INTERPRETAÇÕES PALEOCLIMÁTICAS A PARTIR DA TAFOFLORA DE CAIEIRA, FORMAÇÃO PIRABAS, OLIGOCENO/MIOCENO DA AMAZÔNIA ORIENTAL, PARÁ, BRASIL

FRANCISCO SANTIAGO

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cx.P. 6152,
13083-970, Campinas, SP, Brasil. santiago1403@gmail.com

FRESIA RICARDI-BRANCO

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

ABSTRACT – Paleoclimatic interpretations from the Caieira taphoflora, Pirabas Formation, Oligocene/Miocene of the eastern Amazonia, Pará, Brazil. The Caieira taphoflora, which is associated with the Pirabas Formation, is the best documented one for the Oligocene/Miocene of the eastern Amazonia. The taphoflora represents a predecessor of a phytophysionomy of the Amazon Forest, specifically of a floodplain forest, which has developed under a warm and humid climate. The main physiognomic characteristics – type of margins and leaf area – of the angiosperm leaves of 19 species of this taphoflora, allowed us to carry out the reconstruction of the mean annual temperature (MAT) and the mean annual precipitation (MAP) for the moment of its deposition. The different equations used to reconstruct the MAT and the MAP are based on univariate methods known as Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis. These equations indicated that the Caieira taphoflora developed under a MAT between 24.6 and 25.0 °C, and a MAP between 1849 and 2423 mm. The values are similar to the current values for the region where the taphoflora was collected, therefore, it is possible to infer that the current climatic configuration has been firmly established since the Oligocene/Miocene, as well as its vegetation. The values also indicate that the climate was colder, between 1.1 and 1.5 °C, and less humid, between 42 and 619 mm, for the moment of deposition of the Caieira taphoflora, possibly due to the global cooling event known as Mi-1 glaciation, which affected the whole Amazonia during the Oligocene/Miocene transition.

Keywords: Oligocene/Miocene, eastern Amazonia, warm and humid climate, Leaf Margin Analysis, Leaf Area Analysis, Mi-1 glaciation.

RESUMO – A tafoflora de Caieira, a qual se encontra associada à Formação Pirabas, é a mais bem documentada para o Oligoceno/Mioceno da Amazônia oriental. Esta tafoflora é considerada um predecessor de uma fitofisionomia da Floresta Amazônica, especificamente de uma floresta de planície inundável, o qual se desenvolveu sob um clima quente e úmido. As principais características fisionômicas, tipo de margem e área foliar, das folhas de angiospermas de 19 espécies desta tafoflora, permitiram reconstruir a temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA) para o momento de sua deposição. As diferentes equações utilizadas para reconstruir a TMA e a PMA estão baseadas nos métodos univariados conhecidos como Análise da Margem Foliar e Análise da Área Foliar. Estas equações indicaram que a tafoflora de Caieira se desenvolveu sob uma TMA de 24,6 a 25,0 °C e uma PMA de 1849 a 2423 mm. Estes valores, se assemelham aos que apresenta hoje a região onde esta tafoflora foi coletada, portanto, é possível inferir que a atual configuração climática tem estado firmemente estabelecida desde o Oligoceno/Mioceno, assim como sua vegetação. Estes valores também indicam que para o momento de deposição da tafoflora de Caieira o clima era mais frio, em 1,1 a 1,5 °C, e menos úmido, em 42 a 619 mm, possivelmente devido ao evento de arrefecimento global conhecido como glaciação Mi-1, o qual afetou de maneira geral toda a Amazônia durante a transição Oligoceno/Mioceno.

Palavras-chave: Oligoceno/Mioceno, Amazônia oriental, clima quente e úmido, Análise da Margem Foliar, Análise da Área Foliar, glaciação Mi-1.

INTRODUÇÃO

As plantas, devido à sua abundância, diversidade e distribuição, são valiosas como indicadores climáticos (Wright *et al.*, 2017). A estrutura da planta mais utilizada como indicador climático é a folha, já que esta responde rapidamente às condições ambientais a que está exposta (Royer, 2012). Por esta razão, durante quase um século as folhas das plantas

têm sido amplamente empregadas pelos paleobotânicos para reconstruir os climas terrestres do Cretáceo e do Cenozoico (Burnham & Tonkovich, 2011; Peppe *et al.*, 2011; Royer, 2012; Wright *et al.*, 2017). Devido à sua simplicidade, os métodos mais utilizados para a reconstrução dos principais parâmetros climáticos, temperatura média anual (TMA) e precipitação média anual (PMA), com base nas características fisionômicas das folhas são os conhecidos como Análises

da Margem Foliar (Wilf, 1997; Kennedy *et al.*, 2014) e Análises da Área Foliar (Wilf *et al.*, 1998). Estes métodos, estão baseadas na relação que existe entre o tipo de margem e a TMA, e entre o tamanho da folha e a PMA (Burnham & Tonkovich, 2011; Peppe *et al.*, 2011; Royer, 2012).

Na localidade de Caieira, no nordeste do Estado do Pará, região Norte do Brasil, foi registrada uma flora fóssil, composta exclusivamente por folhas de angiospermas, que representa um predecessor de uma fitofisionomia da Floresta Amazônica (Duarte, 1972, 2004; Rossetti & Toledo, 2007; Jaramillo *et al.*, 2010). A tafoflora de Caieira se encontra associada a uma sequência da Formação Pirabas (Ackerman, 1964; Duarte, 1972, 2004). Esta formação se depositou em ambientes marinhos costeiros, e está constituída por rochas carbonáticas e siliciclásticas, as quais registram os eventos transgressivos/regressivos mais importantes que ocorreram ao longo da costa da Amazônia oriental durante o Oligoceno/Mioceno (Rossetti & Góes, 2004; Hoorn *et al.*, 2010; Aguilera *et al.*, 2014; Antonioli *et al.*, 2015; Silva, 2016).

Uma vez a que as principais características fisionômicas das folhas de angiospermas da tafoflora de Caieira se encontram bem preservadas, o presente trabalho pode objetivar a reconstituição dos principais parâmetros climáticos — TMA e PMA — para o momento de sua deposição, utilizando os métodos conhecidos como Análises da Margem Foliar e a Análises da Área Foliar.

ÁREA DE ESTUDO

No nordeste do Estado do Pará, a 5,4 km a leste da cidade de Capanema, situa-se a localidade de Caieira (Figura 1),

onde foi coletada a tafoflora de Caieira, em uma seção de uma escavação a céu aberto. Esta seção era de aproximadamente 5 m de espessura (Ackerman, 1964), e se caracterizava pela intercalação de camadas de calcário creme a esbranquiçada e de argilitos calcíferos cinza-escuros, ricos em impressões de folhas (Duarte, 2004). Estas camadas foram depositadas durante uma fase de progradação instalada após a transgressão marinha, quando a borda da bacia soergueu e foi inibida a deposição de carbonatos (Távora *et al.*, 2010a). O ambiente de deposição destas camadas era litorâneo de águas rasas e calmas (Duarte, 2004), especificamente de plataforma restrita/lagunar sob forte influência de processos de marés em contextos de estuário e mangue (Duarte, 2004; Távora *et al.*, 2010a).

O estudo da tafoflora de Caieira permitiu identificar 20 novas espécies, as quais foram inicialmente descritas por Duarte (1972) e posteriormente publicadas por Duarte (2004). Estas espécies se encontram associadas às famílias Annonaceae, Bonnetiaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dilleniaceae, Ebenaceae, Euphorbiaceae, Lauraceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Myrtaceae, Nyctaginaceae, Rapataceae, Rhizophoraceae, Rubiaceae, Rutaceae e Sapindaceae (Duarte, 1972, 2004). A análise da composição taxonômica da tafoflora de Caieira, assim como das características fisionômicas das folhas — área foliar, ápice e venação —, permitiram inferir que a tafoflora pode representar um predecessor de uma fitofisionomia da Floresta Amazônica, especificamente de uma floresta de planície inundável (Duarte, 1972, 2004), que teria se desenvolvido sob um clima tropical quente e úmido (Duarte, 1972, 2004; Jaramillo *et al.*, 2010; Hoorn *et al.*, 2014).

Figura 1. Localidades fossilíferas da Formação Pirabas no Estado do Pará (Távora *et al.*, 2010b).

Figure 1. Fossiliferous localities of the Pirabas Formation in the State of Pará (Távora *et al.*, 2010b).

MATERIAL E MÉTODOS

Flora fóssil

Neste estudo foi analisado o tipo de margem e tamanho foliar de 19 das 20 espécies de angiospermas identificadas para a taoflora de Caieira (Tabela 1). Os dados foram adquiridos das descrições de sua arquitetura foliar, as quais foram tomadas da bibliografia (Duarte, 1972). Estas espécies foram determinadas a partir da análise de 130 amostras de impressões de folhas de angiospermas, as quais foram coletadas durante a escavação do calcário de Caieira (Duarte, 1972).

Análise da Margem Foliar

A Análise da Margem Foliar é um método univariado para reconstruir a TMA, a qual relaciona a proporção de espécies de dicotiledôneas lenhosas sem dentes de uma flora com a TMA (Wilf, 1997; Kennedy *et al.*, 2014). Uma vez ao que o tipo de margem foliar num conjunto florístico está submetido a restrições filogenéticas e históricas, esta correlação não é globalmente uniforme (Kennedy *et al.*, 2014). Portanto, para obter reconstruções confiáveis, é recomendável a utilização de uma calibração no contexto de uma história fitogeográfica compartilhada (Hinojosa *et al.*, 2011). Também se recomenda a utilização de um mínimo de 25 a 30 espécies para obter reconstruções confiáveis (Wilf, 1997; Burnham *et al.*, 2005), embora um número inferior de espécies também as possa gerar (Ricardi-Branco *et al.*, 2015). As reconstruções da TMA baseadas na Análise da Margem Foliar, geralmente apresentam um erro de $\pm 5^{\circ}\text{C}$ e, caso se utilize uma calibração regional apropriada, o erro é reduzido para aproximadamente $\pm 2^{\circ}\text{C}$ (Royer, 2012). Em geral, este método subestima a TMA (Peppe *et al.*, 2011), uma vez que as floras fósseis associadas

a depósitos fluviais ou lacustres apresentam uma grande proporção de espécies com margem com dentes (Burnham *et al.*, 2001).

Para a reconstrução da TMA, foram selecionadas três equações derivadas de diferentes conjuntos de dados (Tabela 2). A primeira equação foi selecionada devido à sua precisão na reconstrução da TMA atual da região (Kowalski, 2002), embora seja derivada de um conjunto de dados do hemisfério norte (Wilf, 1997). A segunda e a terceira equação foram selecionadas por terem sido derivadas de conjuntos de dados da América do Sul, sendo, portanto, mais adequadas para a reconstrução da TMA de floras fósseis da região (Hinojosa *et al.*, 2011).

Análise da Área Foliar

A Análise da Área Foliar é um método univariado para reconstruir a PMA, baseado na relação da área foliar média de uma flora com a PMA (Wilf *et al.*, 1998). Para obter reconstruções confiáveis com base neste método, recomenda-se a utilização de um mínimo de 25 a 30 espécies para sua aplicação (Wilf *et al.*, 1998; Jacobs & Herendeen, 2004), embora um número inferior de espécies também as possa gerar (Ricardi-Branco *et al.*, 2015). As reconstruções da PMA baseadas na Análise da Área Foliar, devem ser cuidadosamente interpretadas (Wilf *et al.*, 1998; Peppe *et al.*, 2011), já que estas podem chegar a apresentar um erro de ± 500 mm (Wilf *et al.*, 1998) a ± 1000 mm (Peppe *et al.*, 2011). Isto se deve ao fato de que as folhas podem refletir erroneamente a PMA, devido às características da temperatura, do solo e/ou das águas subterrâneas (Royer, 2012), assim como ao transporte que sofrem antes de sua deposição e ao ambiente (Ellis & Johnson, 2013). Para a reconstrução da PMA, foram selecionadas três equações derivadas de diferentes conjuntos de dados (Tabela 2).

Tabela 1. Tipo de margem e tamanho das folhas de 19 espécies de angiospermas da taoflora de Caieira, Formação Pirabas (Duarte, 1972). **Símbolo:** *, tamanho segundo Raunkiaer (1934) modificado por Webb (1959).

Table 1. Margin type and size of the leaves of 19 species angiosperms of the Caieira taphoflora, Pirabas Formation (Duarte, 1972). **Symbol:** *, size according to Raunkiaer (1934) modified by Webb (1959).

Família	Espécie	Tipo de margem	Tamanho*
Annonaceae	<i>Guatteria ackermannii</i>	Sem dentes	Mesofilo
	<i>Guatteria basilata</i>	Sem dentes	Mesofilo
Bonnetiaceae	<i>Bonnetia frequens</i>	Sem dentes	Mesofilo
Caryocaraceae	<i>Caryocar recognitum</i>	Com dentes	Mesofilo
Chrysobalanaceae	<i>Hirtella berryana</i>	Sem dentes	Notofilo
Dilleniaceae	<i>Davilla destitute</i>	Sem dentes	Notofilo
Ebenaceae	<i>Diospyros sculpata</i>	Sem dentes	Mesofilo
Euphorbiaceae	<i>Drypetes capanemensis</i>	Sem dentes	Mesofilo
Lauraceae	<i>Endlicheria neotropica</i>	Sem dentes	Mesofilo
Malvaceae	<i>Apeiba pulchra</i>	Sem dentes	Mesofilo
Melastomataceae	<i>Meriania deficiens</i>	Sem dentes	Notofilo
Meliaceae	<i>Trichilia antedens</i>	Sem dentes	Notofilo
Myrtaceae	<i>Myrcia pirabensis</i>	Sem dentes	Mesofilo
Nyctaginaceae	<i>Pisonia ampliata</i>	Sem dentes	Mesofilo
Rhizophoraceae	<i>Cassipourea brasiliensis</i>	Sem dentes	Mesofilo
Rubiaceae	<i>Faramea lapidescens</i>	Sem dentes	Notofilo
Rutaceae	<i>Hortia paraensis</i>	Sem dentes	Mesofilo
Sapindaceae	<i>Sapindus ferreirai</i>	Sem dentes	Notofilo
	<i>Serjania decursiva</i>	Com dentes	Microfilo

Tabela 2. Equações baseadas na Análise da Margem Foliar e Análise da Área Foliar utilizadas para a reconstrução da temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA) da taoflora de Caieira, Formação Pirabas. **Símbolos:** ^a, número de locais; ^b, coeficiente de determinação; ^c, erro padrão do modelo; ^d, região geográfica onde foram coletadas as amostras; ^e, proporção de espécies sem dentes; ^f, Log natural da área foliar calculado de acordo com Wilf *et al.* (1998): $MlnA = \sum a_i p_i$ (a_i = sete médias das áreas do log natural das classes de tamanho de Raunkiaer (1934), modificadas pelo Webb (1959), e p_i = a proporção de espécies em cada uma das classes de tamanho).

Table 2. Equations based on the Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis used to the reconstruction of the mean annual temperature (MAT) and the mean annual precipitation (MAP) of the Caieira taphoflora, Pirabas Formation. **Symbols:** ^a, number of localities; ^b, coefficient of determination; ^c, standard error of the model; ^d, geographic region where the samples were collected; ^e, proportion of untoothed species; ^f, natural logarithm of the leaf area calculated according to Wilf *et al.* (1998): $MlnA = \sum a_i p_i$ (a_i = seven means of the areas of the natural logarithm of the Raunkiaer (1934) size classes, modified by Webb (1959), and p_i = the proportion of species in each size class).

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

RESULTADOS

Das 19 espécies analisadas da taoflora de Caieira, 17 apresentam margens sem dentes, o que equivale ao 89,5 % do total, valor este que permite reconstruir a TMA (Tabela 3). As equações selecionadas produziram diferentes valores que vão de 24,6 a 25,0°C (Tabela 3). A partir dos dados

da área foliar das 19 espécies analisadas determinou-se inicialmente a proporção relativa em cada classe de tamanho e posteriormente o logaritmo natural da área foliar (Tabela 4). Este valor permite reconstruir a PMA (Tabela 3). As equações selecionadas produziram diferentes valores que vão de 1849 a 2423 mm (Tabela 3).

Tabela 3. Reconstrução da temperatura média anual (TMA) e a precipitação média anual (PMA) da taoflora de Caieira, Formação Pirabas, com base na Análise da Margem Foliar e na Análise da Área Foliar. **Símbolos:** ^a, proporção de espécies sem dentes; ^b, logaritmo natural da área foliar; ^c, temperatura média anual e precipitação média anual do Município de Capanema (<https://pt.climate-data.org/>).

Table 3. Reconstruction of the mean annual temperature (MAT) and the mean annual precipitation (MAP) of the Caieira taphoflora, Pirabas Formation, based on the Leaf Margin Analysis and Leaf Area Analysis. **Symbols:** ^a, proportion of untoothed species; ^b, natural logarithm of leaf area; ^c, mean annual temperature and mean annual precipitation of the Municipality of Capanema (<https://pt.climate-data.org/>).

Análise da Margem Foliar E = 0,895 ^a		Análise da Área Foliar MlnA = 8,63 ^b	
Equação	TMA (°C)	Equação	PMA (mm)
Eq. 1	25,0 ± 2,1	Eq. 4	2423 ^{+1040/-731}
Eq. 2	24,6 ± 3,5	Eq. 5	1868 -----
Eq. 3	24,6 ± 2,8	Eq. 6	1849 -----
Atual ^c	26,1	Atual ^c	2468

Tabela 4. Dados da área foliar das folhas de 19 espécies de angiospermas da taoflora de Caieira, Formação Pirabas. **Símbolos:** ^a, classes de tamanho segundo Raunkiaer (1934) modificadas por Webb (1959); ^b, proporções relativas; ^c, média da área log natural para cada classe de tamanho; ^d, log natural da área foliar calculado de acordo com Wilf *et al.* (1998), onde $MlnA = \sum a_i p_i$.

Table 4. Leaf area data of the leaves of 19 species angiosperms of the Caieira taphoflora, Pirabas Formation. **Symbols:** ^a, size classes according to Raunkiaer (1934) modified by Webb (1959); ^b, relative proportions; ^c, mean of the natural logarithm area for each size class; ^d, natural logarithm of the leaf area calculated according to Wilf *et al.* (1998), where $MlnA = \sum a_i p_i$.

Classe de tamanho ^a	Faixa de classe de tamanho (cm ²)	p _i Classes de tamanho ^b	a _i ^c	MlnA ^d (a _i p _i)
Leptofilo	≤0,25	0,00	2,12	0,00
Nanofilo	>0,25–2,25	0,00	4,32	0,33
Microfilo	2,25–20,25	0,05	6,51	2,56
Notofilo	20,25–45,00	0,32	8,01	5,74
Mesofilo	45,00–182,25	0,63	9,11	0,00
Macrofilo	182,25–1640,20	0,00	10,90	0,00
Megafilo	>1640,20	0,00	13,10	0,00
				$\sum a_i p_i$
				8,63

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

A reconstrução do clima do Cenozoico da Amazônia com base em floras fósseis se vê afetada pela contínua elevação dos Andes e as mudanças climáticas (Kowalski, 2002), já que estes fatores originaram mudanças ambientais em escala regional e local, controlando a distribuição da vegetação (Rossetti & Toledo, 2007). Apesar disto, as 19 espécies da taoflora de Caieira analisadas permitiram a reconstrução da TMA e a PMA para o momento de sua deposição (Tabela 3).

A vegetação atual da Amazônia remonta ao início do Paleógeno (Rossetti & Toledo, 2007; Jaramillo *et al.*, 2010), mas ficou firmemente estabelecida a partir do Mioceno (Mörner, 2016). Contudo, em determinadas áreas, como a de ocorrência dos depósitos da Formação Pirabas, a vegetação teria se estabelecido no Oligoceno/Mioceno (Hoorn *et al.*, 2010; Jaramillo *et al.*, 2010). Isto é demonstrado pela semelhança que apresenta a vegetação natural para o momento da deposição da Formação Pirabas com a atual vegetação natural da área de ocorrência dos depósitos da Formação Pirabas. Para o momento da deposição da Formação Pirabas, a vegetação natural estava composta de floresta de terra firme, floresta de planície inundável, floresta de pântano, restinga e manguezal (Duarte, 1972, 2004; Leite *et al.*, 1997; Leite, 1997, 2004; Antonioli *et al.*, 2015). Esta vegetação foi similar à vegetação natural atual da área de ocorrência da Formação Pirabas, a qual está composta por floresta de planície inundável, restinga, manguezal e campos salinos (IBGE, 2008).

Assim como a vegetação da área de ocorrência da Formação Pirabas, a atual configuração climática da Amazônia também remonta ao Oligoceno/Mioceno (Jaramillo, 2012; Hoorn *et al.*, 2014), mas desde o Mioceno é que se tornou estável, exceto para algumas pequenas áreas da periferia (Colinvaux *et al.*, 2001).

A área de ocorrência da Formação Pirabas encontra-se atualmente sob um clima quente e úmido (IBGE, 2002), produto da influência da Zona de Convergência Intertropical, da Zona de Convergência do Atlântico Sul, das Linhas de Instabilidade e dos sistemas frontais advindos do Sul/Sudeste do Brasil (Amanajás & Braga, 2012; Souza & Rocha, 2014). Este clima é similar aquele sob qual esteve submetido a taoflora de Caieira, assim como toda a área de ocorrência da Formação Pirabas (Duarte, 1972, 2004; Leite, 1997, 2004; Leite *et al.*, 1997; Jaramillo *et al.*, 2010; Hoorn *et al.*, 2014; Távora *et al.*, 2014; Antonioli *et al.*, 2015), e toda a Amazônia durante o Oligoceno/Mioceno (Hoorn *et al.*, 2010, 2014).

O clima atual da área de ocorrência da Formação Pirabas se caracteriza por apresentar uma TMA de 25 a 26°C e uma PMA de 2000 a 3000 mm (SUDAM/PHCA, 1984; Oliveira *et al.*, 2004). Estes valores de TMA são similares aos obtidos para a taoflora de Caieira (Tabela 3). Em contrapartida, os valores de PMA são superiores a alguns dos obtidos (Tabela 3), devido ao fato da taoflora de Caieira não estar reproduzindo o valor real da PMA, já que o processo de fossilização não permitiu a conservação de folhas com maior

área foliar, especificamente as megáfilas (Duarte, 1972, 2004). Apesar disto, é possível inferir que a atual configuração climática da área de ocorrência da Formação Pirabas tem permanecido estável desde o Oligoceno/Mioceno, assim como sua vegetação.

Atualmente a região onde se encontrava a taoflora de Caieira apresenta uma TMA de 26,1°C e uma PMA de 2468 mm (Tabela 3). Ao comparar estes valores com os obtidos para a taoflora de Caieira, observa-se que para o momento de sua deposição as condições eram mais frias, em 1,1 a 1,5°C, e menos úmidas, em 42 a 619 mm (Tabela 3). Possivelmente, isto seja resultado do evento de arrefecimento global que afetou de maneira geral a Amazônia durante a transição Oligoceno/Mioceno (Stewart *et al.*, 2016). Este evento, conhecido como glaciação Mi-1, caracterizou-se por uma grande expansão da camada de gelo da Antártida (Zachos *et al.*, 2001; Lear *et al.*, 2004), e pela diminuição de 2°C na temperatura do oceano profundo (Lear *et al.*, 2004).

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem o apoio financeiro da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP; projeto *Studies of Modern and fossil bioclast accumulations related to continental and coastal environments* - 2016/20927-0), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas concedidas. Os autores também expressam seus agradecimentos aos avaliadores anônimos e ao editor, A.M. Ribeiro, pelas valiosas sugestões que ajudaram a melhorar o manuscrito.

REFERÊNCIAS

- Ackerman, F.L. 1964. Geologia e fisiografia da Região Bragantina (Estado do Pará). *Cadernos da Amazônia*, 2:1–90.
- Aguilera, O.; Guimarães, J.T.F. & Moraes-Santos, H. 2014. Erratum to: Neogene eastern Amazon carbonate platform and the paleoenvironmental interpretation. *Swiss Journal of Palaeontology*, 133:99–118. doi:10.1007/s13358-014-0066-6
- Amanajás, J.C. & Braga, C.C. 2012. Padrões espaço-temporal pluviométricos na Amazônia oriental utilizando análise multivariada. *Revista Brasileira de Meteorologia*, 27:423–434. doi:10.1590/S0102-77862012000400006
- Antonioli, L.; Távora, V.A. & Dino, R. 2015. Palynology of carinulites and limestones from the Baunilha Grande ecofacies of the Pirabas Formation (Miocene of Pará state, northeastern Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*, 62:134–147. doi:10.1016/j.jsames.2015.05.005
- Burnham, R.J.; Ellis, B. & Johnson, K.R. 2005. Modern tropical forest taphonomy: does high biodiversity affect paleoclimatic interpretations? *Palaios*, 20:439–451. doi:10.2110/palo.2004.P04-60
- Burnham, R.J.; Pitman, N.C.A.; Johnson, K.R. & Wilf, P. 2001. Habitat-related error estimating temperatures from leaf margins

- in a humid tropical forest. *American Journal of Botany*, **88**:1096–1102. doi:10.2307/2657093
- Burnham, R.J. & Tonkovich, G.S. 2011. Climate, leaves, and the legacy of two giants. *New Phytologist*, **190**:514–517. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03725.x
- Colinvaux, P.A.; Irion, G.; Räsänen, M.E.; Bush, M.B. & Mello, J.A.S.N. 2001. A paradigm to be discarded: geological and paleoecological data falsify the Haffer & Prance refuge hypothesis of Amazonian speciation. *Amazoniana*, **16**:609–646.
- Duarte, L. 1972. *Flórula da Formação Pirabas, Estado do Pará, Brasil*. Programa de Pós-graduação em Paleontologia e Estratigrafia, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 181 p.
- Duarte, L. 2004. Paleoflórula. In: D.F. Rossetti & A.M. Góes, (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 169–198.
- Ellis, B. & Johnson, K.R. 2013. Comparison of leaf samples from mapped tropical and temperate forests: implications for interpretations of the diversity of fossil assemblages. *Palaios*, **28**:163–177. doi:10.2110/palo.2012.p12-073r
- Hinojosa, L.F.; Pérez, F.; Gaxiola, A. & Sandoval, I. 2011. Historical and phylogenetic constraints on the incidence of entire leaf margins: insights from a new South American model. *Global Ecology and Biogeography*, **20**:380–390. doi:10.1111/j.1466-8238.2010.00595.x
- Hoorn, C.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Dino, R.; Garcia, M.J.; Antonioli, L.; Casado, F.C. & Hooghiemstra, H. 2014. Neogene climate evolution in Amazonia and Brazilian Northeast. In: I.S. Carvalho; M.J. Garcia; C.C. Lana & O. Strohschoen Jr. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida-Paleoclimas*, Interciência, p. 277–310.
- Hoorn, C.; Wesselingh, F.P.; Hovikoski, J. & Guerrero, J. 2010. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In: C. Hoorn & F.P. Wesselingh (eds.) *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*, Blackwell Publishing, p. 123–142. doi:10.1002/9781444306408.ch8
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 2002. *Mapa de Clima do Brasil. Escala 1:500.000*. Disponível em: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/climatologia/mapas/brasil/clima.pdf; acesso em 13/08/2017.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 2008. *Estado do Pará. Vegetação. Escala 1:1.800.000*. Disponível em: ftp://geoftp.ibge.gov.br/informacoes_ambientais/vegetacao/mapas/unidades_da_federa%C3%A7%C3%A3o/pa_vegetacao.pdf; acesso em 13/08/2017.
- Jacobs, B.F. & Herendeen, P.S. 2004. Eocene dry climated and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **213**:115–123. doi:10.1016/j.palaeo.2004.07.007
- Jaramillo, C.A. 2012. Historia geológica del Bosque Húmedo Tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, **36**:57–80.
- Jaramillo, J.; Hoorn, C.; Silva, S.A.F.; Leite, F.; Herrera, F.; Quiroz, L.; Dino, R. & Antonioli, L. 2010. The origin of the modern Amazon rainforest: implications of the palynological and palaeobotanical record. In: C. Hoorn & F.P. Wesselingh (eds.) *Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past*, Blackwell Publishing, p. 317–334. doi:10.1002/9781444306408.ch19
- Kennedy, E.M.; Arens, N.C.; Reichgelt, T.; Spicer, R.A.; Spicer, T.E.V.; Stranks, L. & Yang, J. 2014. Deriving temperature estimates from Southern Hemisphere leaves. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **412**:80–90. doi:10.1016/j.palaeo.2014.07.015
- Kowalski, E.A. 2002. Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **188**:141–165. doi:10.1016/S0031-0182(02)00550-3
- Lear, C.H.; Rosenthal, Y.; Coxall, H.K. & Wilson, P.A. 2004. Late Eocene to early Miocene ice sheet dynamics and the global carbon cycle. *Paleoceanography*, **19**:PA4015. doi:10.1029/2004PA001039
- Leite, F.P.R. 1997. *Palinofloras neógenas da Formação Pirabas e Grupo Barreiras, área litorânea nordeste do estado do Pará, Brasil*. Programa de Pós-graduação em Geologia Sedimentar, Universidade de São Paulo, Dissertação de Mestrado, 102 p.
- Leite, F.P.R. 2004. Palinologia. In: D.F. Rossetti & A.M. Góes (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 55–90.
- Leite, F.P.R.; Bernardes-de-Oliveira, M.E.C.; Oliveira, P.E.; Silvestre-Capelato, M.S.; Arai, M. & Truckenbrodt, W. 1997. Palinofloras miocenas da Formação Pirabas e Grupo Barreiras na região Bragantina, Estado do Pará Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Geociências*, **2**:128–140.
- Mörner, N.-A. 2016. Origin of the Amazonian rainforest. *International Journal of Geosciences*, **7**:470–478. doi:10.4236/ijg.2016.74036
- Oliveira, L.L.; Fontinhas, R.L.; Lima, A.M.M. & Lima, R.J.S. 2004. Mapas dos parâmetros climatológicos do estado do Pará: umidade, temperatura e insolação, médias anuais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE METEOROLOGIA, 13, 2004. *Resumos*, Fortaleza, SBM, p. 7.
- Peppe, D.J. et al. 2011. Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, **190**:724–739. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03615.x
- Raunkiaer, C. 1934. *The life forms of plants and statistical plant geography*. Oxford, Clarendon Press, 632 p.
- Ricardi-Branco, F.; Pereira, S.Y.; Souza, M.M.; Santiago, F.; Pereira, P.B.P.; Branco, F.C.; Ribeiro, V. & Molina, K. 2015. Relationships among subaquatic environment and leaf/palinomorph assemblages of the Quaternary Mogi-Guaçu River alluvial plain, SP, Brazil. In: M. Ramkumar; K. Kumaraswamy & R. Mohanraj (eds.) *Environmental management of river basin ecosystems*, Springer, p. 667–705. doi:10.1007/978-3-319-13425-3_30
- Rossetti, D.F. & Góes, A.M. 2004. Geologia. In: D.F. Rossetti & A.M. Góes (eds.) *O Neógeno da Amazônia Oriental*, Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 13–52.
- Rossetti, D.F. & Toledo, P.M. 2007. Environmental changes in Amazonia as evidenced by geological and paleontological data. *Revista Brasileira de Ornitologia*, **15**:251–264.
- Royer, D.L. 2012. Climate reconstruction from leaf size and shape: new developments and challenges. In: L.C. Ivany & B.T. Huber (eds.) *Reconstructing earth's deep-time climate*, Bethesda, The Paleontological Society, p. 195–212 (Papers 18).
- Silva, C.B. 2016. *Palinologia da Formação Pirabas, nos municípios de Primavera e Salinópolis, nordeste do estado do Pará, Brasil*. Programa de Pós-graduação em Geologia e Geoquímica, Universidade Federal do Pará, Dissertação de Mestrado, 222 p.

- Souza, E.B. & Rocha, J.P. 2014. Climatologia, variabilidade e tendências do clima atual na Amazônia e em cenários futuros de mudanças climáticas. In: I.C.G. Vieira; P.M. Toledo & R.A.O. Santos Jr. (eds.) *Ambiente e sociedade na Amazônia: uma abordagem interdisciplinar*, Garamond, p. 295–312.
- Stewart, J.A.; Gutjahr, M.; James, R.H.; Anand, P. & Wilson, P.A. 2016. Influence of the Amazon River on the Nd isotope composition of deep water in the western equatorial Atlantic during the Oligocene–Miocene transition. *Earth and Planetary Science Letters*, **454**:132–141. doi:10.1016/j.epsl.2016.08.037
- SUDAM/PHCA (Superintendência do desenvolvimento da Amazônia/Projeto de Hidrologia e Climatologia da Amazônia). 1984. *Atlas climatológico da Amazônia brasileira*. Belém, Superintendência do desenvolvimento da Amazônia, 125 p.
- Távora, V.A.; Rodrigues, L.F.F. & Cunha, T.S. 2014. Paleoclima da Amazônia oriental durante o Mioceno. In: I.S. Carvalho; M.J. Garcia; C.C. Lana & O. Strohschoen Jr. (eds.) *Paleontologia: Cenários de Vida-Paleoclimas*, Interciência, p. 311–316.
- Távora, V.A.; Santos, A.A.R. & Araújo, R.N. 2010a. Eventos biológicos da Formação Pirabas (Mioceno Inferior). *Revista Brasileira de Geociências*, **40**:256–264.
- Távora, V.A.; Santos, A.A.R. & Araújo, R.N. 2010b. Localidades fossilíferas da Formação Pirabas (Mioceno Inferior). *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Ciências Naturais*, **5**:207–224.
- Webb, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forest. *Journal of Ecology*, **47**:551–570. doi:10.2307/2257290
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, **23**:373–390. doi:10.1017/S0094837300019746
- Wilf, P.; Wing, S.L.; Greenwood, D.R. & Greenwood, C.L. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: an Eocene example. *Geology*, **26**:203–206. doi:10.1130/0091-7613(1998)026<0203:UFLAPI>2.3.CO;2
- Wright, I.J. et al. 2017. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, **357**:917–921. doi:10.1126/science.aal4760
- Zachos, J.C.; Pagani, M.; Sloan, L.; Thomas, E. & Billups, K. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, **292**:686–693. doi:10.1126/science.1059412

Received in 05 April, 2018; Accepted in 02 September, 2018.