciadas, estando as características diagnósticas (tricomas e estômatos) presentes apenas na face abaxial, sendo a face adaxial inconspícua e com raros estômatos (Degani-Schmidt; Guerra-Sommer, 2019). Logo, existe uma probabilidade de que alguns espécimes estejam com a face estomática voltada para baixo, impedindo sua observação.

Tabela 1 – Lista de amostras e total de espécimes analisados.

Amostra nº	Código de tombo	Nº espécimes
1	PBUMCN 002	1
2	PBUMCN 410	2
3	PBUMCN 414	1
4	PBUMCN 120	1
5	PBUMCN 257	1
6	PBUMCN 264	1
7	PBUMCN 265	1
8	PBUMCN 284	1
9	PBUMCN 293	1
10	PBUMCN 289	1
11	PBUMCN1127 A e B	1
12	PBUMCN 1128 A e B	1
13	PBUMCN 1131A, B e C	1
14	PBUMCB 1146	1
15	PBU MCN1149	1
16	PBUMCN 1388A	1
17	PBUMCN 1151	1
18	PBUMCN 1390 A, B e C	1
19	PBUMCN 1393 A, B e C	1
20	PBUMCN 1397	1
21	PBUMCN1401A	1
22	PBUMCN 1401B	8
23	PBUMNC 1410C	1
24	PBUMCN 1454 A e B	1
25	PBU1455	1
26	PBUMCN 1457	1
27	PBUMCN 1466 A e B	1
28	PBUMCN 1475	1
	Total de espécimes	36

Fonte: da autora (2025).

Figura 5 – Amostra PBU1401B.
Noeggerathiopsis brasiliensis: espécimes 1 e 2 descritos no presente estudo. G foi identificado como *Gangamopteris* sp. devido à venação arqueada junto à margem entre a metade e o topo da folha.



Fonte: da autora (2025).

3.2 Técnicas de estereomicroscopia

Os espécimes analisados no presente estudo encontram-se predominantemente preservados na forma de impressões, algumas amostras contendo partes e contrapartes. As observações seguiram a metodologia tradicional da Paleobotânica para análises de impressões utilizando-se estereomicroscópio. As observações foram feitas utilizando inicialmente o equipamento Zeiss Axio Discovery V12 para classificação das amostras. A descrição e a comparação dos espécimes com base em características morfográficas foram definidas conforme Chandra e Surange (1979), incluindo forma do limbo, tipo e características de ápice e base foliar. Posteriormente, para os registros fotográficos e análises em maior magnificação, foi utilizado o estereomicroscópio de alta resolução Zeiss Axio Zoom.V16. Para obtenção de medidas gerais e de venação, foram utilizados paquímetro e régua, além da elaboração de ilustrações digitais com suporte fotográfico, com o software Adobe Photoshop CS6. Para as características relacionadas à venação, foram utilizados os parâmetros e as técnicas descritas por Rohn, Oliveira-Babinski e Rösler (1984), medindo a densidade de venação na região mediana das nervuras. (Apêndice D)

O estereomicroscópio Zeiss Axio Zoom.V16, do Laboratório de Imageamento Digital, que integra o Laboratório de Paleobotânica da Univates, é um equipamento de alta precisão projetado para a observação detalhada de estruturas fósseis em três dimensões. Permite uma magnificação variável (zoom), oferecendo flexibilidade para diferentes níveis de observação, de até 258x com a lente ocular de 10x e de até 412x com ocular de 26x, adequadas para a análise micromorfológica de materiais paleobotânicos, suportando a documentação das características mais complexas das amostras com alta fidelidade. A iluminação customizável contribui, ainda, para a obtenção de imagens de qualidade, fundamentais para análises precisas. Além disso, o equipamento assegura a aplicação de método não invasivo, preservando a integridade das amostras, com uma plataforma ampla e de alta estabilidade que comporta amostras inteiras, sem a necessidade de fragmentação. Para a captura de imagens, está acoplada ao equipamento uma câmera AxioCam 712, com imageamento integrado a um computador.

O equipamento utilizado está dotado de software Zeiss Zen 3.7 (*blue edition*) capaz de obter imagens em *z-stack*, um recurso avançado que permite a captura de

múltiplas imagens em diferentes profundidades, as quais são combinadas para gerar uma imagem final em 3D. Esse processo é crucial para a reconstrução precisa de microestruturas vegetais fósseis, possibilitando a visualização de detalhes de dimensões micrométricas e o estudo de amostras sob diferentes ângulos e camadas, com uma resolução que não seria possível alcançar com outros métodos.

4 RESULTADOS

O conjunto de 36 folhas de afinidade cordaitaleana analisadas apresentou comprimento médio de 5,9 cm (2–11,5 cm), largura média de 2,7 cm (1,2–6 cm) e densidade média de veias de 9,6/cm (7–15, Apêndice A). Apenas dois espécimes apresentaram detalhes epidérmicos preservados, que são descritos a seguir.

4.1 Sistemática paleobotânica

Ordem: Cordaitales *sensu* Taylor *et al*., 2009.
Gênero: *Noeggerathiopsis* (Feistmantel) McLoughlin & Drinnan.
Basiônimo: *Rufloria gondwanensis* (Guerra-Sommer).
Espécie: *Noeggerathiopsis brasiliensis* (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt.
Espécimes analisados: PBU1401B-1 e PBU1401B-2 (Figuras 5 a 7).
Localidade: Afloramento Quitéria, município de Pantano Grande/RS, Brasil.
Estratigrafia: Formação Rio Bonito, Grupo Guatá, Supersequência Gondwana I, Bacia do Paraná.
Idade: 296.97 +0.45/-0.72 Ma (Asseliano, Eopermiano).

4.1.1 Morfologia geral

Dentre os dois espécimes fragmentários observados na amostra PBU1401B, o espécime PBU1401B-1 é o mais íntegro, apresentando formato espatulado e o ápice incompleto, arredondado e parcialmente rasgado longitudinalmente. Os espécimes analisados medem: (1) 9.5 x 5 cm e (2) 5,5 x 5 cm (comprimento x largura). Em nenhum deles a base está presente. As margens são inteiras e as nervuras longitudinais são subparalelas a paralelas, sem anastomoses. Nervura central ausente. Densidade de venação: (1) 12 e (2) 10 veias/cm (Figura 5).

4.1.2 Micromorfologia

As nervuras longitudinais correspondem à alternância entre regiões costais (carenas), que provavelmente recobrem as veias, e regiões intercostais (sulcos estomáticos). Resquícios de tricomas partem perpendicularmente das bordas das carenas e recobrem parcialmente os sulcos estomáticos (Figuras 6 e 7A–C e G–I). Tricomas íntegros medem cerca de 100 µm. Em áreas foliares mais bem preservadas, células-guarda ocorrem no fundo dos sulcos (Figura 6) e bainhas espessadas recobrem as paredes laterais dos sulcos (Figura 7). Prováveis ninhos de inserção de tricomas que protegem os estômatos (Figuras 6 e 7D–F) foram observados nos sulcos.

4.1.3 Observações sobre a preservação

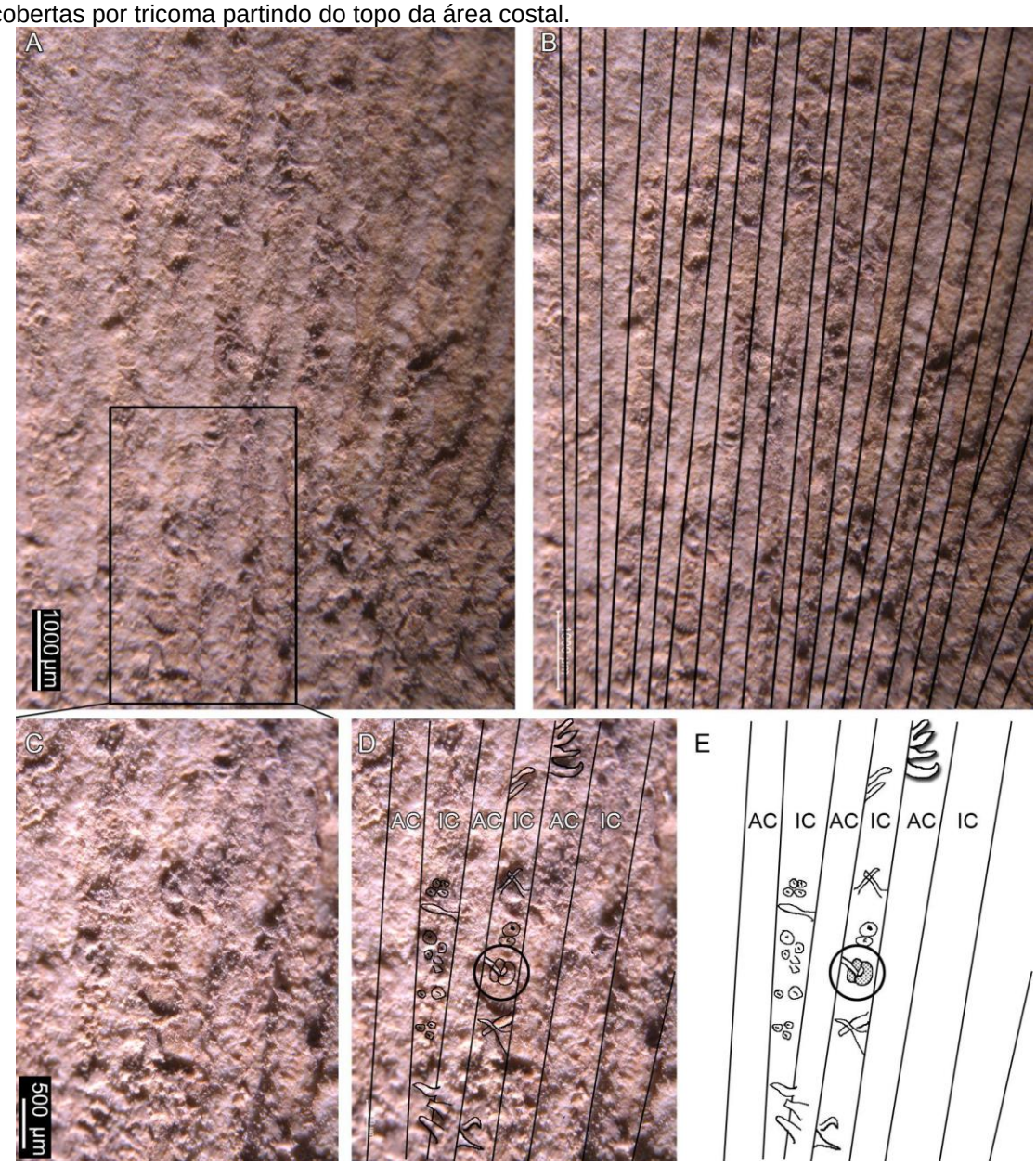
Considerando a tridimensionalidade foliar de forma não espelhada, como seria de se esperar ao analisar impressões, e a tridimensionalidade dos tricomas (Figuras 6 e 7A–C), o tipo de preservação das duas folhas aqui descritas consiste em mineralização autigênica ou cimentação (Iannuzzi; Vieira, 2005; Schopf, 1975), que decorre da inclusão das folhas em sedimento inconsolidado, formando um molde em três dimensões das superfícies foliares. Subsequentemente, ocorre a consolidação do sedimento, precipitação de minerais e degradação do material orgânico, que é substituído pelos minerais precipitados, formando um contramolde das folhas. Todo o processo ocorre antes da diagênese, permitindo, assim, a preservação de estruturas delicadas. A textura e a coloração do fóssil substituído por minerais são geralmente distintas do sedimento da rocha matriz (Iannuzzi; Vieira, 2005; Schopf, 1975). Folhas da Flora *Glossopteris* preservadas por cimentação também foram reportadas para o afloramento Morro do Papaléo nas proximidades de Quitéria (Iannuzzi *et al*., 2009).

4.1.4 Comparações

A presença de bases de tricomas e células-guarda no fundo das áreas intercostais (Figura 6), bem como de bainhas laterais espessadas com tricomas que recobrem as áreas intercostais (Figuras 6 e 7A–C), conforme descrito por Degani-

Schmidt e Guerra-Sommer (2019; Figura 7D–I), permitiu a identificação dos espécimes aqui analisados como *N. brasiliensis*. A densidade de venação do material procedente da Mina de Faxinal consiste em uma média de 13 veias/cm e, no material de Quitéria aqui descrito, é de 11 veias/cm. A sutil diferença provavelmente decorre dos tipos distintos de preservação, ao baixo número amostral aqui descrito ou à variabilidade natural.

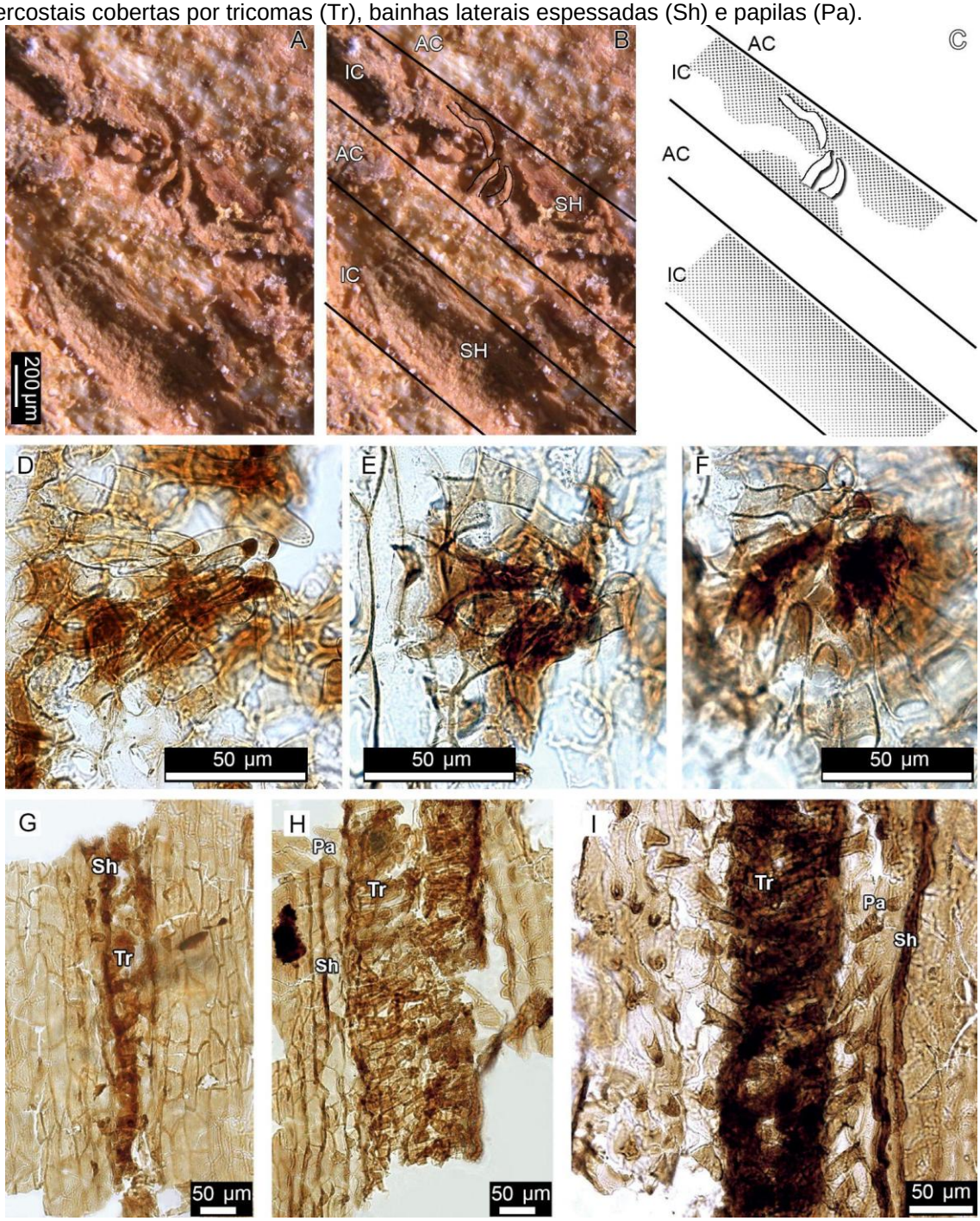
Figura 6 – Espécime PBU1401B-1.
A–B) Padrão de venação subparalelo a paralelo; C–D) detalhe de (A) com tricomas recobrindo as áreas intercostais, ninho de bases de tricomas no fundo das mesmas e estômato composto por duas células-guarda (círculo); E) ilustração esquemática: no topo, grupo de quatro tricomas dobrados para trás; ninhos de bases circulares de tricomas estomáticos; e células-guarda em sombreado parcialmente encobertas por tricoma partindo do topo da área costal.



Fonte: da autora (2025).

Figura 7 – Espécime PBU1401B-2 (A–C) e cutículas da Mina de Faxinal em microscopia de luz transmitida (D–F).

(A–B) Bainha espessada (SH) da parede lateral das áreas intercostais com tricomas partindo do topo da área costal (AC); C) ilustração esquemática com a bainha representada pela área sombreada e tricomas; D–F) tricomas aninhados em torno de estômatos dentro das áreas intercostais; e (G–I) áreas intercostais cobertas por tricomas (Tr), bainhas laterais espessadas (Sh) e papilas (Pa).



Fonte: (A–C) da autora, (2025); (D–I) reproduzido de Degani-Schmidt e Guerra-Sommer (2019).

5 DISCUSSÃO

5.1 Significado paleobotânico e paleoambiental

Como característica diagnóstica do gênero *Noeggerathiopsis*, a epiderme abaxial possui sulcos estomáticos longitudinais conspícuos, fortemente protegidos por tricomas entrelaçados (McLoughlin; Drinnan, 1996). Degani-Schmidt e Guerra-Sommer (2019) também descreveram tricomas densamente arranjados em torno das células-guarda (Figura 7D–F) e bainhas cutinizadas recobrindo as paredes laterais dos sulcos (Figura 7G–I) como característica diagnóstica da espécie *N. brasiliensis* e tricomas de até 100 µm.

O padrão epidérmico abaxial aqui observado é compatível com o descrito por Degani-Schmidt e Guerra-Sommer (2019), apresentando uma alternância de áreas costais (veias ou carenas) e intercostais (sulcos), longitudinais e paralelas a subparalelas. Dentro das áreas intercostais, os estômatos ocorrem em fileiras irregulares, enquanto os tricomas, de tamanho compatível ao aqui registrado, emergem do topo das áreas costais, recobrindo as áreas intercostais. Também foi observada a ocorrência de bases de tricomas estomáticos dentro das áreas intercostais que formam uma segunda barreira de proteção estomática.

Devido à baixa qualidade de preservação associada ao arenito médio da fácies Sm (Figura 3), foram observados apenas resquícios dessas estruturas (Figuras 6 e 7A–C). Porém, sua disposição característica na epiderme abaxial é idêntica à de *N. brasiliensis* e permitiu a identificação segura dos espécimes, mesmo com as limitações de preservação.

Nas cutículas de *N. brasiliensis* e *Glossopteris pubescens* preservadas na Mina de Faxinal, a presença de tricomas e papilas recobrindo os estômatos, tidas como xeromórficas em floras atuais (Mauseth, 1988), foram interpretadas como adaptações para fornecer proteção contra perturbações ambientais. Há evidências para vários tipos de perturbação que teriam afetado os ambientes de turfeiras da Formação Rio Bonito no sul da Bacia do Paraná, tais como ciclicidade sazonal entre condições úmidas e secas, marcada por atividade vulcânica e incêndios florestais frequentes, recorrentes e possivelmente cíclicos, relacionados também à redução do lençol freático durante oscilações climáticas no período pós-glacial do Eopermiano (Degani-

Schmidt; Guerra-Sommer, 2019; Degani-Schmidt *et al*., 2015; Jasper *et al*., 2006). Logo, a presença de tricomas protegeria contra a perda excessiva de água e, também, contra a obstrução por aerossóis (Degani-Schmidt; Guerra-Sommer, 2016).

Portanto, a identificação de caracteres epidérmicos diagnósticos permitiu a correlação com fósseis previamente descritos para outras regiões da Gondwana, evidenciando a necessidade de adaptações a perturbações paleoambientais em *N. brasiliensis*. Esses achados não apenas ampliam a ocorrência da espécie no Eopermiano de Gondwana, como também proporcionam maior compreensão da paleodiversidade vegetal na Bacia do Paraná.

5.2 Considerações sobre a metodologia

Tradicionalmente, a análise de fósseis vegetais envolve métodos invasivos, como o uso de microscopia eletrônica de varredura (MEV) ou preparação química de restos orgânicos (cutículas) para observação em microscopia de luz transmitida, que exigem a remoção de fragmentos das amostras, comprometendo sua integridade. Contudo, avanços tecnológicos têm permitido a adoção de métodos não destrutivos, garantindo a preservação dos fósseis e mantendo a qualidade das observações científicas.

Para as análises do presente estudo, buscou-se uma metodologia não invasiva a partir da oportunidade de utilização do estereomicroscópio Zeiss Axio Zoom.V16, equipamento de alta precisão que integra o Laboratório de Imageamento Digital, vinculado ao Laboratório de Paleobotânica da Univates.

Apesar das inúmeras vantagens, o uso desse equipamento apresenta algumas limitações. Primeiramente, trata-se de um equipamento de alto custo, o que restringe seu acesso a um número limitado de pesquisadores e instituições. No estado do Rio Grande do Sul, por exemplo, esse é o único equipamento disponível para tais análises. Outra limitação está relacionada à preservação dos fósseis. Análises bem-sucedidas dependem de uma preservação de alta qualidade em sedimentos finos. A preservação das folhas aqui analisadas ficou restrita a apenas dois espécimes devido à granulometria média do arenito em que foram preservadas, além de outras condições tafonômicas e de coleta que erodiram as superfícies foliares.

Portanto, a restrição de acesso ao equipamento, a necessidade de fósseis bem preservados e as dificuldades na análise de impressões e cimentações fósseis são desafios que devem ser considerados na aplicação desse método. Apesar dessas limitações, a adoção de técnicas estereomicroscópicas não invasivas para observação de detalhes micromorfológicos representa uma alternativa em estudos paleobotânicos.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

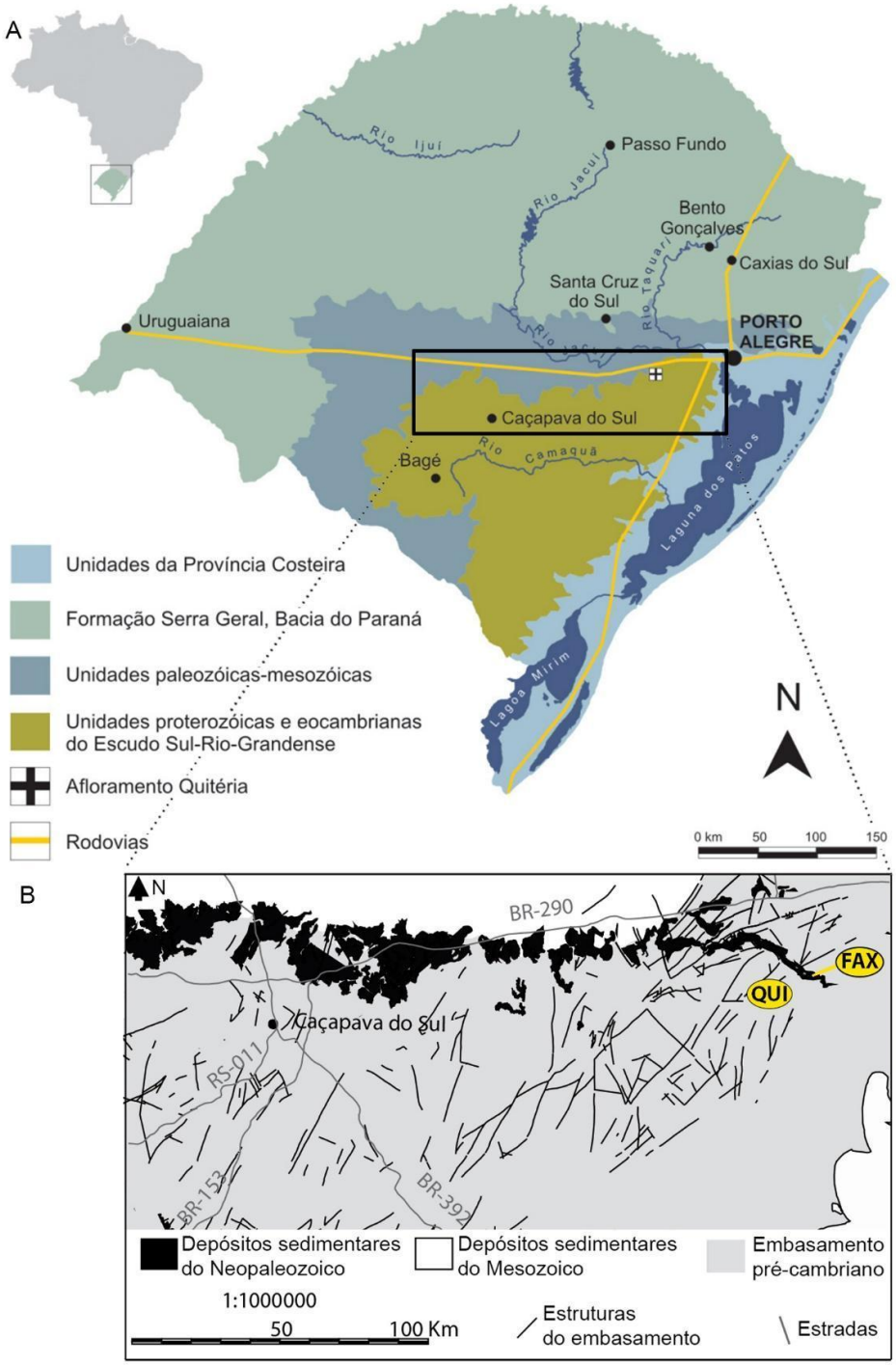
6.1 Síntese dos resultados

A probabilidade de boa preservação de fósseis foliares em nível de arenito médio é muito baixa, sendo ainda mais reduzida a viabilidade de detalhes micromorfológicos. No entanto, a análise cuidadosa das amostras permitiu a identificação da espécie cordaitaleana *Noeggerathiopsis brasiliensis* para o afloramento Quitéria com base em caracteres epidérmicos diagnósticos descritos em análise cuticular por Degani-Schmidt e Guerra-Sommer (2019). Os caracteres identificados foram: (1) a presença de tricomas partindo das bordas das carenas e recobrindo os sulcos; (2) o espessamento da bainha lateral dos sulcos; (3) células-guarda e (4) bases de tricomas estomáticos no fundo dos sulcos. Esse achado representa uma ampliação da distribuição geográfica (Figura 8) e temporal da espécie na Bacia do Paraná, abrangendo diferentes idades de deposição (Quitéria: 296,97 +0,45/-0,72 Ma, Asseliano; Mina de Faxinal: 285,42 +1,2/-2,1 Ma, Sakmariano).

Além disso, foi possível determinar que a preservação das folhas viáveis é do tipo mineralização autigênica (cimentação), com base na preservação tridimensional de caracteres eminentemente cuticulares como tricomas, espessamento da bainha lateral dos sulcos e contornos estomáticos. Isso indica que a própria cutícula foi substituída por mineralização em fragmentos irregulares e esparsos nas superfícies foliares.

Figura 8 – Mapa do Rio Grande do Sul

A) Unidades estratigráficas do RS e localização do afloramento Quitéria. B) Detalhe da localização do afloramento Quitéria (QUI) e Mina de Faxinal (FAX).



Fonte: reproduzido de A) Jasper *et al*. (2009); B) Griffis *et al*. (2018).

6.2 Contribuições para o conhecimento científico

A partir das análises realizadas, pela primeira vez foi possível chegar a uma identificação de espécie em folhas fósseis da Bacia do Paraná com a observação de caracteres micromorfológicos sem cutículas preservadas, o que representa um avanço significativo para o conhecimento da composição paleobotânica permiana da bacia. Observou-se que espécimes com venação paralela, frequentemente classificados como *Cordaites* com base apenas em características macroscópicas, agora podem ser mais precisamente identificados com o uso da técnica aqui descrita. Um artigo foi elaborado e submetido a periódico indexado (Apêndice E).

A identificação de estruturas epidérmicas e cuticulares mineralizadas na ausência de cutículas preservadas em folhas fósseis com técnicas não invasivas oferece um caminho promissor para a reavaliação de coleções fósseis, especificamente no estudo de floras permianas de pobre preservação. Esses resultados não só validam a eficácia da abordagem metodológica, como também abrem novas perspectivas para investigações sobre a diversidade e a paleoecologia das plantas fósseis. Essa abordagem permite a análise de características epidérmicas preservando a integridade das amostras e ampliando o potencial de estudo em material depositado em coleções. Dessa forma, as amostras de impressões ou cimentações podem ser reanalisadas com a possibilidade de revelar novas informações sobre a diversidade e evolução das plantas fósseis.

Além disso, a aplicação dessa técnica em materiais de outros afloramentos tem o potencial de revelar novas ocorrências, ampliar o conhecimento sobre as adaptações vegetais a variações paleoambientais e refinar a correlação estratigráfica dentro da bacia. Portanto, o estudo contribui de maneira significativa para a compreensão das dinâmicas evolutivas e paleoclimáticas do Permiano, incentivando a continuidade das pesquisas e a busca por novas descobertas paleobotânicas.

6.3 Aplicações práticas e potenciais para pesquisas futuras

Perspectivas futuras incluem a reavaliação das folhas fósseis provenientes da fácies Sm da sucessão de fácies VI do afloramento Quitéria, utilizando a metodologia aqui descrita e a criação de um banco de dados digital de padrões epidérmicos. Isso

facilitará a comparação entre espécimes, promovendo uma padronização na identificação taxonômica, complementando as análises e oferecendo novas possibilidades de reconstrução paleoambiental.

O uso contínuo e aprimorado desse método poderá não apenas refinar a classificação de fósseis já conhecidos, mas também auxiliar na descrição de novas espécies, contribuindo significativamente para o entendimento das paleofloras e suas dinâmicas ecológicas ao longo do tempo.

6.4 Implicações para as Ciências Ambientais

Para compreender as variações ambientais contemporâneas, é essencial investigar os processos que ocorreram nos ambientes pretéritos. Conforme Gastaldo *et al*. (1996), essa busca permite interpretar melhor as mudanças ambientais atuais. Nesse contexto, os estudos paleobotânicos desempenham um papel fundamental, pois possibilitam a reconstrução dos ecossistemas e das interações ambientais ao longo do tempo geológico.

Os vegetais são excelentes indicadores das condições climáticas às quais foram submetidos durante seu período de vida (Arnold, 1947). Segundo Taylor, Taylor e Krings (2009), além de serem sensíveis às modificações climáticas, algumas estruturas morfológicas e anatômicas das plantas evidenciam mecanismos de sobrevivência em diferentes condições ambientais. Bewley (1997) descreve que, ao longo da evolução, as plantas desenvolveram adaptações morfoanatômicas, especialmente nas folhas, que desempenham papel crucial nos processos de fotossíntese e transpiração. No contexto das mudanças climáticas e das variações nos níveis de CO_2 atmosférico, adaptações na anatomia foliar, principalmente na epiderme, são essenciais para a resposta das plantas a essas transformações ambientais.

A ampliação das metodologias empregadas na recuperação de informações estomáticas representa um avanço significativo para os estudos paleoambientais. Essa abordagem possibilita a coleta de um maior volume de dados e a reavaliação de espécimes previamente analisados sob outras perspectivas. Conforme Barclay *et al*. (2007), os dados estomáticos são particularmente relevantes para inferências paleoclimáticas, pois a densidade e a morfologia dos estômatos em folhas fósseis

estão diretamente relacionadas a condições atmosféricas, como a concentração de CO_2 e padrões de umidade e sazonalidade. Dessa forma, a inclusão de novos materiais e métodos permite um refinamento das curvas paleoclimáticas globais, proporcionando uma visão mais detalhada das oscilações ambientais ao longo do tempo geológico.

Os resultados obtidos até o momento demonstram o potencial dessa abordagem para os estudos paleoambientais. A reanálise de materiais pode contribuir significativamente para a reconstrução de cenários climáticos pretéritos, fornecendo uma base mais sólida para a compreensão das mudanças ambientais em curso. Assim, a constante revisão e aprimoramento das metodologias empregadas na Paleobotânica são essenciais para o avanço desse campo de pesquisa, permitindo inferências mais precisas sobre as condições ambientais do passado e suas implicações para o presente e o futuro.

Além disso, os resultados deste trabalho reforçam a importância dessa nova abordagem para os estudos paleoambientais. A possibilidade de coletar dados em materiais originalmente não descritos como possuidores de cutículas indica a necessidade de revisitar essas amostras. Considerando que os dados morfológicos desempenham um papel crucial nas inferências paleoclimáticas, esse refinamento contribui para a construção de curvas paleoclimáticas globais mais detalhadas, ampliando nossa compreensão das variações ambientais ao longo do tempo geológico.

REFERÊNCIAS

ARCHANGELSKY, S.; AZCUY, C. L. Carboniferous paleobotany and palynology in Argentina. In: CONGRESO INTERNACIONAL DE ESTRATIGRAFÍA Y GEOLOGÍA DEL CARBONÍFERO, 10., 1983, Madrid. **Actas** [...]. 1983. v. 4. p. 267-280.

ARCHANGELSKY, S.; CÚNEO, N. R. Zonación del Pérmico continental de Argentina sobre la base de sus plantas fósiles. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 3., 1984, Oaxtepec, Mexico. **Actas** [...]. 1984. p. 143-153.

ARCHANGELSKY, S. *et al*. The Carboniferous and Early Permian of the South American Gondwana area: a summary of biostratigraphic information. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2., 1978, Buenos Aires. **Actas** [...]. 1980. p. 257-269.

ARNOLD, Chester Arthur. **Introduction to Paleobotany**. New York: McGraw-Hill, 1947.

BARCLAY, Richard *et al*. The cuticle database: developing an interactive tool for taxonomic and paleoenvironmental study of the fossil cuticle record. **Courier-Forschungsinstitut Senckenberg**, v. 258, p. 39, 2007.

BEWLEY, J. Derek. Seed germination and dormancy. **The Plant Cell**, v. 9, n. 7, p. 1055, 1997.

BOARDMAN, Daiana R. *et al*. Paleobotany and palynology of the Rio Bonito Formation (lower Permian, Paraná Basin, Brazil) at the Quitéria outcrop. **Ameghiniana**, v. 49, n. 4, p. 451-472, 2012.

CÉSARI, Silvia N.; HÜNICKEN, Mario. Heterophylly in *Cordaites*-like foliage from western Gondwana. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 196, p. 9-18, 2013.

CHALONER, W. G.; CREBER, G. T. Do fossil plants give a climatic signal? **Journal of the Geological Society**, v. 147, n. 2, p. 343–350, 1990.

CHANDRA, Sushil; SURANGE, Kishore Raghunath. **Revision of the Indian species of *Glossopteris***. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow, Índia, 1979.

CHU, Jiabao; MISHRA, Vivek; LI, Yanheng. Occurrence of wildfire in peat/coal forming periods and its influence on paleoclimate in the Permo-Carboniferous. **Energy Exploration & Exploitation**, p. 01445987251314242, 2025.

DA COSTA, Odimar Lorini *et al*. Identificação de carvão vegetal macroscópico no nível de roof-shale do Afloramento Quitéria, Formação Rio Bonito, Permiano inferior da Bacia do Paraná. **Geosul**, v. 31, n. 61, p. 133-155, 2016.

DEGANI-SCHMIDT, Isabela; GUERRA-SOMMER, Margot. Epidermal morphology and ecological significance of *Glossopteris pubescens* nom. nov. from the Brazilian

Permian (Sakmarian). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 232, p. 119-139, 2016.

DEGANI-SCHMIDT, Isabela; GUERRA-SOMMER, Margot. Epidermal morphology of the cordaitalean leaf *Noeggerathiopsis brasiliensis* nom. nov. from the southern Paraná Basin (Lower Permian, Rio Bonito Formation) and paleoenvironmental considerations. **Brazilian Journal of Geology**, v. 49, n. 2, p. e20190020, 2019.

DEGANI-SCHMIDT, Isabela *et al*. Charcoalified logs as evidence of hypautochthonous/autochthonous wildfire events in a peat-forming environment from the Permian of southern Paraná Basin (Brazil). **International Journal of Coal Geology**, v. 146, p. 55-67, 2015.

DIMICHELE, William A. *et al*. Climate and vegetational regime shifts in the late Paleozoic ice age earth. **Geobiology**, v. 7, n. 2, p. 200-226, 2009.

GASTALDO, R. A.; DIMICHELE, W. A.; PFEFFERKORN, H. W. Out of the icehouse into the greenhouse: a Late Paleozoic analogue for modern global vegetational change. **GSA Today**, 10, 1–7, 1996.

GRIFFIS, Neil Patrick *et al*. A new stratigraphic framework built on U-Pb single-zircon TIMS ages and implications for the timing of the penultimate icehouse (Paraná Basin, Brazil). **GSA Bulletin**, v. 130, n. 5-6, p. 848-858, 2018.

GUERRA-SOMMER, Margot. *Rufloria* Meyen em sedimentos gondwânicos sulriograndenses (Formação Rio Bonito, Super Grupo Tubarão). **Pesquisas em Geociências**, v. 22, n. 22, p. 129-184, 1989.

GUERRA-SOMMER, Margot *et al*. Paleoecological patterns at the coal-roof shale transition in an outcrop of the Permian Brazilian Gondwana. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 11, n. 1, p. 11-26, 2008.

IANNUZZI, Roberto; VIEIRA, Carlos Eduardo Lucas. **Paleobotânica**. Porto Alegre: Editora da UFRGS, 2005.

IANNUZZI, Roberto *et al*. Afloramento Morro do Papaléo, Mariana Pimentel, RS: Registro ímpar da sucessão pós-glacial do Paleozóico da Bacia do Paraná. In: Winge, Manfredo *et al*. (Org.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1. ed. Brasília: Serviço Geológico do Brasil - CPRM, 2009, v. 2, p. 321-336.

JASPER, André; GUERRA-SOMMER, Margot. Licófitas cormofíticas arborescentes do afloramento Quitéria, Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná), RS. **Pesquisas em Geociências**, v. 25, n.1, p. 43-60, 1998.

JASPER, André; GUERRA-SOMMER, Margot. Licófitas arborescentes in situ como elementos importantes na definição de modelos deposicionais (Formação Rio Bonito - Bacia do Paraná - Brasil). **Pesquisas em Geociências**, v. 26, n.1, p. 49-58, 1999.

JASPER, André; RICARDI-BRANCO, Fresia; GUERRA-SOMMER, Margot. *Coricladus quiteriensis* gen. et sp. nov., a new conifer in Southern-Brazil Gondwana

(Lower Permian, Paraná Basin). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 77, n.1, p. 157-168, 2005.

JASPER, André *et al*. Depositional cyclicity and paleoecological variability in an outcrop of Rio Bonito formation, Early Permian, Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 21, n. 3, p. 276-293, 2006.

JASPER, André *et al*. Palaeobotanical evidence of wildfires in the late palaeozoic of South America–early permian, rio bonito formation, Paraná basin, Rio Grande do Sul, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 26, n. 4, p. 435-444, 2008.

JASPER, André *et al*. Afloramento Quitéria, Encruzilhada do Sul, RS: sedimentos lagunares com singular associação fitofossilífera da Formação Rio Bonito (Sítio 008). In: WINGE, Manfredo *et al*. (Org.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. 1. ed. Brasília: Serviço Geológico do Brasil - CPRM, 2009, v. 2, p. 451-464.

MAUSETH, J.D. **Plant Anatomy**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publ. Co., 1988.

MCELWAIN, Jennifer C. Paleobotany and global change: Important lessons for species to biomes from vegetation responses to past global change. **Annual Review of Plant Biology**, v. 69, n. 1, p. 761-787, 2018.

MCLOUGHLIN, Stephen; DRINNAN, Andrew N. Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from east Antarctica. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 92, n. 3-4, p. 207-227, 1996.

ODUM, E. P.; BARRET, G. W. **Fundamentos de Ecologia**. Tradução da 5. ed. americana. São Paulo, São Paulo: Thompson, 2007.

PORTER, Amanda S. *et al*. Testing the accuracy of new paleoatmospheric CO_2 proxies based on plant stable carbon isotopic composition and stomatal traits in a range of simulated paleoatmospheric O_2:CO_2 ratios. **Geochimica et Cosmochimica Acta**, v. 259, p. 69-90, 2019.

RAVEN, P. H. **Biologia vegetal**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2011.

ROHN, Rosemarie; OLIVEIRA-BABINSKI, Mary Elizabeth C. B.; RÖSLER, Oscar. *Glossopteris* da Formação Rio do Rasto no sul do Estado do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33., 1984, Rio de Janeiro. **Anais** [...]. Rio de Janeiro, 1984. v. 2. p. 1047-1061. Disponível em: https://repositorio.usp.br/directbitstream/a33023d5-b969-46b3-af91-81100aaec897/1834755.pdf. Acesso em: 26 fev. 2025.

RÖSLER, Oscar. The Brazilian eogondwanic floral succession. **Boletim IG USP**, v. 9, p. 85-91, 1978.

SALVI, Juliana *et al*. Record of the genus *Lycopodites* in the Lower Permian of Paraná Basin, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 80, p. 553-563, 2008.

SCHOPF, James M. Modes of fossil preservation. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 20, n. 1-2, p. 27-53, 1975.

SUMMERHAYES, Colin P. **Palaeoclimatology: From Snowball Earth to the Anthropocene**. John Wiley & Sons, 2020

SUN, Yadong *et al*. Lethally hot temperatures during the Early Triassic greenhouse. **Science**, v. 338, n. 6105, p. 366-370, 2012.

TAYLOR, Edith L.; TAYLOR, Thomas N.; KRINGS, Michael. **Paleobotany**: the biology and evolution of fossil plants. 2. ed. Burlington: Academic Press, 2009.

TYBUSCH, Graciela Pereira; IANNUZZI, Roberto. Reavaliação taxonômica dos gêneros Gangamopteris e Rubidgea, Permiano Inferior da bacia do Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. Vol. 11, n. 2 (maio/ago. 2008), p. 73-86, 2008.

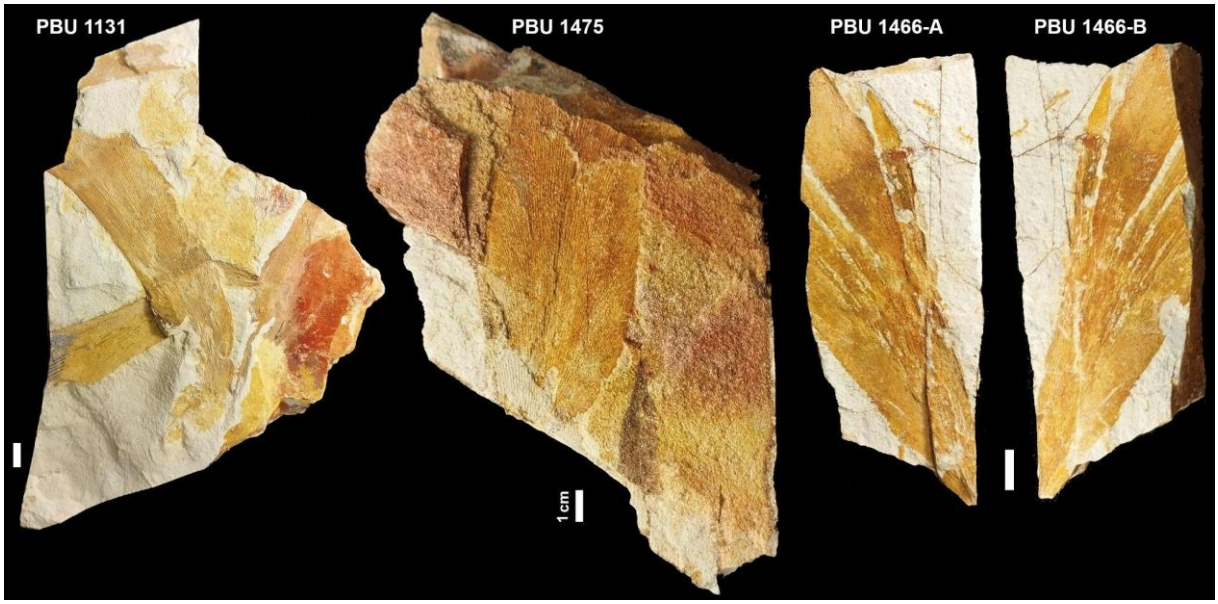
VEEVERS, J. J. Updated Gondwana (Permian–Cretaceous) earth history of Australia. **Gondwana Research**, v. 9, n. 3, p. 231-260, 2006.

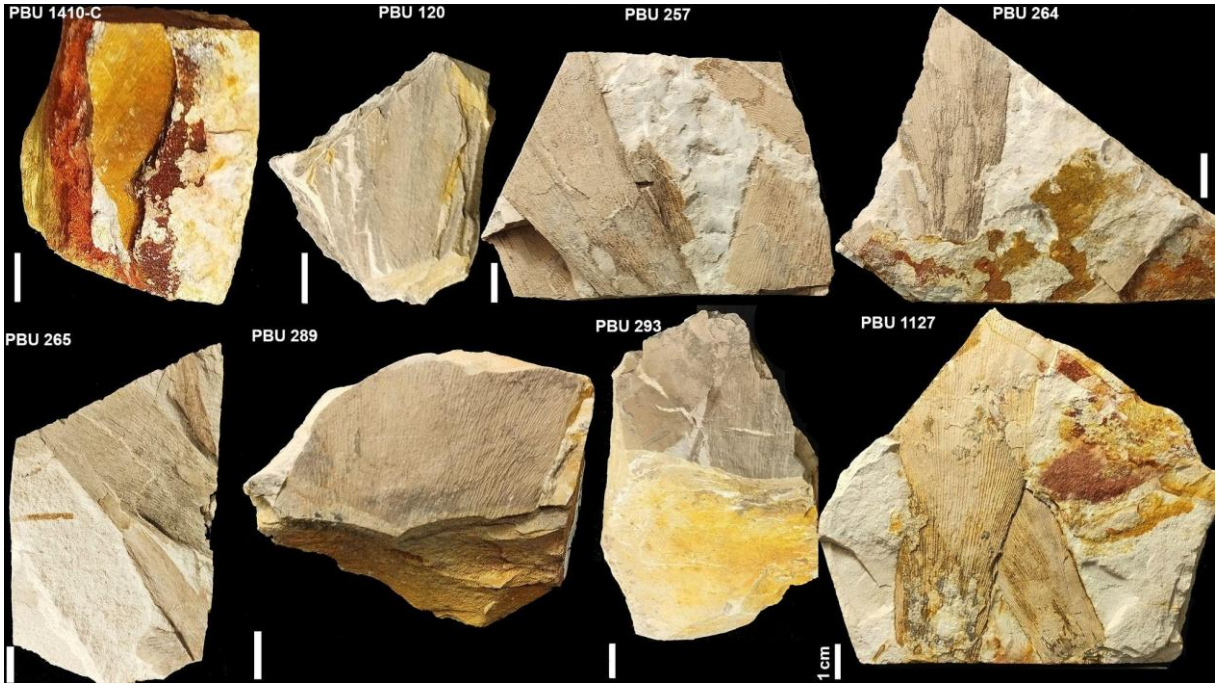
WILLIS, K. J.; McELWAIN, J. C. **The Evolution of Plants**. 2. ed. Oxford: University Press, 2014.

APÊNDICE A – Dados morfométricos dos espécimes analisados

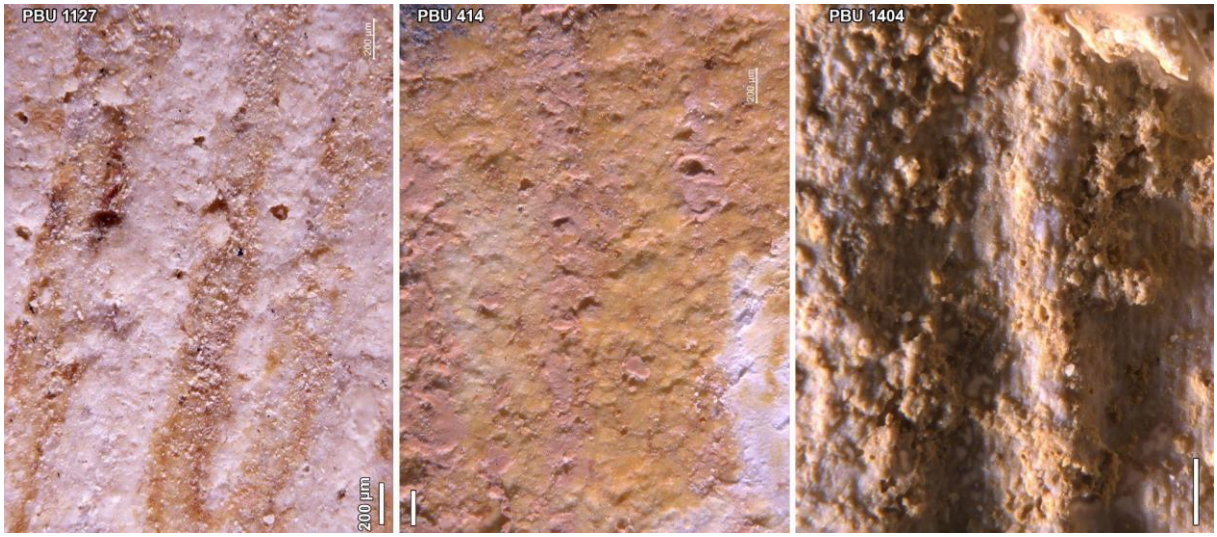
Amostra	Comprimento (cm)	Largura (cm)	Veias/cm
PBU002	9,0	3,0	7,0
PBU410	3,0	2,5	11,0
PBU414	6,5	4,0	10,0
PBU 120	3,5	2,0	7,0
PBU257	6,0	2,5	10,0
PBU264	5,0	2,5	7,0
PBU265	5,0	3,0	7,0
PBU284	4,0	3,0	7,0
PBU293	4,5	4,0	7,0
PBU 289	4,5	6,0	10,0
PBU1127A	9,5	3,5	11,0
PBU1127B	4,0	2,0	11,0
PBU1128A	6,5	1,5	10,0
PBU1128B	7,5	3,5	10,0
PBU1131A	11,5	2,5	7,0
PBU1131B	4,5	2,0	7,0
PBU1131C	3,5	1,2	7,0
PBU1146	9,0	2,0	10,0
PBU1149	8,0	2,5	11,0
PBU1388A	3,5	5,0	11,0
PBU1151	9,5	2,5	12,0
PBU1390A	5,0	3,0	11,0
PBU1390B	3,5	1,5	11,0
PBU1390C	3,5	2,0	11,0
PBU1393A	6,0	3,0	10,0
PBU1393B	9,0	2,3	10,0
PBU1393 C	2,0	2,0	10,0
PBU1394	7,5	1,5	10,0
PBU1397	8,0	2,5	12,0
PBU1401A	5,0	5,5	12,0
PBU1401B(1)	9,5	2,0	11,0
PBU 1401B(2)	10,5	3,5	12,0
PBU1401C	2,5	1,5	11,0
PBU1454A	3,0	2,0	8,0
PBU1454B	4,0	2,0	8,0
MIN	2,0	1,2	7,0
MAX	11,5	6,0	12,0
MÉDIA	5,9	2,7	9,6

APÊNDICE B – Conjunto de amostras analisadas que apresentaram melhores preservações



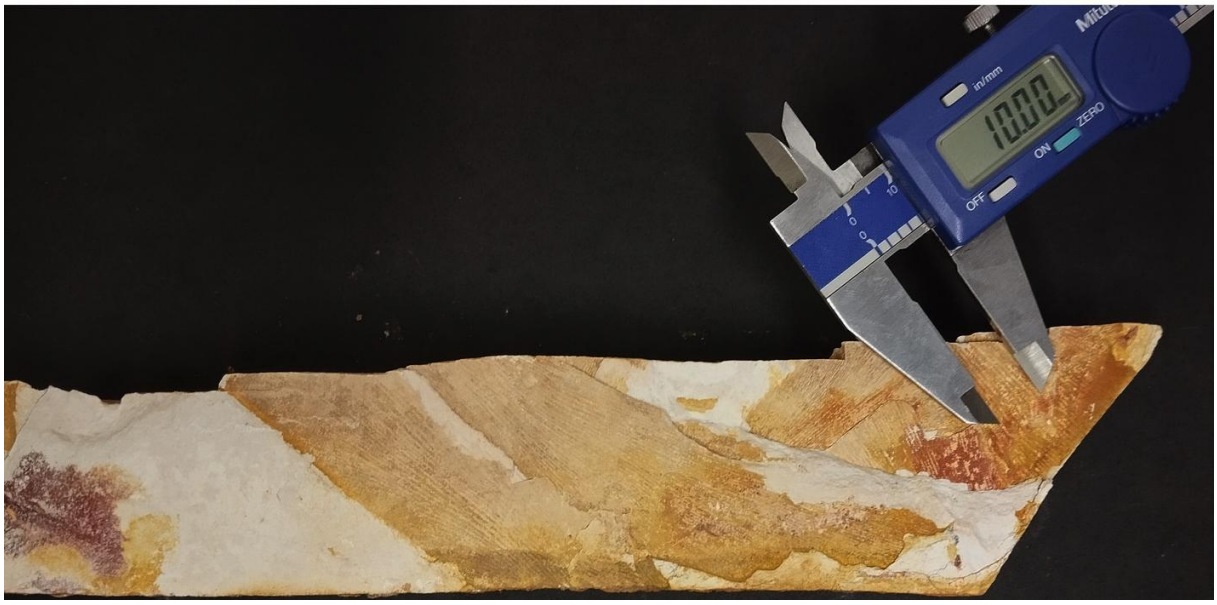


APÊNDICE C – Amostras com aspecto “lixado” sob o estereomicroscópio onde os caracteres micromorfológicos encontram-se erodidos



APÊNDICE D – Medidas da densidade de venação na região mediana das nervuras





APÊNDICE E – Artigo submetido

Gmail — Isabela Degani-Schmidt <degani.schmidt@gmail.com>

Fwd: [RBP] Submission Acknowledgement

1 mensagem

ANDRE JASPER <ajasper@univates.br> 5 de março de 2025 às 23:53
Para: Isabela Degani-Schmidt <degani.schmidt@gmail.com>, KELLY AREND <kelly.arend1@universo.univates.br>

---------- Forwarded message ---------
De: **Dr. Matias do Nascimento Ritter via Publicações da Sociedade Brasileira de Paleontologia** <naoresponda@sbpbrasil.org>
Date: qua., 5 de mar. de 2025 às 23:52
Subject: [RBP] Submission Acknowledgement
To: Dr. André Jasper <ajasper@univates.br>

Dr. André Jasper:

Thank you for submitting the manuscript, "RECORD OF NOEGGERATHIOPSIS LEAVES (CORDAITALES) FROM THE QUITÉRIA OUTCROP, RIO BONITO FORMATION, EARLY PERMIAN OF THE SOUTHERN PARANÁ BASIN, BRAZIL" to Revista Brasileira de Paleontologia. With the online journal management system that we are using, you will be able to track its progress through the editorial process by logging in to the journal web site:

Submission URL: https://sbpbrasil.org/publications/index.php/rbp/authorDashboard/submission/544
Username: ajasper

If you have any questions, please contact me. Thank you for considering this journal as a venue for your work.

Dr. Matias do Nascimento Ritter

Revista Brasileira de Paleontologia

http://www.sbpbrasil.org/rbp/index.php/rbp

RECORD OF *NOEGGERATHIOPSIS* LEAVES (CORDAITALES) FROM THE QUITÉRIA OUTCROP, RIO BONITO FORMATION, EARLY PERMIAN OF THE SOUTHERN PARANÁ BASIN, BRAZIL

Kelly De David Rodrigues Arend[2], Isabela Degani-Schmidt[3], André Jasper[4]

Abstract: Epidermal analysis was conducted on 36 cordaitalean leaf casts and impressions from the Quitéria outcrop aiming to establish their generic and specific affinity using a high-resolution stereomicroscope that allows magnifications of up to 412x. The Quitéria outcrop is located in the municipality of Pantano Grande, RS, within the Rio Bonito Formation, southern Paraná Basin, and, according to radiometric dating, is of early Permian age (Asselian, 296.97 +0.45/-0.72 Ma). The analyzed specimens come from a medium sandstone horizon with planar bedding mainly containing cordaitalean leaf casts and impressions in the top section of a roof-shale level. The macroscopic characters consist of spatulate leaf shape with entire margins and subparallel to parallel longitudinal veins, with no anastomoses or midvein. Diagnostic microstructures such as trichomes and stomata present in two leaf casts allowed for the identification of the species *Noeggerathiopsis brasiliensis* (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt, previously described for the Faxinal Mine (Sakmarian, 285.42 +1.2/-2.1 Ma), approximately 60 km far from Quitéria. The identified material thus represents an expansion of the species record in the Paraná Basin and Gondwana both in space and time.

Keywords: paleobotany, epidermal analysis, leaf micromorphology, Permian paleofloras, Western Gondwana.

Abbreviated title: *Noeggerathiopsis* leaves (Cordaitales) in the Quitéria outcrop
**Correspondence author*

[2] https://Orcid.Org/0009-0009-4810-5913 – kelly.arend1@universo.univates.br
[3] https://Orcid.Org/0000-0001-9415-6230 – degani.schmidt@gmail.com
[4] https://Orcid.Org/0000-0001-8143-9733 – ajasper@univates.br (corresponding author)

Universidade do Vale do Taquari – UNIVATES
Programa de Pós-Graduação Ambiente e Desenvolvimento
Av. Avelino Talini 171 Prédio 8 Sala 112, 95914-014, Lajeado, RS, Brazil

INTRODUCTION

In the Paraná Basin, cordaitalean fossil leaves occur between the late Carboniferous and the early Permian in interglacial, periglacial and postglacial environments, mostly in the form of impressions. In the southern part of the basin, Guerra-Sommer (1989) identified *Rufloria gondwanensis* Guerra-Sommer from leaf cuticles present in carbonified compressions preserved in an ash-fall bed (tonstein) intercalated in a coal seam in the Faxinal Mine (Rio Bonito Formation, RS).

The genus *Rufloria* Meyen is typical of the Permian of Angara (Russia), and the migration of plant genera and species between the Northern and Southern Hemispheres has always been questioned due to the absence of organic connections between leaves, stems and reproductive structures. However, Césari & Hünicken (2013) described the early Permian species *Cordaites bifolius* Césari & Hünicken, a leafy branch presenting heterophylly (needles and spatulate leaves) in organic connection with a reproductive structure containing seeds for the Bajo de Véliz locality (Paganzo Basin, NW Argentina), thus definitively confirming the presence of the same genera in the Northern Hemisphere and in the western Gondwana.

However, in the publication of the emended diagnosis of the genus *Noeggerathiopsis* (Feistmantel) McLoughlin & Drinnan for the Permian of Antarctica, eastern Gondwana (McLoughlin & Drinnan, 1996), the authors expressed the need to consider the criterion of paleogeographic provincialism. Thus, the western Gondwana species from the Faxinal Mine was renamed by Degani-Schmidt & Guerra-Sommer (2019) as *Noeggerathiopsis brasiliensis* (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt. However, its affinity with the cordaitaleans is assumed only based on leaf characters, since there is no record of connection between the leaves with reproductive organs (McLoughlin & Drinnan, 1996).

In the absence of cuticles, fossil leaves are identified exclusively on the basis of macromorphological characters, such as venation pattern, blade shape and margin. However, such characters are not always sufficient to resolve issues in determining genus and species. A typical example is the oftenproblematic identification of cordaitalean leaves in the Paraná Basin, informally often arbitrarily referred to as *Cordaites* Unger, *Rufloria* or *Noeggerathiopsis* (Degani-Schmidt & Guerra-Sommer, 2019).

The present study aims to refine the generic and specific taxonomic identification of cordaitalean leaves from the Quitéria outcrop, RS, Rio Bonito Formation, Asselian of the southern Paraná Basin, further improving the record of paleofloristic diversity in the early Permian of the basin as well as in Gondwana.

GEOLOGICAL AND PALEOBOTANICAL SETTING

The study area comprises the Quitéria outcrop, in the municipality of Pantano Grande, RS and stratigraphically located at the southeastern border of the Rio Bonito Formation in the Paraná Basin, southern Brazil (Figure 1). In the facies succession VI (Figure 2), four distinct paleofloristic beds occur successively in clastic sediments with plant fossils preserved as casts and impressions. From the base to the top, they are (1) a paleosoil bed with lycopsid roots, (2) a bed with lycopsid stumps, (3) a bed with a mixed association of leaves, fronds, branches and stems related to the *Glossopteris* Flora, and (4) a bed including cordaitalean leaves (megaflora d, Figure 2) in medium sandstone with planar bedding (Jasper *et al*., 2006), the object of the present study.

Absolute ages were obtained by Griffis *et al*. (2018) using the U-Pb CA-TIMS method from zircons of volcanic ash layers interbedded in different coal deposits of the Rio Bonito Formation (Griffis *et al*., 2018). The average age of the youngest zircon crystals yielded 296.97 +0.45/-0.72 Ma (Asselian) for the Quitéria outcrop. This age was considered coeval with that obtained for the Candiota Coalfield (297.58 +0.68/-1.4 Ma), the largest coal deposit in Brazil, both being older than the age of 285,42 +1,2/-2,1 Ma obtained for the tonstein from the Faxinal Mine ca. 60 km away from the Quitéria outcrop (Griffis *et al*., 2018).

Among the various taxa reported and described for the Quitéria outcrop there are stems of arborescent lycopsids with probable affinity to *Brasilodendron pedroanum* Chaloner, Leistikow & Hill (Jasper & Guerra-Sommer, 1998, 1999; Guerra-Sommer *et al*., 2008), the herbaceous lycopsid *Lycopodites riograndensis* Salvi, Jasper, Ricardi-Branco, Bernardes-de-Oliveira, & Guerra-Sommer (Salvi *et al*., 2008), the conifer *Coricladus quiteriensis* Jasper, Ricardi-Branco & Guerra-Sommer (Jasper *et al*., 2005), in addition to other elements related to the *Glossopteris* Flora such as fertile and vegetative organs of glossopterid pteridosperms, sphenopsids, filicopsid fronds (Tybusch & Iannuzzi, 2008; Boardman *et al*., 2012), and charcoal (Jasper *et al*., 2008).

Figure 1

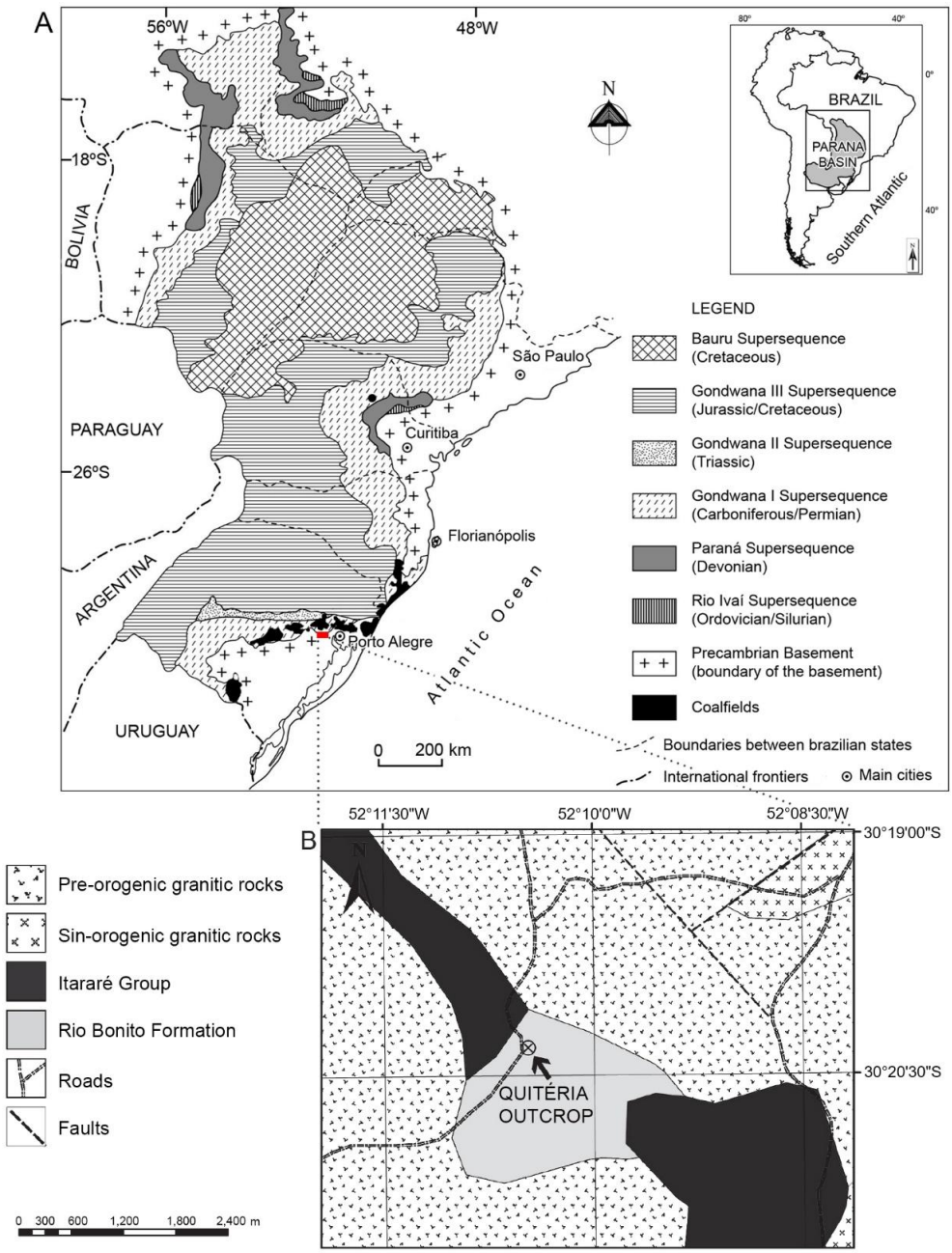
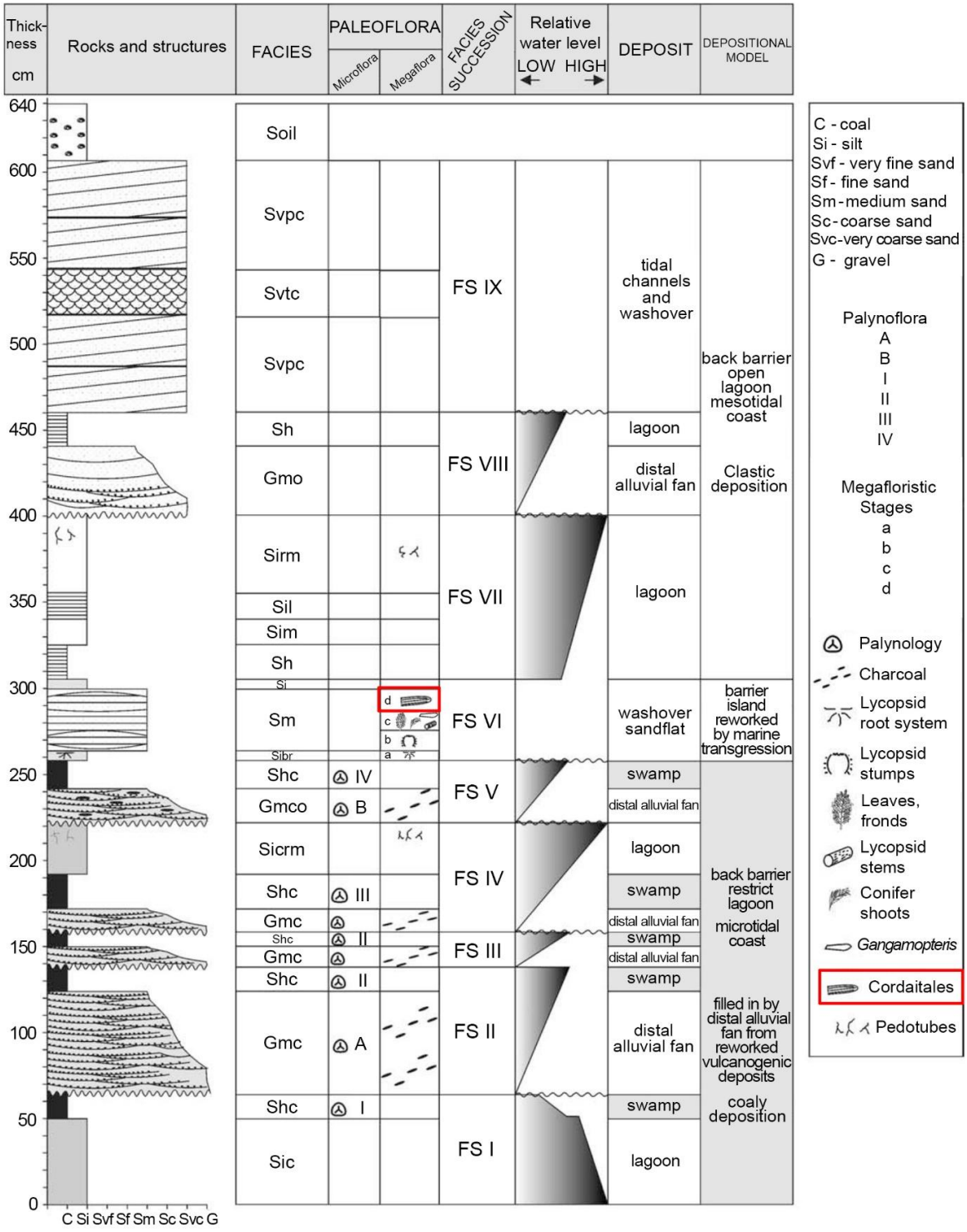

A
56°W
48°W
18°S
26°S
BOLIVIA
PARAGUAY
ARGENTINA
URUGUAY
São Paulo
Curitiba
Florianópolis
Porto Alegre
Atlantic Ocean
0 200 km
N
BRAZIL
PARANA BASIN
Southern Atlantic
LEGEND
Bauru Supersequence (Cretaceous)
Gondwana III Supersequence (Jurassic/Cretaceous)
Gondwana II Supersequence (Triassic)
Gondwana I Supersequence (Carboniferous/Permian)
Paraná Supersequence (Devonian)
Rio Ivaí Supersequence (Ordovician/Silurian)
Precambrian Basement (boundary of the basement)
Coalfields
Boundaries between brazilian states
International frontiers
Main cities
B
52°11'30"W
52°10'0"W
52°08'30"W
30°19'00"S
30°20'30"S
QUITÉRIA OUTCROP
Pre-orogenic granitic rocks
Sin-orogenic granitic rocks
Itararé Group
Rio Bonito Formation
Roads
Faults
0 300 600 1,200 1,800 2,400 m

Figure 2


Thick-ness cm
Rocks and structures
FACIES
PALEOFLORA
Microflora
Megaflora
FACIES SUCCESSION
Relative water level
LOW HIGH
DEPOSIT
DEPOSITIONAL MODEL
640
600
550
500
450
400
350
300
250
200
150
100
50
0
C Si Svf Sf Sm Sc Svc G
Soil
Svpc
Svtc
Svpc
Sh
Gmo
Sirm
Sil
Sim
Sh
Si
Sm
Sibr
Shc
Gmco
Sicrm
Shc
Gmc
Shc
Gmc
Shc
Gmc
Shc
Sic
IV
B
III
II
II
A
I
FS IX
FS VIII
FS VII
FS VI
FS V
FS IV
FS III
FS II
FS I
tidal channels and washover
lagoon
distal alluvial fan
lagoon
washover sandflat
swamp
distal alluvial fan
lagoon
swamp
distal alluvial fan
swamp
distal alluvial fan
swamp
distal alluvial fan
swamp
lagoon
back barrier open lagoon mesotidal coast
Clastic deposition
barrier island reworked by marine transgression
back barrier restrict lagoon microtidal coast
filled in by distal alluvial fan from reworked vulcanogenic deposits
coaly deposition
d
c
b
a
C - coal
Si - silt
Svf - very fine sand
Sf - fine sand
Sm - medium sand
Sc - coarse sand
Svc - very coarse sand
G - gravel
Palynoflora
A
B
I
II
III
IV
Megafloristic Stages
a
b
c
d
Palynology
Charcoal
Lycopsid root system
Lycopsid stumps
Leaves, fronds
Lycopsid stems
Conifer shoots
Gangamopteris
Cordaitales
Pedotubes

MATERIAL AND METHODS

A total of 36 cordaitalean leaf fossils preserved as casts and impressions in medium sandstone slabs were searched for preserved epidermal micromorphology, resulting in only two specimens in a single slab described herein (Figure 3). Most specimens present eroded micromorphological characters. None of the samples contain preserved organic matter by coalified compression.

The leaves occur haphazardly in horizontal disposition, frequently stacked in several planes along the sandstone bed. The fossils are fragments of isolated leaves with rare apices fragmentarily preserved and no bases.

The epidermal analysis was carried out using a Zeiss Axio Zoom.V16 high-resolution stereomicroscope that allows magnifications of up to 412x, with attached camera. The pictures were taken with the help of the Zeiss Zen 3.7 (blue edition) software with a z-stack imaging feature in order to capture the 3D volume of the microstructures. The schematic illustrations were drawn over the pictures with the help of Adobe Photoshop CS6. The descriptive terminology adopted here is that of Degani-Schmidt & Guerra-Sommer (2019).

The sample PBU1401B with the specimens 1 and 2 is housed at the collection of the Laboratório de Paleobotânica e Evolução de Biomas, Museu de Ciências, Univates (Lajeado, RS, Brazil).

Figure 3 (single column)



RESULTS

Systematic paleobotany

Order Cordaitales (sensu Taylor *et al*., 2009)

Genus *Noeggerathiopsis* (Feistmantel) McLoughlin & Drinnan

Basionym *Rufloria gondwanensis* Guerra-Sommer

Noeggerathiopsis brasiliensis (Guerra-Sommer) Guerra-Sommer & Degani-Schmidt

Illustrated specimens. PBU1401B-1 and PBU1401B-2 (Figures 3 and 4).

Locality. Quitéria outcrop, municipality of Pantano Grande, RS, Brazil.

Stratigraphic horizon. Rio Bonito Formation, Guatá Group, Gondwana I Supersequence, Paraná Basin.

Age. 296.97 +0.45/-0.72 Ma (Asselian, early Permian).

General morphology. The specimen PBU1401B-1 is the most complete, with a spatulate shape and an incomplete, rounded and partially longitudinally shredded apex (Figure 3). The specimen PBU1401B-2 is very fragmentary and represents only the middle section of a leaf. They measure (1) 9.5 x 5 cm and (2) 5,5 x 5 cm (length x width). Leaf bases absent. Margins entire. Longitudinal veins subparallel to parallel, midvein and anastomoses absent. Venation density (1) 12 and (2) 10 veins/cm.

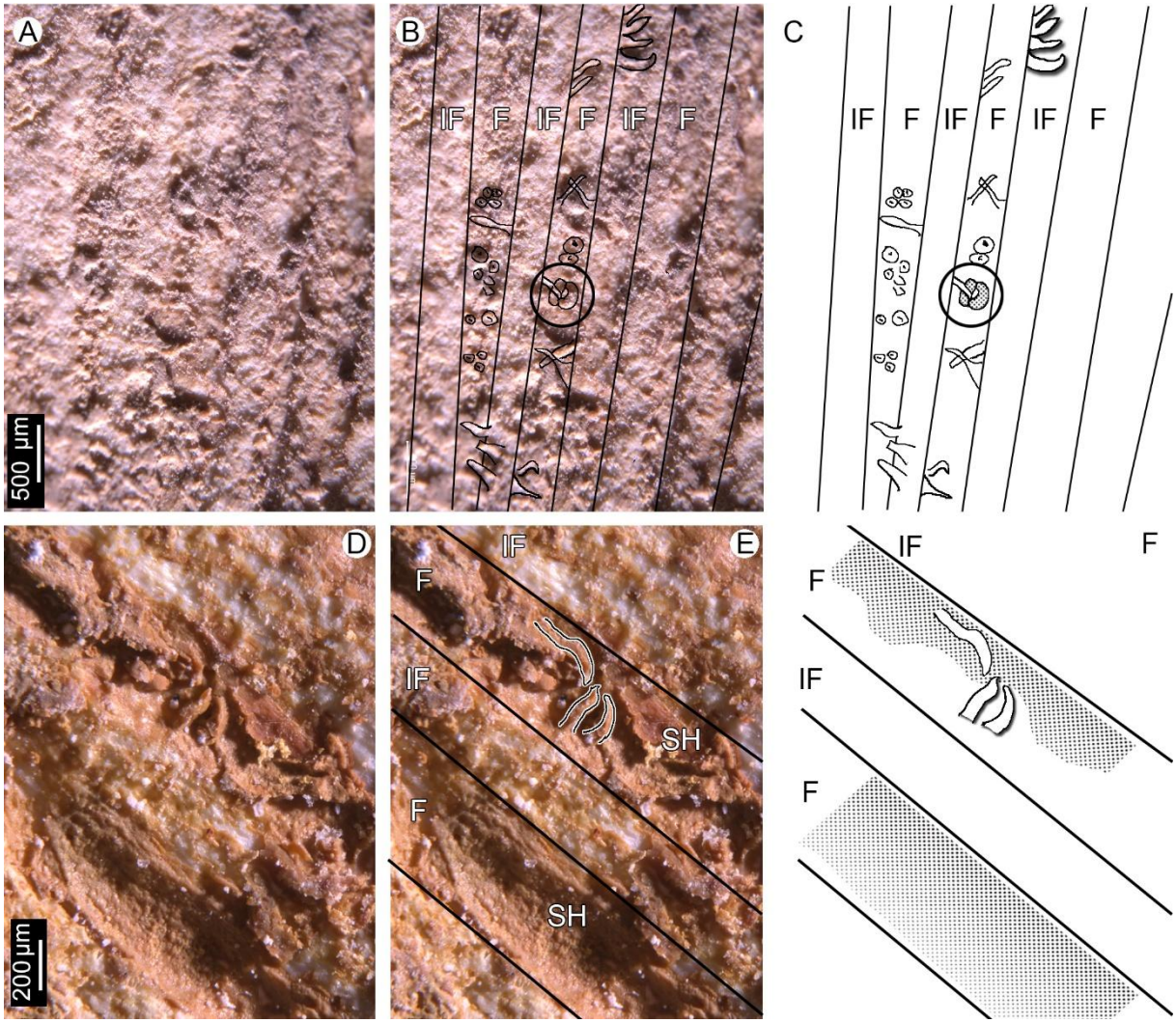
Micromorphology. Longitudinal veins correspond to alternation between stomatiferous u-shaped furrows and inter-furrow areas (veins) of abaxial surface. At the inter-furrow border trichomes extend from the top of thickened sheaths lining the furrows and cover transversally the furrows (Figure 4). Complete bordering trichomes measure ca. 100 µm. Guard-cells occur at the bottom of furrows, as well as trichome bases (Figure 4) surrounding stomata.

Preservation remarks. Considering trichome three-dimensionality and the absence of reversed three-dimensionality expected when dealing with impressions (Figure 4), the preservation type of the leaves described here consists of authigenic mineralization, which results from the inclusion of the leaves in unconsolidated sediment, forming a three-dimensional mold. After the sediment consolidates, minerals precipitate and the organic material degrades, which is replaced by the precipitated minerals, forming a leaf cast. The texture and color of the fossil replaced by minerals are generally distinct from the sediment of the matrix rock (Schopf, 1975). Leaf casts

of the *Glossopteris* Flora were also reported from the Morro do Papaléo outcrop nearby Quitéria (Iannuzzi *et al*., 2009).

Comparison. The distribution of trichomes and stomata in the Quitéria leaf casts is identical to that described for the Faxinal leaf cuticles, with trichomes both originating from thickened sheaths lining the furrows and surrounding stomata in the furrow trough. The Quitéria leaves mean venation density of 11 veins/cm against 13 from Faxinal. This subtle difference is probably due to the distinct modes of preservation, to the low number of specimens analyzed herein, or to natural variability.

Figure 4



DISCUSSION

The diagnostic micromorphological features previously described by Degani-Schmidt & Guerra-Sommer (2019) for *Noeggerathiopsis brasiliensis* from the Faxinal Mine were recognized in the Quitéria leaves, which are (1) the thickened sheaths lining the u-shaped furrows and associated (2) trichomes originated at the borders of the inter-furrow areas transversally covering the furrows, (3) stomata in the furrow trough and associated (4) trichomes and trichome bases that surround the guard cells. The presence of this set of characteristics confirms the identification of the leaf casts as *N. brasiliensis*.

The preserved features correspond to the most cutinized cuticular structures described by Degani-Schmidt & Guerra-Sommer (2019). This indicates that they were the most prone to replacement by authigenic mineralization probably because they were more resistant and were the last ones to undergo complete degradation. However, their preservation is very uneven and occurs only in erratically dispersed patches in the leaf surface.

Some differences in the furrow and inter-furrow width, as well as in vein density can be attributed to the strikingly distinct preservation modes – compression within a very fine-grained ash-fall layer in the Faxinal Mine and authigenic mineralization in medium-grained sand in the Quitéria outcrop. Some degree of deformation can be expected for the latter. In addition to the unfavorable preservation conditions in the medium sandstone sediment, it is also necessary to consider that the leaves of *N. brasiliensis* have differentiated adaxial and abaxial epidermal surfaces, with the diagnostic characteristics (trichomes and stomata) present only on the abaxial surface, with the adaxial epidermis being inconspicuous and with rare stomata (Degani-Schmidt & Guerra-Sommer, 2019). Therefore, there is a probability that some specimens were preserved with the diagnostic stomatal surface facing down, preventing their observation, which could also explain the low number of only three observable specimens in a sampling containing 36 specimens.

The form-genus *Noeggerathiopsis* mostly preserved as impressions is particularly abundant in Permian strata from India (e.g., Singh *et al*., 2017; Goswami *et al*., 2018; Chopparapu *et al*., 2019), where they are part of the mixed *Glossopteris* Flora, just like in the Paraná Basin. In India, according to those authors, they are

associated with both carbonaceous/coaly strata and barren measures, indicating that these plants were tolerant to extreme environmental oscillations from very humid to dry settings, as well as in South America (Degani-Schmidt & Guerra-Sommer, 2019). The occurrence of a double layer of trichomes, both covering the furrows and the stomata, probably reflects the need for protection against water loss and aerosols from frequent volcanic activity and recurrent wildfires (Jasper *et al*., 2008; Degani-Schmidt, *et al*., 2015; Degani-Schmidt & Guerra-Sommer, 2016).

CONCLUSION

The probability of good preservation of leaf fossils in medium-grained sandstone is very low, and the viability of micromorphological details in such conditions is very rare and fragmentary. However, careful analysis of the leaf casts from the Quitéria outcrop allowed the identification of the cordaitalean species *Noeggerathiopsis brasiliensis* based on diagnostic characters previously described from cuticular analysis of compressed leaves from the Faxinal Mine.

DATA AVAILABILITY STATEMENT

The research conducted in this particular study did not rely on any collected data.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study is submitted by K.D.R.A. in partial fulfillment of the requirements for the master's degree at the Programa de Pós-Graduação em Ambiente e Desenvolvimento, Univates, Lajeado, Rio Grande do Sul.

FUNDING

K.D.R.A. thanks PROSUC/CAPES Process number 88887.801619/2023-00. I.D.S. and A.J. thank CNPq Process numbers 306672/2023-5 and 420057/2023-4

AUTHOR CONTRIBUTIONS

K.D.R. AREND: writing – original draft; investigation; formal analysis; methodology; software; data curation. I. DEGANI-SCHMIDT: writing – original draft; writing – review; visualization. A. JASPER: writing – original draft; writing – review; resources; conceptualization.

All authors gave final approval for publication and agreed to be held accountable for the work performed therein.

DECLARATION OF AI USE

We have not used AI-assisted technologies to create, review, or edit any part of this article.

ETHICS

This work did not require ethical approval, collecting licenses, or previous authorizations.

CONFLICT OF INTEREST

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

REFERENCES

Boardman, D.R.; Souza, P.A.; Iannuzzi, R. & Mori, A.L. 2012. Paleobotany and palynology of the Rio Bonito Formation (lower Permian, Paraná Basin, Brazil) at the Quitéria outcrop. *Ameghiniana*, **49**:451–472. *doi:10.5710/AMGH.5.7.2011.424*

César*i*, S.N. & Hünicken, M. 2013. Heterophylly in *Cordaites*-like foliage from western Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **196**:9–18. *doi: 10.1016/j.revpalbo.2013.04.001*

Chopparapu, C.; Annamraju, R.; Pillai, S.S.K. & Kavali, P.S. 2019. *Glossopteris* Flora from Barren Measures, Pranhita-Godavari Basin, India. *Journal of the Geological Society of India*, **94**: 405–410. *doi:10.1007/s12594-019-1328-0*

Degani-Schmidt, I. & Guerra-Sommer, M. 2016. Epidermal morphology and ecological significance of *Glossopteris pubescens* nom. nov. from the Brazilian Permian (Sakmarian). *Review of Palaeobotany and Palynology*, **232**:119–139. *doi:10.1016/j.revpalbo.2016.06.002*

Degani-Schmidt, I. & Guerra-Sommer, M. 2019. Epidermal morphology of the cordaitalean leaf *Noeggerathiopsis brasiliensis* nom. nov. from the southern Paraná Basin (Lower Permian, Rio Bonito Formation) and paleoenvironmental considerations. *Brazilian Journal of Geology*, **49**: e20190020. *doi:10.1590/2317-4889201920190020*

Degani-Schmidt, I.; Guerra-Sommer, M.; Mendonça, J.O.; Mendonça Filho, J.G.; Jasper, A.; Cazzulo-Klepzig, M. & Iannuzzi, R. 2015. Charcoalified logs as evidence of hypautochthonous/autochthonous wildfire events in a peat-forming environment from the Permian of southern Paraná Basin (Brazil). *International Journal of Coal Geology*, **146**:55–67. *doi: 10.1016/j.coal.2015.05.002*

Goswami, S.; Saxena, A.; Singh, K.J.; Chandra, S. & Cleal, C.J. 2018. An appraisal of the Permian palaeobiodiversity and geology of the Ib-River Basin, eastern coastal area, India. *Journal of Asian Earth Sciences*, **157**:283–301. *doi: 10.1016/j.jseaes.2017.09.006*

Griffis, N.P.; Mundil, R.; Montañez, I.P.; Isbell, J.; Fedorchuk, N.; Vesely, F.; Iannuzzi, R. & Yin, Q.Z. 2018. A new stratigraphic framework built on U-Pb single-zircon TIMS ages and implications for the timing of the penultimate icehouse (Paraná Basin, Brazil). *GSA Bulletin*, **130**: 848–858. *doi: 10.1130/B31775.1*

Guerra-Sommer, M. 1989. *Rufloria* Meyen em sedimentos gondwânicos sulriograndenses (Formação Rio Bonito, Super Grupo Tubarão). *Pesquisas em Geociências*, **22**:129–184. *doi:10.22456/1807-9806.21460*

Guerra-Sommer, M.; Cazzulo-Klepzig, M.; Jasper, A.; Kalkreuth, W., Menegat, R. & Barboza, E.G. 2008. Paleoecological patterns at the coal-roof shale transition in an outcrop of the Permian Brazilian Gondwana. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**:11–26. *doi:10.4072/rbp.2008.1.02*

Iannuzzi, R. *et al*. 2009. Afloramento Morro do Papaléo, Mariana Pimentel, RS. Registro ímpar da sucessão pós-glacial do Paleozóico da Bacia do Paraná. *In*: M. Winge; A.C.S.; C.S. Fernandes; C.R.G. Souza; D.A. Campos, E.T. Queiroz & M. Berbert-Born. (Org.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. Brasília, CPRM, 2009, v. 2, p. 321–336.

Jasper, A.; Guerra-Sommer, M. 1998. Licófitas cormofíticas arborescentes do afloramento Quitéria, Formação Rio Bonito (Bacia do Paraná), RS. *Pesquisas em Geociências*, **25**:43–60. *doi:10.22456/1807-9806.21173*

Jasper, A. & Guerra-Sommer, M. 1999. Licófitas arborescentes in situ como elementos importantes na definição de modelos deposicionais (Formação Rio Bonito-Bacia do Paraná-Brasil). *Pesquisas em Geociências*, **26**:49–58. *doi:10.22456/1807-9806.21133*

Jasper, A.; Menegat, R.; Guerra-Sommer, M.; Cazzulo-Klepzig, M. & Souza, P.A. 2006. Depositional cyclicity and paleoecological variability in an outcrop of Rio Bonito formation, Early Permian, Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **21**:276–293. *doi:10.1016/j.jsames.2006.05.002*

Jasper, A.; Ricardi-Branco, F. & Guerra-Sommer, M., 2005. *Coricladus quiteriensis* gen. et sp. nov., a new conifer in Southern-Brazil Gondwana (Lower Permian, Paraná Basin). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **77**:157–168. *doi:10.1590/S0001-37652005000100012*

Jasper, A.; Uhl, D.; Guerra-Sommer, M. & Mosbrugger, V. 2008. Palaeobotanical evidence of wildfires in the Late Palaeozoic of South America – early Permian, Rio Bonito Formation, Paraná Basin, Rio Grande do Sul, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, **26**:435–444. *doi:10.1016/j.jsames.2008.08.002*

McLoughlin, S. & Drinnan, A.N. 1996. Anatomically preserved Permian *Noeggerathiopsis* leaves from east Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **92**:207–227. *doi:10.1016/0034-6667(96)00134-0*

Salvi, J.; Jasper, A.; Ricardi-Branco, F.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C. & Guerra-Sommer, M. 2008. Record of the genus *Lycopodites* in the lower Permian of Paraná Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **80**:553–563. *doi:10.1590/S0001-37652008000300015*

Schopf, J.M. 1975. Modes of fossil preservation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **20**:27–53. *doi:10.1016/0034-6667(75)90005-6*

Singh, K.J.; Murthy, S.; Saxena, A. & Shabbar, H. 2017. Permian macro-and miofloral diversity, palynodating and palaeoclimate implications deduced from the coal-bearing sequences of Singrauli coalfield, Son–Mahanadi Basin, central India. *Journal of Earth System Science*, **126**:25. *doi: 10.1007/s12040-017-0809-z*

Taylor, E.L.; Taylor, T.N. & Krings, M. 2009. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2nd ed. Burlington, Academic Press, 1230 p.

Tybusch, G.P. & Iannuzzi, R., 2008. Reavaliação taxonômica dos gêneros *Gangamopteris* e *Rubidgea*, Permiano Inferior da bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **11**: 73–86. *doi:10.4072/rbp.2008.2.01*

FIGURE CAPTIONS

Figure 1 – Map and stratigraphic framework of the Paraná Basin. A) Geographic occurrence of the basin supersequences and location of the Quitéria outcrop

highlighted in red; B) lithostratigraphic composition of the outcrop (modified from Guerra-Sommer *et al*., 2008).

Figure 2 – Columnar section of the Quitéria outcrop highlighting the medium sandstone with planar bedding containing exclusively cordaitalean leaves (modified from Jasper *et al*., 2006).

Figure 3 – *Noeggerathiopsis brasiliensis* (sample PBU1401B): specimens 1 and 2. G = specimen identified as *Gangamopteris* sp. due to the arched venation along the margin between the middle and the top of the leaf.

Figure 4 – *Noeggerathiopsis brasiliensis*. A–C) PBU1401B-1; D–F) PBU1401B-2. A, B) bordering trichomes extending over furrows, trichome bases and a stoma in the furrow trough; C) schematic illustration: at the top a group of bordering trichomes are folded backwards, nests of trichome bases scattered in the furrow troughs, within the circle a stoma with a bordering trichome extending into the pore; C, D) detail of the sheath that covers the furrow flanks and bordering trichomes; E) schematic illustration: sheath represented by shadowed area.