

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**NOVAS EVIDÊNCIAS E ANÁLISE QUANTITATIVA DAS  
INTERAÇÕES INSETO-PLANTA NO PERMIANO INFERIOR  
DA BACIA DO PARANÁ**

**ESTHER REGINA DE SOUZA PINHEIRO**

ORIENTADOR – Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

Porto Alegre - 2011

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**NOVAS EVIDÊNCIAS E ANÁLISE QUANTITATIVA DAS  
INTERAÇÕES INSETO-PLANTA NO PERMIANO INFERIOR  
DA BACIA DO PARANÁ**

**ESTHER REGINA DE SOUZA PINHEIRO**

ORIENTADOR – Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Karen Adami-Rodrigues – Universidade Federal de Pelotas

Prof. Dr. Rosemarie Rohn Davies – Universidade Estadual Paulista

Prof. Dr. Tânia Lindner Dutra – Universidade do Vale do Rio dos Sinos

Dissertação de Mestrado apresentada como  
requisito parcial para a obtenção do Título de  
Mestre em Geociências.

Porto Alegre – 2011

Pinheiro, Esther Regina de Souza

Novas evidências e análise quantitativa das interações inseto-planta no permiano inferior da Bacia do Paraná. / Esther Regina de Souza Pinheiro. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2010.

[72 f.] il.

Dissertação (Mestrado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2010.

Orientação: Prof. Dr. Roberto Iannuzzi

1. Herbivoria. 2. Análise multivariada. 3. Folhas glossopterídeas. 4. Folhas cordaitaleanas. 5. Bacia do Paraná. I. Título

---

Catálogo na Publicação  
Biblioteca Geociências - UFRGS  
Miriam Alves CRB 10/1947

## **DEDICATÓRIA**

Dedico essa dissertação a pessoa que mais apoiou minha trajetória acadêmica. Me apresentou a ciência da forma mais bonita que ela pode ser. Foi muito mais que um amigo, muitas vezes um orientador. Muito obrigada Iehoiakim, sei que este é apenas o começo e eu o dedico a ti.

## AGRADECIMENTOS

Ao Professor Roberto Iannuzzi, pela orientação e por me proporcionar a realização desse trabalho com autonomia e liberdade criativa. Sei que muitas vezes nossas opiniões divergiram, mas tenha a certeza que sou muito grata a ti e que saio desta experiência muito feliz.

Às colegas da paleobotânica, em especial Daiana R. Boardman, Francine Kurzawe e Graciela Tybusch, pela ajuda, ensinamentos e por tornar minha estada no laboratório muito mais agradável e divertida!

Ao fotógrafo do DPE-UFRGS Luiz Flávio Lopes pelas imagens. Ao secretário Roberto Martins Pereira e a assistente administrativo Letícia Maria Barbosa pelo atendimento atencioso junto à secretaria do PPGGeo-UFRGS.

Aos amigos Aline Fregonezi, Amaralina Xavier, Bianca Spalding, Fernanda Brum, Fernanda Teixeira, Jeferson Fregonezi, Marcos Carlucci, Maria Laura Louzada, Marília Rodrigues e Rômela Rosa, pela alegria proporcionada pela convivência nos últimos dois anos e pelo carinho nos momentos difíceis. Vocês tornaram minha vida muito, mas muito mais feliz.

Muito obrigada ao colega Eduardo Premaor pelo auxílio na elaboração das figuras e ao colega Vanderlei Debastiani pela ajuda na realização das análises estatísticas.

Ao Laboratório de Ecologia Filogenética e Funcional e ao Laboratório de Ecologia de Populações e Comunidades pelos cafés, discussões, conselhos, enfim, por deixarem as portas abertas para mim. Muito obrigada Leandro e Sandra, vocês são muito especiais.

À minha família, em especial a minha querida mãe, Vera (ou Nildes como ela é mais conhecida na Biologia) pelo amor e apoio incondicional.

Agradeço também ao CNPQ, pelo apoio financeiro na forma da bolsa de pesquisa concedida, sem a qual teria sido impossível a viabilização do mestrado.

## RESUMO

O presente estudo apresenta uma re-análise dos registros de interação inseto-planta na “Flora Glossopteris”, relativos ao Permiano Inferior da Bacia do Paraná, no Rio Grande do Sul e Santa Catarina. O material preservado na forma de impressões/compressões foliares é proveniente do topo do Grupo Itararé, do Grupo Guatá (Formação Rio Bonito) e do Grupo Passa Dois (Formação Irati), e dos afloramentos Morro do Papaléo, Rio da Estiva, Mina do Faxinal, Quitéria e Minas do Leão. O principal objetivo foi analisar os registros existentes e as novas evidências de interações inseto-planta em megáfilos do Permiano Inferior da Bacia do Paraná, nos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, a fim de verificar possíveis padrões de distribuição dos danos. O trabalho foi dividido em três etapas, sendo a primeira uma revisão da coleção DPE-IG-UFRGS, para levantamento de novas amostras com evidências de fitofagia e exame do material já descrito na literatura. A segunda etapa consistiu na descrição do material inédito, proveniente do afloramento Rio da Estiva (SC), cedido pela coleção GSA-IG-USP, a qual culminou na elaboração do artigo que compõe o primeiro capítulo desta dissertação. A terceira e última etapa correspondeu à análise da existência de especificidade entre os padrões de herbivoria e os distintos gêneros foliares e da importância do sítio deposicional na ocorrência das interações inseto-planta no registro fóssil. Para tanto, foram utilizadas ferramentas estatísticas multivariadas (PCoA, MANOVA). Essa última etapa resultou no artigo apresentado no segundo capítulo da dissertação. Como resultado, encontrou-se no afloramento Rio da Estiva apenas 10 amostras de com sinais de consumo por artrópodes, que apresentaram somente três padrões de danos: consumo de margem foliar e remoção ovóide e linear de lâmina foliar. As folhas herbivorizadas foram classificadas como *Glossopteris* sp., *Glossopteris communis*, *Glossopteris occidentalis* e *Gangamopteris obovata*. Quanto à especificidade dos danos, a análise de variância indicou diferença significativa entre os gêneros foliares em relação aos padrões de fitofagia ( $P = 0.006$ ). *Glossopteris* sp. e *Cordaites* sp. diferiram entre si ( $P = 0.008$ ), assim como *Gangamopteris* sp. e *Cordaites* sp. ( $P = 0.04$ ). Entretanto, *Glossopteris* sp. não diferiu de *Gangamopteris* sp. Os afloramentos também diferiram em relação aos tipos de danos encontrados ( $P = 0.001$ ). A evidência de consumo de tecidos foliares indica que as glossopterídeas eram herbivorizadas predominantemente por insetos mandibulados. Os resultados sugerem a existência de especificidade entre os insetos herbívoros e a vegetação permiana. As diferenças encontradas entre os padrões de consumo entre as diferentes localidades sugerem que a herbivoria era mais intensa em certas comunidades de plantas do que em outras.

**Palavras-chave:** Herbivoria, análise multivariada, folhas glossopterídeas, folhas cordaitaleanas, Bacia do Paraná, Permiano Inferior.

## ABSTRACT

The present study offers a re-analysis of plant-insect interaction records in "*Glossopteris Flora*", from Paraná Basin (Lower Permian), found in Rio Grande do Sul e Santa Catarina states. The material preserved as leaf impressions/compressions come from Itararé Group, Guatá Group (Rio Bonito Formation) and Passa Dois Group (Irati Formation), and from five localities: Morro do Papaléo, Faxinal Mines, Rio da Estiva, Faxinal, Quitéria and Minas do Leão outcrops. The main goal was study the records of plant-insect evidences in megaphylls of Lower Permian, from Paraná Basin, in states of Rio Grande do Sul e Santa Catarina, to verify possible patterns of damages distributions. The work was divided in three stages: the first was a reviewed of DPE-IG-UFRGS collection, to survey new samples with evidence of phitophagy and examine the material described in literature. The second stage consisted in the description of the material from Rio da Estiva outcrop (SC), hand over by GSA-IG-USP collection. These results can be found in the first chapter of this dissertation. The third and last stage was the analysis of existence of specificity between the damage types and the leaf genera, and the importance of deposicional site in the presence of insect-plant interactions in the fossil record. For this, a Principal Coordinate Analyses (PCoA) and a multidimensional analysis of variance (MANOVA) was carried out. This last step resulted in a paper present at second chapter of the dissertation. As a result, in Rio da Estiva outcrop we found only ten samples with signs of consumption by arthropods, showing just three patterns of damages: removal of foliar edge, and ovoid and linear removals of foliar lamina. The leaves were classified as *Glossopteris* sp., *Glossopteris communis*, *Glossopteris occidentalis* and *Gangamopteris obovata*. As to damage specificity, the analyses of variance indicated that foliar genera differed significantly in relation to herbivory patterns ( $P = 0.006$ ). *Glossopteris* sp. and *Cordaites* sp differed to each other ( $P = 0.008$ ), as well as *Gangamopteris* sp. in relation to *Cordaites* sp. ( $P = 0.04$ ). However, *Glossopteris* sp. did not differ from *Gangamopteris* sp. Sites also differed significantly in relation to damage types ( $P = 0.001$ ). The evidence of consumption of foliar tissues indicates that glossopterids hosted a functional feeding group of predominantly mandibulate insects. The results suggest the existence of specificity between insects and the Permian vegetation. The differences found in the patterns and frequencies of consumption in different localities suggest that herbivory was more intensive in some plant communities than in others.

**Key-words:** Herbivory, multivariate analysis, glossopterid leaves, cordataleans leaves, Paraná Basin, Lower Permiano.

## SUMÁRIO

<b>Resumo</b>	1
<b>Abstract</b>	2
<b>Introdução</b>	5
<b>Objetivos</b>	8
<i>Objetivo geral</i>	8
<i>Objetivos específicos</i>	8
<b>Material e Métodos</b>	9
<i>Área de estudo</i>	9
<i>Danos foliares</i>	10
<i>Análises de dados</i>	11
<b>Resultados</b>	12
<b>Referências I</b>	14
<b>Capítulo I</b>	18
“NEW EVIDENCE OF PLANT – INSECT INTERACTIONS FROM GONDWANA IN THE LOWER PERMIAN”	18
<b>Capítulo II</b>	35
“SPECIFICITY OF LEAF DAMAGE IN THE PERMIAN “GLOSSOPTERIS FLORA”: A QUANTITATIVE APPROACH	35
<b>Considerações Finais</b>	66
<b>Referências II</b>	70
<b>Anexo A</b>	72



A presente dissertação inicia-se com uma breve INTRODUÇÃO ao tema de pesquisa, contendo os objetivos e a metodologia de trabalho. O CAPÍTULO I é composto pelo manuscrito intitulado “NEW EVIDENCE OF PLANT – INSECT INTERACTIONS FROM GONDWANA IN THE LOWER PERMIAN”, submetido na revista “Gondwana Research”. O CAPÍTULO II contém o manuscrito “SPECIFICITY OF LEAF DAMAGE IN THE PERMIAN “GLOSSOPTERIS FLORA”: A QUANTITATIVE APPROACH”, em processo de submissão. Esta dissertação encerra-se com um breve relato dos principais resultados obtidos nas CONSIDERAÇÕES FINAIS. Por fim, os documento relacionado a submissão do manuscrito encontram-se organizado no ANEXO A.

## INTRODUÇÃO

O estudo da origem e evolução das interações entre animais e plantas vasculares é um campo rico e em plena expansão tanto na Paleontologia quanto na Biologia como um todo. Para um melhor entendimento das relações animais-plantas no passado é necessário a união do maior número possível de informações paleontológicas e biológicas sobre os organismos envolvidos. Entretanto, o uso do uniformitarismo deve ser feito com cautela, pois tanto a qualidades das evidências fósseis, quanto análogos ecológicos atuais possuem limitações (LABANDEIRA, 2002).

O Gondwana, durante o Eopermiano, foi colonizado por uma vegetação muito característica conhecida como “Flora *Glossopteris*”. A “Flora *Glossopteris*” representa as floras que habitaram as terras do hemisfério sul nas médias e altas latitudes, associadas a biomas de climas temperados e frios (WNUK, 1996; WILLIS; McELWAIN, 2002; SOUZA, et. al., 2004). Os principais e mais abundantes grupos que compõe essa flora são as glossopterídeas (Pteridospermatophyta; Glossopteridales) e as cordaitaleanas (Gymnospermae; Cordaitales).

As glossopterídeas e cordaitaleanas representam grupos de plantas totalmente extintos que viveram apenas durante o Paleozóico. Nas reconstruções as glossopterídeas são vistas normalmente como árvores de pequeno a médio porte (4 a 6 m de altura) com as folhas em forma de língua inseridas em estreitas helicóides, formando rosetas de folhas (STEWART; ROTHWELL, 1993; WILLIS; McELWAIN, 2002; TAYLOR et al., 2009). Os principais gêneros foliares são *Glossopteris* e *Gangamopteris*. Ao grupo é associado o hábito de viver junto a corpos d’água. Já, as cordaitaleanas, representadas pelo gênero *Cordaites*, eram vegetais de caules lenhosos, com folhas grandes e multinervadas, inseridas helicoidalmente, com sementes e órgãos poliníferos organizados em estróbilos (STEWART; ROTHWELL, 1993; WILLIS; McELWAIN, 2002; TAYLOR et al., 2009). Folhas de *Cordaites* abundam no registro, sendo encontradas associadas a folhas de glossopterídeas, de onde se deduz que também viviam próximas aos corpos d’água (STEWART; ROTHWELL, 1993; SOUZA, et. al., 2004; TAYLOR et al., 2009).

No extremo oeste do Gondwana, i. é, sul da África e América do Sul, a “Flora *Glossopteris*” também é caracterizada por restos de caules (*Paracalamites* sp.) e ramos foliares (*Phyllothea* spp., *Sphenophyllum* spp., *Schizoneura* sp.) de esfenófitas, caules de licófitas (*Brasilodendron* sp., *Cyclodendron* sp., *Lycopodiopsis*

sp.), frondes de fetos (*Pecopteris* spp., *Sphenopteris* spp., *Asterotheca* spp.), ramos de coníferas (*Buriadia* spp., *Paranocladus* sp., *Kraseucladus* sp.) e sementes (*Cordaicarpus* spp., *Samaropsis* spp.), entre outros (RÖSLER, 1978; BERNARDES-DE-OLIVEIRA, 1980; ANDERSON; ANDERSON, 1985; ARCHANGELSKY et al., 1996; ROHN; RÖSLER, 2000; IANNUZZI; SOUZA, 2005; IANNUZZI, 2010).

O estudo das interações entre artrópodes e plantas é freqüentemente realizado através da análise de evidências preservadas em impressões/compressões foliares, visto que as folhas são os órgãos vegetais mais comumente encontrados no registro fóssil. Para reconhecer evidências de folivoria nos fósseis é necessário detectar a presença de um tecido de reação feito pela planta ainda em vida, tal como um calo ou crescimento anômalo de tecidos (MEYER; MARESQUELLE, 1983 *apud* LABANDEIRA, 1998).

Evidências diretas de interação inseto-plantas são relativamente raras no Período Permiano para o Gondwana. Os trabalhos de Chauhan et al. (1985), Srivastava (1987), Maheshwari e Bajpai (1990), e Banerji e Bera (1998) descrevem impressões foliares com indícios de consumo provenientes de bacias indianas. Tais evidências de folivoria foram atribuídas a artrópodes. Recentemente, Prevec et al. (2009) identificaram novas evidências de associação inseto-plantas para o Permiano Superior, coletadas na Bacia de Karoo, África do Sul. Este trabalho reuniu um grande número de informações sobre palinologia, tafonomia, lenhos fósseis, estruturas férteis de glossopterídeas, além das próprias evidências de interações inseto-plantas. Entretanto, a realização de comparações dos padrões de herbivoria ficou muito dificultada, visto que as folhas foram identificadas apenas como morfotipos e não como morfotaxons, i.é gênero e espécie.

Para o Período Permiano, o número de trabalhos sobre fitofagia em bacias sedimentares brasileiras é ainda menor. Em 1995, Guerra-Sommer publicou trabalho em que comunicou a presença de folhas de glossopterídeas com marcas de consumo por insetos em depósitos eopermianos da Bacia do Paraná, no Rio Grande do Sul. O trabalho se mostra importante a partir do momento em que é o primeiro registro de herbivoria no Brasil. Entretanto, a autora aprofundou-se pouco no tema, apresentando, porém, conclusões que não podem ser corroboradas a partir de um número tão reduzido de amostras (apenas 5 com evidência de dano). Em tal publicação, p. ex., Guerra-Sommer afirmou a existência de seletividade por partes dos insetos em relação ao gênero de folha a ser consumido, visto não ter encontrado folhas de *Cordaites* que apresentassem vestígios de danos. Contudo,

quase uma década mais tarde, Adami-Rodrigues e colaboradores (2004a) descreveram diversos tipos de padrões de consumo em folhas de *Cordaites* sp., também provenientes depósitos eopermianos da Bacia do Paraná no Rio Grande do Sul, a saber: consumo de margem foliar, remoção ovóide e linear de lâmina foliar, além de pequenas pontuações registradas sobre o limbo.

Por fim, os trabalhos de Adami-Rodrigues et al. (2004a, 2004b), realizados em folhas fósseis oriundas de diferentes localidades e níveis estratigráficos de estratos eopermianos da Bacia do Paraná, no Rio Grande do Sul, representaram um grande avanço no estudo de interação inseto-planta para a paleontologia brasileira, tendo obtido repercussão internacional. Pela primeira vez, amostras permianas brasileiras contendo indícios de herbivoria foram, não somente detalhadamente descritas de acordo com a nomenclatura internacionalmente estabelecida, como foram também analisadas sob uma perspectiva ecológica, a qual considera importantes questões, tal como teias alimentares. Desde então, há uma carência de novos trabalhos que abordem interação inseto-planta, não havendo novas publicações de registros de herbívora para o Paleozóico brasileiro.

## OBJETIVOS

Entre os objetivos da presente dissertação, encontram-se o geral e outros específicos, a saber:

### *Objetivo Geral*

Analisar os registros existentes e as novas evidências de interações inseto-planta em megáfílos do Permiano Inferior da Bacia do Paraná, nos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina, a fim de verificar possíveis padrões de distribuição dos danos.

### *Objetivos específicos*

1. Descrever os novos registros de evidências de interação inseto-planta dos depósitos do Permiano Inferior da Bacia do Paraná, provenientes dos Estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina.
2. Analisar a existência de associação entre os padrões de herbivoria e os distintos gêneros foliares, a qual indique uma especialização na interação.
3. Analisar a importância do sítio deposicional na ocorrência das interações inseto-planta no registro fóssil.

## MATERIAL E MÉTODOS

### *Área de estudo*

Os espécimes de plantas fósseis estudadas estão preservados na forma de impressões e compressões e são provenientes de depósitos de idade eopermiana da Bacia do Paraná, nos estados do Rio Grande do Sul e Santa Catarina. A Bacia do Paraná ocupa territórios no Brasil, no Paraguai, no Uruguai e na Argentina, tendo, aproximadamente 1.600.000 km<sup>2</sup>, sendo assim uma grande bacia sedimentar intracratônica Paleozóica-Mesozóica (MILANI et al., 2007). MILANI et al. (2007) apresentaram a litoestratigrafia dessa bacia e a classificaram em seis super-seqüências: Rio Ivaí, Paraná, Gondwana I, Gondwana II, Gondwana III e Bauru.

As cinco localidades utilizadas nessa pesquisa, Morro do Papaléo, Rio da Estiva, Mina do Faxinal, Quitéria e Minas do Leão, pertencem à super-seqüência Gondwana I de Milani et al. (2007), estando distribuídas, estratigraficamente, no topo do Grupo Itararé, na Formação Rio Bonito (Grupo Guatá) e no topo da Formação Irati (Grupo Passa Dois) (IANNUZZI et al., 2003, 2006; IANNUZZI, 2010). As associações dos depósitos da Formação Rio Bonito no Rio Grande do Sul apresentam idade entre o Sakmariiano tardio e o Artinskiano inicial (IANNUZZI, 2010), já os depósitos da Formação Irati foram datados como sendo do Artinskiano tardio (SANTOS et. al.. 2006).

O Morro do Papaléo (30°21'S – 51°34'W) se localiza no município de Mariana Pimentel, aproximadamente a 100 km da cidade de Porto Alegre (RS). Dessa localidade foram estudados três afloramentos fossilíferos: Seção Faxinal, nível 3/4 e nível 7/8. A área constituía, no Permiano, um paleovale, tendo gerado depósitos associados, principalmente, à ambientes lacustres e fluviais (IANNUZZI et al., 2006). Iannuzzi et al. (2003, 2006) propuseram o perfil estratigráfico desse afloramento utilizado nos estudos mais recentes dessa localidade.

O afloramento Rio da Estiva (26°16'S – 49°53'W) está localizado no Km 139 da rodovia BR 116, trecho entre Mafra e Papanduva, no município de Itaiópolis, extremo norte do estado de Santa Catarina. Apesar de conter amostras em bom estado de preservação, esse sítio foi pouco estudado (MEDEIROS; THOMAS-FILHO, 1973; RÖSLER, 1975, 1978). Medeiros e Thomas-Filho (1973) caracterizam a área como uma planície de inundação de um sistema deltaico.

A Mina do Faxinal está localizada no município de Arroio dos Ratos (RS). A associação florística está preservada sob a forma de compressões carbonificadas

(GUERRA-SOMMER, 1992), tendo seu ambiente deposicional interpretado como sendo o de uma planície aluvial por Paim et al. (1983).

Os afloramentos Quitéria e Minas do Leão tiveram poucas amostras estudadas. Quitéria está situado no município de Pântano Grande (30°28'S – 52°22'W), sendo caracterizado como um sistema laguna-barreira (JASPER; GUERRA-SOMMER, 1999). Já o afloramento Minas do Leão, localizado no km 90 da rodovia BR 290 (30°13'S – 52°03'W), é interpretado como tendo sido um ambiente deposicional marinho raso, próximo à linha da costa (ADAMI-RODRIGUES et. al., 2004a).

As amostras dos afloramentos Morro do Papaléo, Mina do Faxinal, Quitéria e Minas do Leão estão depositadas na coleção paleontológica do Departamento de Paleontologia e Estratigrafia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DPE-IG-UFRGS) enquanto que as do Rio da Estiva encontram-se depositadas na coleção paleontológica do Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental do Instituto de Geociências, na Universidade de São Paulo (GSA-IG-USP).

O presente estudo foi realizado através da coleta de novas amostras no afloramento Morro do Papaléo, da revisão da coleção DPE-IG-UFRGS e do empréstimo das amostras da localidade Rio da Estiva pelo GSA-IG-USP. Deste modo, o material estudado por Adami-Rodrigues et al. (2004a) foi revisado e incluído no levantamento para a realização das análises estatísticas.

#### *Danos foliares*

Foram analisadas impressões/compressões foliares dos gêneros *Glossopteris* sp., *Gangamopteris* sp. e *Cordaites* sp., quanto a presença de padrões de danos descritos na literatura para o Paleozóico (BECK; LABANDEIRA, 1998; ADAMI-RODRIGUES et al., 2004a), a saber:

- a) Atividade de consumo de ápice foliar;
- b) Atividade de consumo de margem foliar;
- c) Remoção ovóide de lâmina foliar;
- d) Remoção linear de lâmina foliar;
- e) Esqueletonização;
- f) Marcas de oviposição;
- g) Pequenas pontuações;
- h) Possíveis minas
- i) Possíveis galhas.

### *Análise de dados*

Foi realizada uma Análise de Coordenadas Principais (PCoA) das unidades amostrais (= espécimes de folhas fósseis), com objetivo de detectar os principais eixos de variação dos gêneros foliares em relação aos tipos de danos (variáveis). Além disso, foi feita uma MANOVA com teste de permutação (PILLAR; ORLÓCI, 1996), para avaliar o efeito do fator “gênero” e “afloramento”, assim como, a interação entre esses dois fatores em relação aos tipos de danos encontrados nas impressões/compressões foliares, descritas em uma matriz com dados de presença e ausência. A soma de quadrados entre grupos (estatística Qb) foi utilizada como critério do teste. Ambas as análises utilizaram o coeficiente de Sørensen como índice de similaridade entre as unidades amostrais (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998), tendo sido realizadas no pacote estatístico MULTIV 2.63 (PILLAR, 2006).



## RESULTADOS

O presente estudo possibilitou a elaboração de dois manuscritos, os quais compõem o corpo dessa dissertação e estão organizados em dois capítulos.

No capítulo I, tem-se o manuscrito intitulado “New evidence of plant – insect interactions from Gondwana in the Lower Permian”, submetido na revista “Gondwana Research”. Este trabalho trata da descrição de novos registros de herbivoria encontrados em impressões foliares dos gêneros *Glossopteris* spp. e *Gangamopteris*, spp., provenientes do afloramento Rio da Estiva, em Santa Catarina, e representa a primeira descrição formal de evidências de herbivoria para folhas do Permiano neste estado. Foram analisadas 102 amostras, sendo que apenas 10 apresentaram evidências de interação inseto-planta. Três padrões de danos foliares foram encontrados: remoção de margem foliar e remoção ovóide e linear de lâmina foliar. Os danos foram encontrados em espécimes de *Glossopteris* sp., *Glossopteris communis* Feistmantel 1876, *Glossopteris occidentalis* White 1908, e *Gangamopteris obovata* (Carruthers) White 1908. Os dados indicaram que o consumo de folhas de glossopterídeas era realizado por insetos predominantemente mandibulados (PREVEC et al., 2009). Da mesma forma, as diferenças encontradas entre os padrões de danos e as frequências de consumo nas diferentes localidades de idades relativamente equivalentes (intervalo Sakmario tardio – Artinskiano precoce) sugeriram que a fitofagia era mais intensa em algumas comunidades de plantas do que em outras. Além disso, ampliou-se geograficamente a ocorrência destes tipos de interação para o centro da Bacia, i. é extremo norte do estado de Santa Catarina, antes restritas a sua porção sul, ou seja, ao estado do Rio Grande do Sul.

No capítulo II, encontra-se o manuscrito “Specificity of leaf damage in the Permian “*Glossopteris* Flora”: a quantitative approach”, o qual está em processo de submissão no periódico “Review of Palaeobotany and Palynology”. Neste trabalho, analisam-se as diferenças existentes nas evidências de herbivoria presentes em diferentes gêneros foliares que compõem a flora permiana, utilizando para isto ferramentas estatísticas multivariadas. Tais ferramentas auxiliam na detecção de padrões quando se trabalha com um grande número de amostras. Foram avaliadas 850 amostras provenientes de cinco localidades (Morro do Papaléo, Rio da Estiva, Mina do Faxinal, Quitéria e Minas do Leão) e encontrou-se que os gêneros *Glossopteris* sp., *Gangamopteris* sp. e *Cordaites* sp. diferem entre si quanto aos

padrões morfológicos de danos, assim como os afloramentos também se diferenciam entre si. Desta forma, concluiu-se que havia, até certo ponto, especificidades entre artrópodes herbívoros e plantas já no Permiano. As diferenças encontradas entre os afloramentos levantaram algumas questões, tais como, uma possível existência de gradiente latitudinal na distribuição dos tipos de danos foliares no Gondwana, ou se há possíveis diferenças tafonômicas entre as localidades que possam explicar os resultados obtidos.

## REFERÊNCIAS I

- ADAMI-RODRIGUES, K.; IANNUZZI, R.; PINTO, I.D. 2004a. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. **Fossils and Strata**, Londres, v. 51, p. 106-125.
- ADAMI-RODRIGUES, K.; SOUZA, P.A.; IANNUZZI, R.; PINTO, I.D. 2004b. Herbivoria em floras Gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: análise quantitativa. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 7, p. 93-102.
- ARCHANGELSKY, S.; GONZÁLEZ, C.R.; CÚNEO, N.R.; SABATTINI, N.; CÉSARI, S.N.; ACEÑOLAZA, F.G.; GARCIA, G.B.; BUATOIS, L.A.; OTTONE, E.; MAZZONI, A.F.; HÜNICKEN, M.A.; GUTIÉRREZ, P.R. 1996. **El Sistema Pérmico en la Republica Argentina y en la Republica Oriental del Uruguay**. Cordoba: Academia Nacional de Ciências. 417 p.
- ANDERSON, J.M.; ANDERSON, H.M. 1985. **Paleoflora of Southern Africa. Prodrumus of South African Megaflores, Devonian to Lower Cretaceous**. Rotterdam: A.A. Balkema. 423 p.
- BANERJI, M.; BERA, S. 1998. Record of zooecidia on leaves of *Glossopteris browniana* Brongn. from Mahuda Basin, Upper Permian, Indian Lower Gondwana. **Indian Biologist**, Calcutta, v. 30, p. 58-61.
- BECK, L.B.; LABANDEIRA, C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 142, p. 139-173.
- BERNARDES-DE-OLIVEIRA, M.E.C. 1980. Tafoflora Eogondvânica da Formação Rio Bonito (Camada Irapuá), Bacia do Paraná, Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 2., 1980. Buenos Aires, **Actas...** Buenos Aires. p. 69-88.
- CHAUHAN, D.K.; TIWARI, S.P.; MISRA, D.R. 1985. Animal and plant relationship during Carbo-Permian Period of India. **Bionature**, Ghaziabad, v. 5, p. 5-8.
- GUERRA-SOMMER, M. 1992. Padrões epidérmicos de Glossopteridales da tafoflora do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano-Kinguriano Bacia do Paraná, Brasil). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 19, p. 26-40.

\_\_\_\_\_. 1995. Fitofagia em Glossopterídeas na paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 22, p. 58-63.

IANNUZZI, R. 2010. The flora of Early Permian coal measures from the Paraná Basin in Brazil: a review. **International Journal of Coal Geology**, Amsterdam, v. 83, p. 229-247.

IANNUZZI, R.; MARQUES-TOIGO, M.; SCHERER, C.M.S.; CARAVACA, G.; VIEIRA, C.E.L., PEREIRA, L.S. 2003. Reavaliação da fitobioestratigrafia da seqüência gonduânica sul-riograndense: estudo de caso do afloramento Morro do Papaléo (Bacia do Paraná, Permiano Inferior). In: ENCONTRO SOBRE A ESTRATIGRAFIA DO RIO GRANDE DO SUL: ESCUDO E BACIAS, 2003. Porto Alegre, **Anais...** Porto Alegre, p. 183-185.

IANNUZZI, R.; SOUZA, P.A. 2005. Floral succession in the Lower Permian deposits of the Brazilian Paraná Basin: an up-to-date overview. In: LUCAS, S.G.; ZIGLER, K.E. (Eds) **The Nonmarine Permian**. Albuquerque: New Mexico Museum of Natural History. p. 144-149.

IANNUZZI, R.; SCHERER, C.M.S.; SOUZA, P.A.; HOLZ, M.; CARAVACA, G.; ADAMI-RODRIGUES, K.; TYBUSCH, G.P.; SOUZA, J.M.; SMANIOTTO, L.P.; FISCHER, T.V.; SILVEIRA, A.S.; LYKAWKA, R.; BOARDMAN, D.R.; BARBOZA, E.G. Afloramento Morro do Papaléo, Mariana Pimentel, RS - Registro ímpar da sucessão sedimentar e florística pós-glacial do Paleozóico da Bacia do Paraná. In: WINGE, M.; SCHOBENHAUS, C.; BEBERT-BORN, M. L. C.; QUEIROZ, E.T.; CAMPOS, D.A.; SOUZA, C.R G.; FERNANDES, A.C.S. (ed.) **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**, v. 3, p. 1-13, 2006. Disponível em <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio101/sitio101.pdf>

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**, Porto Alegre, v. 26, p. 49-58.

LABANDEIRA, C.C. 1998. Early history of Arthropod and vascular associations. **Annual Review of Earth and Planetary Sciences**, Palo Alto, v. 26, p. 329-377.

\_\_\_\_\_. 2002. The history of associations between plants and animals. In: HERRERA, C.M.; PELLMYR, O. (Ed.) **Plant–Animal Interactions: an evolutionary approach**. Londres: Blackwell Science. p. 26-74.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. 1998. **Numerical Ecology**. Amsterdam: Elsevier. 853 p.

MAHESHWARI, H.K.; BAJPAI, U. 1990. Trace fossils from Permian Gondwana of Rajmahal hills. **Geophytology**, Lucknow, v. 20, p. 45-47.

MEDEIROS, R.A.; THOMAZ FILHO, A. 1973. Fácies e ambientes deposicionais da Formação Rio Bonito. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 27., 1973. Aracaju, **Anais...** Aracaju, p. 3-12.

MEYER, J.; MAREQUELLE, H.J 1983. **Anatomie des galles**. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 662 p.

MILANI, J.E.; MELO, J.H.G.; SOUZA, P.A.; FERNANDES, L.A. & FRANÇA, A.B. 2007. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobras**, Rio de Janeiro, v. 15 p. 265-287.

PAIM, P.S.G.; PICCOLI, A.E.M.; SARTUR, J.A.D.; MUNARO, P.; HOLZ, M.; GRANITOFF, W. 1983. Evolução paleogeográfica do Super Grupo Tubarão na área de Mariana Pimentel-Faxinal, Guaíba, RS. In: SIMPÓSIO SUL-BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 1., 1983. Porto Alegre, **Atas...** Porto Alegre: p. 140-159.

PILLAR, V.D. 2006. MULTIV - Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling; User's Guide v. 2.4. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.

PILLAR, V.D.; ORLÓCI, L. 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. **Journal of Vegetation Science**, Knivsta, v. 7, p. 585-592.

PREVEC, R.; LABANDEIRA, C.C.; NEVELING, J.; GASTALDO, R.A.; LOOY, C.V.; BAMFORD, M. 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: a new Late Permian fossil locality from KwaZulu – Natal, South Africa. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 156, p. 454-493.

ROHN, R.; RÖSLER, O. 2000. Middle to Upper Permian phyt stratigraphy of the eastern Paraná Basin. **Revista Universidade Guarulhos**, Guarulhos, v. 5, p. 69-73.

RÖSLER, O. 1975. Tafoplóculas eogondwânicas do Brasil II: ocorrência de Rio da Estiva (Permiano – Formação Rio Bonito – Santa Catarina). **Boletim IG – USP**, São Paulo, v. 6, p. 1-11.

RÖSLER, O. 1978. The Brazilian Eogondwanic floral succession. **Boletim IG – USP**, São Paulo, v. 9, p. 85-91.

SANTOS, R.V.; SOUZA, P.A.; ALVARENGA, C.J.S.; DANTAS, E.L.; PIMENTEL, M.M.; OLIVEIRA, C.G.; ARAÚJO, L.M. 2006. SHRIMP U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. **Gondwana Research**, Amsterdam, v 9, p. 456-463.

SOUZA, P.A.; IANNUZZI, R.; SHULTZ, C.L. 2004. O Permiano. In: COIMBRA J.C.; LEMOS, V.B.; SOUZA, P.A.; SCHULTZ, C.L., IANNUZZI, R.(Ed.) **Antes dos dinossauros: a evolução da vida e o seu registro fóssil no Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: UFRGS. p. 51-71.

SRIVASTAVA, A.K. 1987. Lower Barakar flora of Raniganj Coalfield and insect/plant relationship. **The Palaeobotanist**, Lucknow, v. 36, p.139-142.

STEWART, W.S.; ROTHWELL, G.W. 1993. **Paleobotany and Evolution of Plants**. Cambridge: Cambridge University Press. 521 p.

TAYLOR, T.N.; TAYLOR, E.L.; KRINGS M. 2009. **Paleobotany: the biology and evolution of fossil plants**. Amsterdam: Elsevier. 1253 p.

WILLIS, K.J.; McELWAIN, J.C. 2002. **The Evolution of Plants**. Oxford: University Press. 378 p.

WNUK, C. 1996. The development of floristic provincialism during the Middle and late Paleozoic. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 90, p. 6-40.

## **CAPÍTULO I**

### **“NEW EVIDENCE OF PLANT – INSECT INTERACTIONS FROM GONDWANA IN THE LOWER PERMIAN”**

Esther R. S. Pinheiro, Graciela P. Tybusch & Roberto Iannuzzi

In: Gondwana Research (submetido)

## NEW EVIDENCE OF PLANT – INSECT INTERACTIONS FROM GONDWANA IN THE LOWER PERMIAN

Esther Regina de Souza Pinheiro<sup>a\*</sup>, Graciela Pereira Tybusch<sup>a</sup> & Roberto Iannuzzi<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Laboratório de Paleobotânica, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, prédio 43127/213, CEP 91540-000, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

\*Corresponding author:

*E-mail address:* esther.pinheiro@ufrgs.br (E. R. S. Pinheiro)

**ABSTRACT** – Impressions and compressions of leaves provide a good information about herbivory in Gondwanan Flora. The study material was recovered from the Rio da Estiva outcrop, municipality of Itaiópolis, northernmost Santa Catarina state, Brazil. The plant fossil-bearing strata are situated, stratigraphically, in the basal to middle part of the Rio Bonito Formation, a unit of the Lower Permian sequence of the Paraná Basin. The paleobotanical association is characterized as “pure *Glossopteris* Flora”, and contains remains of glossopterid leaves (*Glossopteris* spp. and *Gangamopteris* sp.), seeds (*Samaropsis* sp. and *Cordaicarpus* sp.) and fruits (*Ottokaria* sp.). We analyzed 102 samples, of which only 10 showed evidence of insect damages. Three patterns of plant damage were found: removal of foliar edge, and ovoid and linear removals of foliar lamina. The damage occurs in leaves of *Glossopteris* sp., *Glossopteris communis*, *Glossopteris occidentalis* and *Gangamopteris obovata*. The evidence of consumption of foliar tissues indicates that glossopterids hosted a functional feeding group of predominantly mandibulate insects. The differences found in the patterns and frequencies of consumption in different localities of equivalent ages suggest that herbivory was more intensive in some plant communities than in others.

*Keywords:* Early Permian; Herbivory; *Glossopteris* Flora; Rio Bonito Formation; Paraná Basin.

### 1. Introduction

The analysis of interactions between plants and insects in the fossil record is an expanding field in Paleontology. Herbivory is normally studied through the evidences



preserved in leaf compressions and impressions, since leaves are the most common plant organ in the fossil record. The evidence of plant-insect interactions for the Paleozoic includes herbivory, galls, possible mines, oviposition and leaf skeletonization (Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodrigues et al., 2004a). To recognize herbivory in the fossil record, it is normally necessary to detect the presence of plant reaction tissues such as calluses or anomalous tissues induced by trauma while the plant organ was alive (Meyer and Maresquelle, 1983 *apud* Labandeira, 1998).

The record of vascular plants, arthropods, and their probable interactions is well described for the Paleozoic. The Paleozoic insects are comparable to modern forms in terms of mouthparts (Labandeira, 1997) and functional feeding groups (Labandeira, 1998). Some authors have suggested that groups of insects have been herbivorous since the Paleozoic (Popov and Wootton, 1977; Labandeira, 1998), and some were already endophytic (Labandeira and Phillips, 1996). Records of plant-insect associations start in the Devonian but become more common during the Carboniferous, highlighting especially those from coal balls associated with Euroamerican swamp forests (Scott and Taylor, 1983; Chauhan et al., 1985; Scott et al., 1985; Labandeira and Beal, 1990; Chaloner et al., 1991; Scott et al., 1992; Labandeira and Phillips, 1996; Labandeira et al., 1997; Labandeira, 1998, 2002, 2006). In comparison, studies on phytophagy for that period are extremely rare in Gondwana (Iannuzzi and Labandeira, 2008).

For the Permian, the direct evidence of plant-insect associations decreased around the world, but again is still relatively rare in Gondwana (Labandeira, 2002, 2006). For the Indian Permian deposits, Chauhan et al. (1985), Srivastava (1987), Maheshwari and Bajpai (1990), and Banerji and Bera (1998) reported evidence of plant consumption by arthropods. Guerra-Sommer (1995) and Adami-Rodrigues et al. (2004a, 2004b) described evidence of phytophagy in glossopterids for the Lower Permian in Brazil. Finally, Prevec et al. (2009)

identified new evidence of plant-insect associations in the South African Upper Permian strata.

During the Permian, the Gondwanan continents were almost entirely covered by a well-known kind of vegetation named as “*Glossopteris* Flora” (Wnuk, 1996). Particularly, in the Paraná Basin, the record of “*Glossopteris* Flora” is mostly characterized by remains of sphenopsid stems (*Paracalamites* sp.) and leaf branches (*Phyllothea* spp., *Sphenophyllum* spp., *Schizoneura* sp.), lycophyte stems (*Brasilodendron* sp., *Lycopodiopsis* sp.), fronds of ferns (*Pecopteris* spp., *Sphenopteris* spp.), leaves of glossopterids (*Glossopteris* spp., *Gangamopteris* spp.) and cordaites (*Cordaites* sp.), and seeds (*Cordaicarpus* spp., *Samaropsis* spp.), among other types of plant remains (Rösler, 1978; Bernardes-de-Oliveira, 1980; Rohn and Rösler, 2000; Iannuzzi and Souza, 2005; Tybusch and Iannuzzi, 2008; Iannuzzi, 2010).

In this context, our main goal herein was to report and analyze new records of plant-insect interactions found in the one “*Glossopteris* Flora” plant association from the Lower Permian of the Paraná Basin, southern Brazil, since these are rare for Gondwana as a whole. This contribution is part of the Master Thesis of the senior author (E.R.S.P.).

## **2. Material and Methods**

The material studied was recovered from the Rio da Estiva outcrop (26°16'S – 49°53'W), which is revealed by a narrow road cut on highway BR-116 (Km 139), between the municipalities of Mafra and Papanduva, in the municipality of Itaiópolis, northernmost Santa Catarina State (Fig. 1). The plant fossil-bearing strata are situated, stratigraphically, in the basal to middle part of the Rio Bonito Formation (Fig. 1), a unit of the Lower Permian sequence in the Paraná Basin (Rösler, 1975). These strata consist mainly of thin mudstones containing several coal-bearing lenses interbedded with sandstone and siltstone beds; the total exposure is only 60 cm thick (Rösler, 1975).

The paleobotanical association was defined by Rösler (1978) as “pure *Glossopteris* Flora”, and contains remains of glossopterid leaves (*Glossopteris* spp. and *Gangamopteris* sp.), seeds (*Samaropsis* sp. and *Cordaicarpus* sp.) and glossopterid fructifications (*Ottokaria* sp.) (Rösler, 1975; Rösler, 1978). This association was originally considered as belonging to the Artinskian-Kungurian interval by Rösler (1978). However, an age between Late Sakmarian and Early Artinskian can be accepted for the association because of recent advances in radiometric dating for deposits of the Rio Bonito Formation from the Rio Grande do Sul State (Iannuzzi, 2010).

Medeiros and Thomas-Filho (1973) characterized, sedimentologically, the area as a periodically flooded tidal flat within a deltaic system, which should explain for Rösler (1975) the succession of very thin coal lenses found along the fossiliferous beds. Despite of this, Rösler (1975) did not resolve several questions about the interpretation of the depositional environment present in this outcropping section.

We inspected each leaf impression searching for the presence of all kinds of damage as described in the literature for the Permian (Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodrigues et al., 2004a), such as: a) feeding activity at the foliar apex, b) removal of the foliar edge, c) ovoid removal of the foliar lamina, d) linear removal of the foliar lamina, e) skeletonization, f) oviposition scars, g) punctures, h) mines, and i) galls. The samples are housed in the paleontological collection of the Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental of the Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (GSA-IG-USP), in São Paulo, Brazil.

### **3. Results**

In total, 102 specimens of fossil leaves were analyzed. Insect-plant interactions were present in only 10 of these specimens and three types of damage were assigned for them: foliar margin feeding, ovoid removal of the foliar lamina, and linear removal of the foliar lamina.

### 3.1. Foliar margin feeding (Fig. 2: 1, 2)

#### *Specimens studied*

*Glossopteris* sp.: GP/3T 2441(A) and GP/3T 2443;

*Glossopteris communis* Feistmantel 1876: GP/3T 2447, GP/3T 2448, and GP/3T 2449;

*Gangamopteris obovata* (Carruthers) White 1908: GP/3T 2450.

#### *Description*

Marginal traces of foliar excision. The presence of a plant defense mechanism with clear reaction tissue rims, evidenced by a thickening of the colored contour surrounding the leaf edge where phytophagy has taken place.

#### *Dimensions*

Excisions 5 to 17 mm long on the foliar edge.

### 3.2. Ovoid removal of foliar lamina (Fig. 2: 2, 3, 5)

#### *Specimens studied*

*Glossopteris* sp.: GP/3T 2441(A), GP/3T 2441(B), GP/3T 2441(C), and GP/3T 2441(D);

*Glossopteris communis*: GP/3T 2445, GP/3T 2447, and GP/3T 2448.

#### *Description*

Complete consumption of all foliar tissues within a circumscribed region of a leaf, resulting in circular polylobate surface patterns surrounded by apparent a pronounced reaction rims similar to the ones above-described to *foliar margin feeding*. The cavity resulting from removal has the major axis aligned with the direction of secondary venation of the foliar lamina.

#### *Dimensions*

Ellipses with the major axis ranging from 0.5 to 9 mm in length.

### 3.3. Linear removal of foliar lamina (Fig. 2: 2, 4, 5, 6, 7)

#### *Specimens studied*

*Glossopteris* sp.: GP/3T 2441(A), GP/3T 2441(B), GP/3T 2441(C), GP/3T 2441(D), and GP/3T 2443;

*Glossopteris communis*: GP/3T 2439(A), GP/3T 2439(B), GP/3T 2446, and GP/3T 2447;

*Glossopteris occidentalis* White 1908: GP/3T 2442.

#### *Description*

Elongate structures parallel to the secondary venation of the leaf, surrounded by a reddish reaction tissue as the others previous-mentioned damages.

#### *Dimensions*

Elongate structures, 2 – 12 mm in length on the longest axis.

## 4. Discussion and Conclusions

The Rio da Estiva outcrop is exceptional for the good preservation of the leaf impressions. The 10% of herbivory rate found herein can be considered high if the small number of available leaves for study (102 specimens in total) is taken into account. Adami-Rodrigues et al. (2004a), in a study also carried out in the Lower Permian of the Paraná Basin, obtained an herbivory frequency of only 8% in 352 samples analyzed. On the other hand, Beck and Labandeira (1998) found 31% of leaves with indications of phytophagy on a total of 1041 leaves studied from Lower Permian deposits of north-central Texas. The rate of herbivory seems to be related to temperature, humidity, herbivore specificity, and also to sample size (Coley and Aide, 1991, Coley and Barone, 1996; Wilf et al., 2005; Adams and Zhang, 2010). This finding indicates that the influence of sampling effort on estimations of herbivory rates in geological records is a topic that deserves more attention and not can be satisfactorily used to explain the rate obtained in our case.

Amongst the nine morphotypes of foliar damage described for the Permian (Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodrigues et al., 2004a), only three were found in the Rio da Estiva outcrop, e.g. margin feeding, and ovoid and linear removals of the lamina. Then, the evidences of consumption of foliar tissues indicate that glossopterids hosted basically a functional feeding group of predominantly mandibulate insects in this plant assemblage.

The patterns of margin feeding, also found here, are the most extensively documented in terrestrial Paleozoic compression deposits around the world (Labandeira, 2006). We found this kind of damage in leaves classified as *Glossopteris* sp., *Glossopteris communis*, and *Gangamopteris obovata*. This is the first record of margin feeding for the species *Gangamopteris obovata*. Margin foliar damage is attributed to orthopteroid insects, considering that mainly this group had this feeding habit during the Late Paleozoic (Guerra-Sommer, 1995; Beck and Labandeira, 1998; Labandeira, 1998). However, Adami-Rodrigues et al. (2004a) suggested that primitive members of Coleoptera may also be candidates for the consumption of glossopterid external foliage, such as that they have been found in the Early Permian in the Paraná Basin.

Compared to margin feeding, hole feeding has only intermittent and occasional records throughout the later Pennsylvanian and Permian (Labandeira and Allen, 2007). In the Rio da Estiva outcrop, ovoid and linear consumptions of the lamina foliar were found in specimens of *Glossopteris* sp. and *Glossopteris communis*, and linear removal also occurred in one specimen of *Glossopteris occidentalis*. This differs a little bit from the results obtained by Adami-Rodrigues et al. (2004a) in the Paraná Basin, who found ovoid consumption in leaves of *Glossopteris* sp. and *Cordaites hislopii* (Bunb.) Seward and Leslie 1908, and evidences of linear removal in impressions of *Glossopteris communis*, and also *Cordaites hislopii*. However, the absence of damages in specimens of the genus *Cordaites* in Rio da Estiva outcrop probable is because it is not present in the locality. It is possible that these consumption patterns are associated with the activity of unknown primitive insects related to

coleopterans (Adami-Rodrigues et al., 2004a), since modern beetles of the families Chrysomelidae and Curculionidae produce morphological patterns of herbivory very similar to those found in the fossil record (Jonhson and Lyon, 1993).

Curiously, the three kinds of phytophagy in the Rio da Estiva outcrop have larger dimensions compared to other records of herbivory in glossopterids registered in Paraná Basin (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Differences in leaf area loss are related to temperature, and warmer environments show high rates of leaf area loss (Coley and Aide, 1991, Coley and Barone, 1996). Bearing in mind that Rio da Estiva outcrop is the site located further north in comparison with the others previously studied by Adami-Rodrigues et al. (2004a), located in the Rio Grande do Sul State, this difference of herbivory pattern of consumption could be explained by a latitudinal gradient. Many studies indicate that low latitudes provide relative environmental stability, higher thermal energy, higher biodiversity and consequently more intense biotic interactions (Coley and Barone, 1996; Pennings and Silliman, 2005; Dyer et al., 2007), which could be applied to plant-insect interactions.

In reality, a north-south floral gradient was actually recorded between Permian plant associations from the Rio Grande do Sul State and the others situated in northerly parts of the basin. Iannuzzi (2010) highlighted this floral difference, indicating which plant taxa were restricted to each of these two areas. However, the author did not furnish a specific explanation for this phytogeographic pattern beyond emphasize the paleogeographic latitudinal gradient existent. For Iannuzzi (2010), a not yet determinate ecological factor linked to this latitudinal gradient (for instance, temperature gradient, rainfall regime, etc.) could be probably responsible for this distinct floral distribution.

Finally, when we compare patterns and frequencies of consumption in Rio da Estiva outcrop with the study of Adami-Rodrigues et al. (2004a), both made with specimens from Lower Permian of Paraná Basin, we can conclude that herbivory was more intensive in some plant communities than in others. These differences in the herbivory patterns can be explained

by already above-mentioned latitudinal gradient, but also either by taphonomic processes, paleoecological factors or simply because each depositional environment may be represent a distinct flora and fauna, which may lead to different patterns of plant-insect interactions. All these topics deserve further investigation in future studies.

Therefore, the need is evident for a larger number of studies that approach insect-plant interactions from a paleoecological perspective, focusing on understanding the patterns, process, and evolution of paleocommunities.

## **5. Acknowledgements**

The authors thank Luiz Flávio Lopes (DPE-IG-UFRGS) for the photographs, Ms Eduardo Premaor for the figures, and Ms. Daiana R. Boardman and Ms. Francine Kurzawe for helpful criticism and suggestions. We also are grateful to Janet Red (native English speaker) for the language corrections. This research received support from the “Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico” of Brazil (CNPq) (grants PQ309322/2007-3, PQ305687/2010-7 and 483463/2007-8) and the “Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul” (FAPERGS) (Project PqG1015846).



## 6. References

- Adami-Rodrigues, K., Iannuzzi, R., Pinto, I.D., 2004a. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata* 51, 106-125.
- Adami-Rodrigues, K., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Pinto I.D., 2004b. Herbivoria em floras Gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7, 93-102.
- Adams, J.M., Zhang, Y., 2010. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology* 97, 933-940.
- Banerji, M., Bera, S., 1998. Record of zooecidia on leaves of *Glossopteris browniana* Brongn. from Mahuda Basin, Upper Permian, Indian Lower Gondwana. *Indian Biologist* 30, 58-61.
- Beck, L.B., Labandeira, C.C., 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. *Pelaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142, 139-173.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 1980. Taoflora Eogondvânica da Formação Rio Bonito (Camada Irupá), Bacia do Paraná, Brasil. 2 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía/Primer Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas, Buenos Aires 69-88.
- Chaloner, W.G., Scott, A.C., Stephenson, J., 1991. Fossil evidence for plant-arthropod interactions in the Paleozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 333, 177-186.
- Chauhan, D.K., Tiwari, S.P., Misra, D.R., 1985. Animal and plant relationship during Carboniferous-Permian Period of India. *Bionature* 5, 5-8.
- Coley, P.D., Aide, T.M., 1991. Comparison of folivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price, P.W., Lewinsohn, G.W., Fernandes Benson, W.W.

- (Eds.), *Plant–Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley & Sons, NY, pp. 25–49.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Folivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27, 305-335.
- Dyer, L.A., Singer, M.S., Lill, J.T., Stireman, J.O., Gentry, G.L., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Greeney, H.F., Wagner, D.L., Morais, D.L., Diniz, I.R., Kursar, T.A., Coley, P.D., 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448, 696-699.
- Guerra-Sommer, M., 1995. Fitofagia em Glossopterídeas na paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná). *Pesquisas em Geociências* 22, 58-63.
- Iannuzzi, R., Labandeira, C.C., 2008. The oldest record of external foliage feeding and the expansion of insect folivory on land. *Annals of the Entomological Society of America* 101, 79-94.
- Iannuzzi, R., Souza, P.A., 2005. Floral succession in the Lower Permian deposits of the Brazilian Paraná Basin: an up-to-date overview. In: Lucas, S.G., Zigler, K.E. (Eds.), *The Nonmarine Permian: New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 30, 144–149.
- Iannuzzi, R., 2010. The flora of Early Permian coal measures from the Paraná Basin in Brazil: A review. *International Journal of Coal Geology* 83, 229-247.
- Johnson, T.L. and Lyon, J.E., 1993. *Insects on trees and shrubs*. Cornell University Press, Ithaca.
- Labandeira, C.C., 1997. Insect mouthparts: ascertaining the paleobiology of insect feeding strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 153-193.
- Labandeira, C.C., 1998. Early history of Arthropod and vascular associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26, 329-377.

- Labandeira, C.C., 2002. The history of associations between plants and animals. In: Herrera, C.M., Pellmyr, O. (Eds.), *Plant–Animal Interactions: an evolutionary approach*. Blackwell Science, London, pp. 26-74.
- Labandeira, C.C., 2006. Silurian to Triassic plant and hexapod clades and their associations: new data, a review, and interpretations. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64, 53-94.
- Labandeira, C.C., Allen, E.G., 2007. Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other Late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 247, 197-219.
- Labandeira, C.C., Beall, B.S., 1990. Arthropod terrestriality. In Mikulic, D.G. (Ed.), *Arthropods: Notes for a Short Course*, University of Tennessee Press, Knoxville, pp. 214-256.
- Labandeira, C.C., Phillips, T.L., 1996. A Carboniferous insect gall: insight into early ecological history of Holometabola. *Proceedings of the National Academy of Science* 93, 8470-8474.
- Labandeira, C.C., Phillips, T.L., Norton, R.A., 1997. Oribatid mites and the decomposition of plant tissues in Paleozoic coal-swamp forests. *Palaios* 12, 319-353.
- Maheshwari, H.K., Bajpai, U., 1990. Trace fossils from Permian Gondwana of Rajmahal hills. *Geophytology* 20, 45-47.
- Medeiros, R.A., Thomaz Filho, A., 1973. Fácies e ambientes deposicionais da Formação Rio Bonito. *Anais Congresso Brasileiro de Geologia* 27, 3-12.
- Meyer, J., Marequelle, H.J., 1983. *Anatomie des galls*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Pennings, S.C., Silliman, B.R., 2005. Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant–herbivore interaction strength. *Ecology* 86, 2310-2319.
- Popov, YA., Wootton, R., 1977. The Upper Liassic Heteroptera of Mecklenburg and Saxony. *Systematic Entomology* 2, 33-351.

- Prevec, R., Labandeira, C.C., Neveling, J., Gastaldo, R.A., Looy, C.V., Bamford, M., 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: a new Late Permian fossil locality from KwaZulu – Natal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 454-493.
- Rohn, R., Rösler, O., 2000. Middle to Upper Permian phytostratigraphy of the eastern Paraná Basin. *Revista Universidade Guarulhos* 5, 69–73.
- Rösler, O., 1975. Tafoflóruas eogondwânicas do Brasil II: ocorrência de Rio da Estiva (Permiano – Formação Rio Bonito – Santa Catarina). *Boletim IG – USP* 6, 1-11.
- Rösler, O., 1978. The Brazilian Eogondwanic floral succession. *Boletim IG – USP* 9, 85-91.
- Scott, A.C., Taylor, T.N., 1983. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *Botanical Review* 49, 259-307.
- Scott, A.C., Chaloner, W.G., Paterson, S., 1985. Evidence of pteridophyte-arthropod interactions in the fossil record. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh B* 86, 133-140.
- Scott, A.C., Stephenson, J., Chaloner, W.G., 1992. Interaction and coevolution of plants and arthropods during the Paleozoic and Mesozoic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 335, 129-165.
- Srivastava, A.K., 1987. Lower Barakar flora of Raniganj Coalfield and insect/plant relationship. *The Palaeobotanist* 36, 139-142.
- 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.
- Wilf, P., Labandeira, P.P., Johnson, K.R., Cúneo, N.R., 2005. Richness of plant–insect associations in Eocene Patagonia: a legacy for South American biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102, 8944-8948.
- Wnuk, C., 1996. The development of floristic provincialism during the Middle and late Paleozoic. *Review of Palaeobotany and Palynology* 90, 6-40.

**Fig. 1:** Location map (1) and stratigraphic section (2) of the Rio da Estiva outcrop, Santa Catarina state, southern Brazil (Lower Permian, Paraná Basin).

**Fig. 2:** Evidence of herbivory in glossopterid leaves from the Rio da Estiva outcrop, in the Lower Permian strata from the southern Paraná Basin. In: 1) *Gangamopteris obovata* (GP/3T 2450), with evidence of foliar margin feeding; 2) *Glossopteris* sp. (GP/3T 2441A), showing margin, ovoid and linear consumptions; 3) *Glossopteris communis* (GP/3T 2445), exemplifying ovoid removal of foliar lamina; 4) *Glossopteris communis* (GP/3E 2439B), with linear removal of foliar lamina; 5) *Glossopteris* sp. (GP/3T 2441B), with ovoid and linear removals; 6) *Glossopteris occidentalis* (GP/3T 2442), general view of leaf showing linear removal of foliar lamina; 7) *Glossopteris occidentalis* (GP/3T 2442), detail of linear removal of foliar lamina, showing a reaction tissue rim and the parallel position in relation to the secondary venation. Scales: white bars = 1 cm, black bar = 0.5 cm.

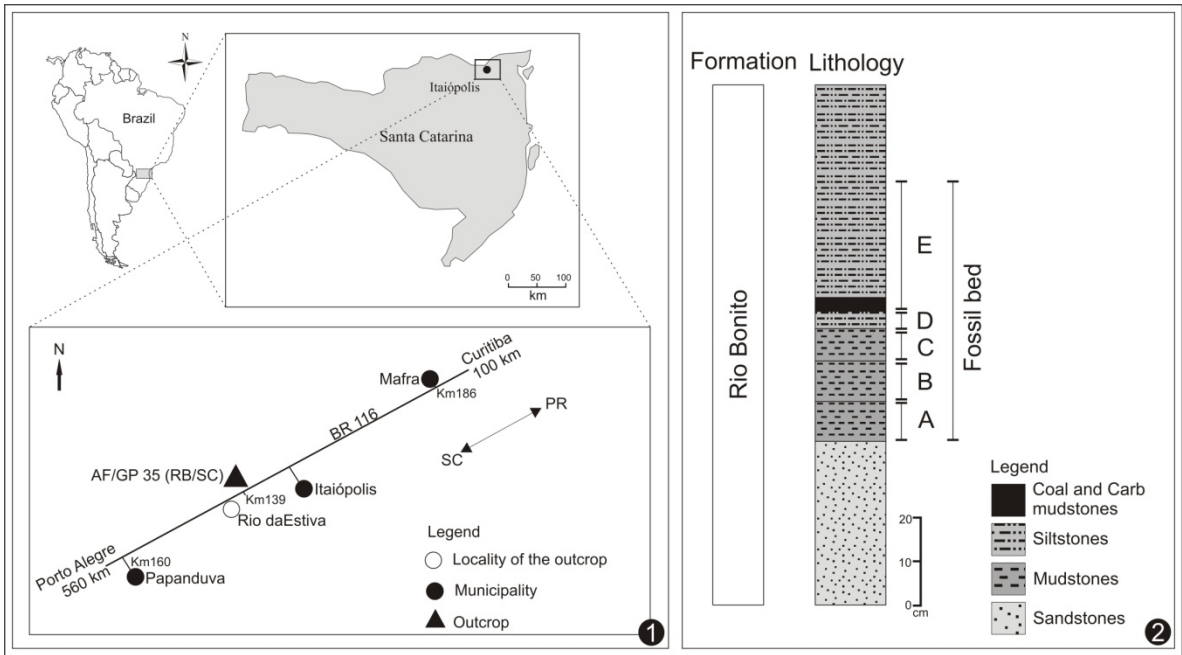


Fig.1

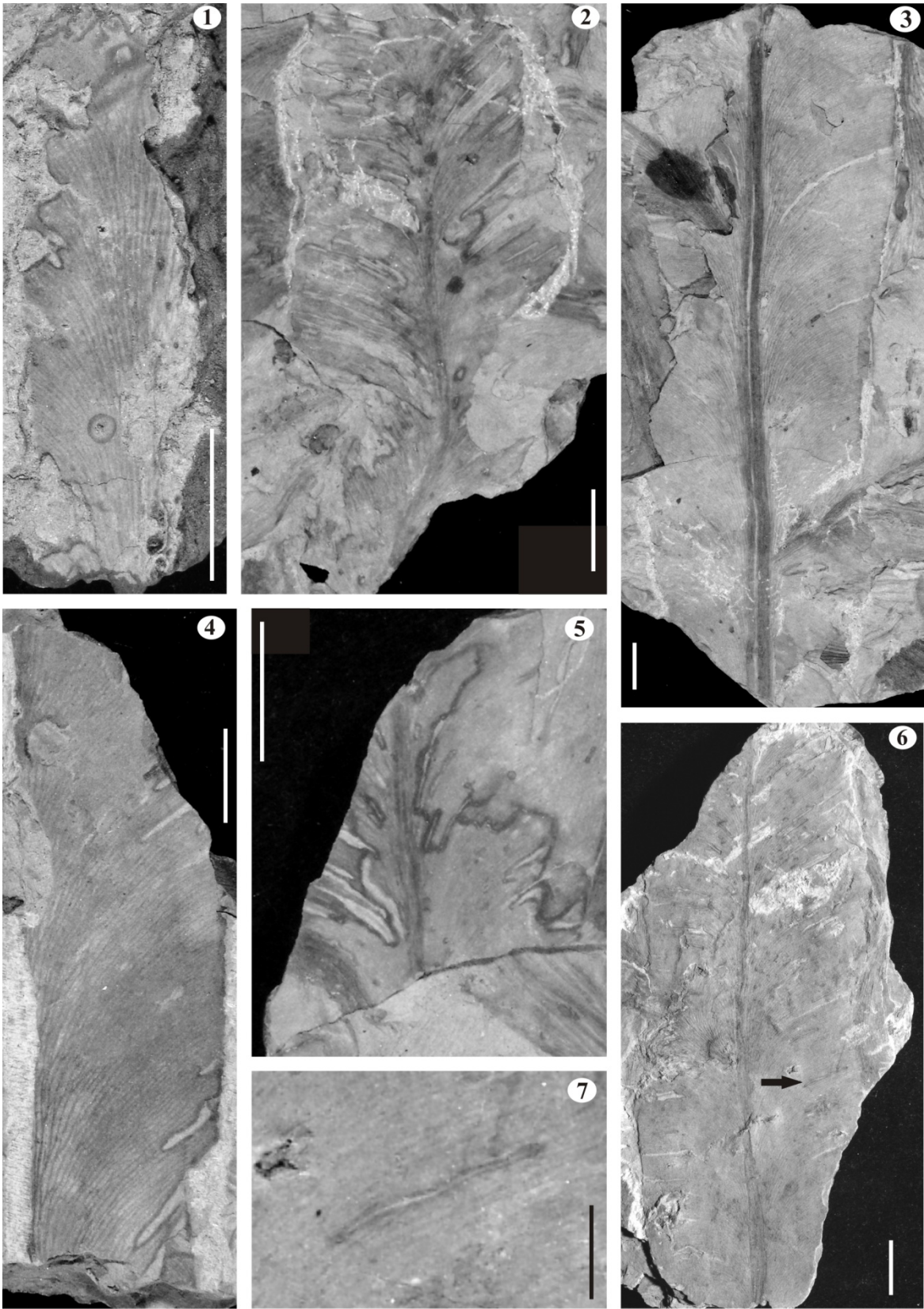


Fig. 2

## **CAPÍTULO II**

### **“SPECIFICITY OF LEAF DAMAGE IN THE PERMIAN “*GLOSSOPTERIS FLORA*”: A QUANTITATIVE APPROACH”**

Esther R. S. Pinheiro, Roberto Iannuzzi & Graciela P. Tybusch

In: Review of Palaeobotany and Palynology (em processo de submissão)



## Specificity of leaf damage in the Permian “*Glossopteris* Flora”: a quantitative approach

<sup>a</sup> Esther Regina de Souza Pinheiro<sup>a\*</sup>, Roberto Iannuzzi<sup>a</sup>, Graciela Pereira Tybusch<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Laboratório de Paleobotânica, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Av. Bento Gonçalves 9500, prédio 43127/213, CEP 91540-000, Caixa Postal 15001, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil.

\*Corresponding author:

*E-mail address:* esther.pinheiro@ufrgs.br (E.R.S. Pinheiro)

*Telephone/ Fax:* +55 51 3308-7389/ +55 51 3308-7302

**ABSTRACT** – The main goal of this contribution was to analyze the distribution of types of foliar damage in the different genera of leaves forming the “*Glossopteris* Flora”. Material collected in five localities in the southern Paraná Basin, dated as Early Permian (Sakmarian-Artinskian), was studied. Nine types of damage caused by insects were identified in leaves of *Glossopteris* sp., *Gangamopteris* sp., and *Cordaites* sp., as follows: margin feeding, hole feeding, linear feeding, apex feeding, skeletonization, oviposition, small punctures, possible galls, and possible mines. The MANOVA with permutation tests was used to evaluate the effects of the factors “genera” and “outcrop” as well as the interaction between these two factors, in relation to the patterns of herbivory found in leaf impressions/compressions. A total of 850 samples were examined, and the analyses of variance indicated that the foliar genera differed significantly in herbivory patterns ( $P = 0.006$ ). *Glossopteris* sp. and *Cordaites* sp. differed from each other ( $P = 0.008$ ), and *Gangamopteris* sp. differed from *Cordaites* sp. ( $P = 0.04$ ). However, *Glossopteris* sp. did not differ from *Gangamopteris* sp. The sites also differed significantly with respect to damage types ( $P = 0.001$ ). Thus, one can conclude that

apparently there was an association between types of foliar damage and genera of the “*Glossopteris* Flora”; indicating that probably groups of Paleozoic insects selected the plants with which they interacted. The influence of the depositional environment (facies and systems) on the preservation of plant-insect interactions, which is a topic deserving further investigation, can be explained either by latitudinal gradient or taphonomic processes, or because each depositional environment may represent a distinct flora and fauna, which may lead to different patterns of plant-insect interactions.

Keywords: Herbivory, quantitative analysis, Early Permian, Paraná Basin, southern Brazil.

## **1. Introduction**

Plant-herbivore food webs comprise at least 40% of global terrestrial biodiversity (Price, 2002). Knowledge of the organization and specialization of plant-herbivore food webs is of considerable relevance for understanding diversity and the processes maintaining it (Novotny et al., 2010). High herbivore diversity can be promoted if plant-herbivore interactions are specialized, because apportioning plant resources will facilitate species coexistence (Lewinsohn and Roslin, 2008). In contrast, generalist herbivores can mediate indirect interactions such as apparent competition (Holt, 1977), linking the dynamics of plant species that might not otherwise interact (Huntly, 1991; Chaneton and Bonsall, 2000). Additionally, measures of herbivore specificity have been widely used to calculate the local and global magnitude of species richness (Novotny et al., 2002b). Herbivory specificity is related to the phylogenetic diversity and composition of the host plants (Novotny et al., 2006). Measures of host specificity are highly sensitive to the intensity of sampling. The ratio of specialists to generalists tends to decrease with sample size, as numerous rare, marginally feeding generalists continue to accumulate in samples when all specialists have been recorded (Novotny et al., 2002a).

Modern ecological studies on herbivory have focused for practical reasons on individual leaf taxa or individual herbivore species, which may not be representative of the specificity patterns in the food web. In paleontology, plant-insect interaction is normally studied with leaf compressions and impressions, since leaves are the most available plant organ in the fossil record. In this study we focused on the plant community, specifically on megaphylls of the “*Glossopteris* Flora”. The Paleozoic fossil evidence of plant-insect interactions includes herbivory, galls, possible mines, and leaf skeletonization (Back and Labandeira, 1998; Adami-Rodrigues et al., 2004a). To recognize herbivory in the fossil record, it is normally necessary to detect the presence of plant reaction tissues such as calluses or anomalous tissues induced by trauma while the plant organ was alive (Meyer and Maresquelle, 1983 *apud* Labandeira, 1998).

Direct evidence of plant-insect associations is relatively rare for the Permian “*Glossopteris* Flora” in Gondwana. Guerra-Sommer (1995) and Adami-Rodrigues et al. (2004a, 2004b) described evidence of phytophagy in glossopterids from the Lower Permian in Brazil. For the Indian Permian, Chauhan et al. (1985), Srivastava (1987), Maheshwari and Bajpai (1990), and Banerji and Bera (1998) reported evidence of plant consumption by arthropods. Prevec et al. (2009) identified new evidence of plant-insect associations in the South African Upper Permian beds. However, these studies were all descriptive, and none analyzed herbivory specificity on the community scale or used a quantitative approach. Therefore, our main goals in this study were to: 1) analyze the distribution of foliar damage types in the different genera of leaves forming the “*Glossopteris* Flora”, 2) analyze if damage-bearing genera of leaves forming the “*Glossopteris* Flora” differ in relation to herbivory patterns, and 3) evaluate the importance of depositional site for the occurrence of plant-insect interactions in the fossil record, using for this statistical analyses that are well established in ecological studies, but are still underused in paleobotanical studies.

We focused our analysis on the “*Glossopteris* Flora” plant communities, specifically those from the Lower Permian deposits of the Paraná Basin in southern Brazil. The “*Glossopteris* Flora” from the Paraná Basin is mostly characterized by sphenopsid stems (*Paracalamites* sp.) and leaf branches (*Phyllothea* spp., *Sphenophyllum* spp., *Schizoneura* sp.), lycopsid stems (*Brasilodendron* sp., *Lycopodiopsis* sp.), fronds of ferns (*Pecopteris* spp., *Sphenopteris* spp.), glossopterid leaves (*Glossopteris* spp., *Gangamopteris* spp.), and cordaitalean leaves (*Cordaites* sp.) and seeds (*Cordaicarpus* spp., *Samaropsis* spp.), among other types of plant remains (Rösler, 1978; Bernardes-de-Oliveira, 1980; Rohn and Rösler, 2000; Iannuzzi and Souza, 2005; Tybusch and Iannuzzi, 2008; Iannuzzi, 2010). This paleoflora represents the flora of middle latitudes, associated with the warm-temperate climates found in the southern hemisphere during the Early Permian.

## 2. Material and Methods

### 2.1. Geological setting

The specimens studied are preserved as compressions and impressions, and were collected from five localities of the Lower Permian strata from the Paraná Basin, in the states of Rio Grande do Sul (RS) and Santa Catarina (SC), southern Brazil: Morro do Papaléo (levels N3/4, Faxinal section and levels N7/8), Quitéria, Minas do Leão (highway BR 290) and Faxinal Mine, from RS; and Rio da Estiva, from SC (see Table 1 and Figure 1).

The localities belong to the Gondwana I Supersequence *sensu* Milani et al. (1998) and correspond to a major transgressive-regressive cycle, in which the lower formations of the Itararé Group represent the Late Paleozoic Gondwana glacial event. The uppermost Itararé Group includes continental and glacio-marine deposits, interbedded with marine, fluvio-deltaic, and lacustrine/lagoonal deposits, representing glacial sedimentation as well as sediments that accumulated during the subsequent deglaciation phases. The Rio Bonito

Formation consists of fluvio-deltaic, floodplain, and barrier-lagoonal facies containing carbonaceous shales and shoreline and supratidal facies (Iannuzzi, 2010). A time interval from the Late Sakmarian to Early Artinskian can be accepted for deposits of the Rio Bonito Formation, Guatá Group, from RS and SC (discussion on ages summarized in Iannuzzi, 2010) (Figure 1). For deposits of the Irati and Serra Alta Formations, assigned to the Passa Dois Supergroup, the lithological and sedimentary features of the Minas do Leão locality, suggest deposition in a shallow marine environment near the coastline (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Radiometry dating studies indicate a late Artinskian age for the Irati Formation (Santos et al., 2006) (Figure 1).

Stratigraphically, the localities show strata distributed from the uppermost Itararé Group (Taciba Formation) to the Irati / Serra Alta formations (Figure 1). The exposures of the Morro do Papaléo locality occur on different sides of a small hill and correspond to three fossiliferous outcrops positioned in different stratigraphic levels, two in the top of the Itararé Group, e.g., levels N3/4 and Faxinal section (Iannuzzi et al., 2006), and one, levels N7/8, in the upper part of the Rio Bonito Formation, corresponding approximately to the Siderópolis Member, according to Iannuzzi (2010) (Figure 1). The Rio da Estiva locality is a roadcut situated along highway BR 116 (approx. Km 139), and has been considered as belonging to the basal portion of the Paraguaçu Member, the lower to middle part of the Rio Bonito Formation (Rösler, 1975) (Figure 1). The Faxinal Mine, a section exposed within an open-pit coal mine, and the Quitéria, an exposure located on one side of a small hill, are both situated approximately in the same stratigraphic interval, e.g., the middle to upper part of the Rio Bonito, corresponding to the top of the Paraguaçu Member (Iannuzzi, 2010) (Figure 1). Finally, the Minas do Leão locality corresponds to a roadcut along highway BR 290 (approx. Km 90). Its stratigraphic position is not well determined, and because of this it is tentatively attributed to some level situated between the Irati and Serra Alta formations (Adami-Rodrigues et al., 2004a) (Figure 1).

## 2.2. Foliar damage

We inspected each leaf impression/compression of *Glossopteris* spp., *Gangamopteris* spp., and *Cordaites* sp. from the above-mentioned localities, for the presence of damage as described in the literature for the Permian (Beck and Labandeira, 1998; Adami-Rodrigues et al., 2004a). The following types of damage were considered for our study: a) feeding activity at the foliar apex (Apex), b) removal of the foliar edge (Edge), c) ovoid removal of the foliar lamina (Ovoi), d) linear removal of the foliar lamina (Line), e) skeletonization (Skel), f) oviposition scars (Ovip), g) punctures (Punc), h) mines (Mine), and i) galls (Gall).

## 2.3. Data analyses

The plant fossils studied are leaves preserved as compressions and/or impressions. The specimens analyzed that belong to the Morro do Papaléo in part, e.g., the Faxinal section, and the Rio da Estiva localities comprise previously unpublished material. The evidence of insect-plant interactions present in the Rio da Estiva locality has been described by the authors elsewhere (Pinheiro et al., submitted). We also reviewed the material published by Adami-Rodrigues et al. (2004a), which in part corresponds to Morro do Papaléo, e.g., levels N3/4 and N7/8, Faxinal Mine, Quitéria, and Minas do Leão.

We carried out a Principal Coordinates Analyses (PCoA) of sampling units in order to detect the principal axes of variation of leaf genera (sampling units) in relation to damage types (variables). We also used MANOVA with permutation tests (Pillar and Orlóci, 1996) to evaluate the effects of the factors “genera” and “outcrop”, as well as the interaction between these two factors in relation to the types of damage found in leaf impressions, described as a presence/absence data matrix. The sum of squares between groups (Qb statistics) was used as the test criterion. In both analyses, the Sørensen coefficient was used as the similarity index

between sample units (Legendre and Legendre, 1998), and was calculated using the software MULTIV 2.63 (Pillar, 2006).

The samples are housed in the paleontological collections of the Museu de Paleontologia of the Departamento de Paleontologia e Estratigrafia of the Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (DPE-IG-UFRGS), under prefix MP-Pb; and of the Departamento de Geologia Sedimentar e Ambiental of the Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo (GSA-IG-USP), under prefix 3T.

### 3. Results

In total, 850 specimens of fossil leaves were analyzed. Evidence of insect-plant interactions was present in only 68 of these specimens (8%): 53 impressions/compressions belonged to *Glossopteris* sp, 8 to *Gangamopteris* sp., and 7 to *Cordaites* sp (Table 2). In relation to localities, 39 are from Morro do Papaléo Mine, 10 from Faxinal Mine, 14 from Rio da Estiva outcrop, three from Minas do Leão, and only two from the Quitéria locality (Table 2).

All nine damage types described in the literature for the Permian were present. The removal of the foliar edge was the most common, found in 36 of the 68 samples (Table 2 and Plate I). Ovoid removal of the foliar lamina was detected in 22 leaves, as was linear removal of the foliar lamina (Table 2 and Plate I). Feeding activity at the foliar apex was present in 5 samples, mines in 3 leaves (Table 2 and Plate I), and skeletonization in 2 (Table. 2). Oviposition, punctures, and galls were each found in only 1 sample (Table. 2).

The PCoA ordination showed the association between the leaf genera and the damage types (Figure 2). The genus *Cordaites* sp. is associated with ovoid consumption of foliar lamina and margin feeding. *Gangamopteris* sp. is related to linear removal of foliar lamina, margin feeding, oviposition scars, and galls. *Glossopteris* sp. is associated with seven damage

types: feeding activity at the foliar apex, removal of the foliar edge, ovoid and linear removal of the foliar lamina, skeletonization, punctures, and mines.

The analyses of variance indicated that the foliar genera differed significantly in relation to herbivory patterns ( $P = 0.006$ ) (Table 3). *Glossopteris* sp. and *Cordaites* sp. differed from each other ( $P = 0.008$ ), and *Gangamopteris* sp. differed from *Cordaites* sp. ( $P = 0.04$ ). However, *Glossopteris* sp. did not differ from *Gangamopteris* sp. The outcrops also differed significantly in relation to damage types ( $P = 0.001$ ) (Table 3). The outcrops that differed from each other were: Morro do Papaléo - levels N3/4 to Rio da Estiva ( $P = 0.045$ ), Morro do Papaléo - levels N3/4 to Faxinal Mine ( $P = 0.049$ ), Morro do Papaléo - N7/8 to Morro do Papaléo - Faxinal section ( $P = 0.003$ ), Morro do Papaléo - N7/8 to Faxinal Mine ( $P = 0.002$ ), Morro do Papaléo - N7/8 to Minas do Leão ( $P = 0.073$ ), Morro do Papaléo - Faxinal section to Rio da Estiva ( $P = 0.016$ ), Faxinal Mine to Rio da Estiva ( $P = 0.001$ ), and Rio da Estiva to Minas do Leão ( $P = 0.015$ ).

#### **4. Discussion and Conclusion**

The rate of herbivory and the influence of sampling effort on an estimation is a topic on which there is no consensus in the literature. The rate of 8% found in this study, in which 850 specimens of fossil leaves were analyzed, is similar to that reported by Adami-Rodrigues et al. (2004a), in a study also carried out in the Lower Permian of the Paraná Basin, obtained on the basis of 352 samples analyzed. On the other hand, Beck and Labandeira (1998) found 31% of leaves with indications of phytophagy, of a total of 1041 leaves studied from Lower Permian deposits of north-central Texas. Many studies report a decrease in herbivory rate with increasing plant diversity (Massey et al., 2006; Jactel and Brockerhoff, 2007; Sobek et al., 2009). In more-diversified plant communities, fewer specialist herbivores are found, generally resulting in lower rates of plant damage (Root, 1973). In paleobotany the sampling effort is important in the estimation of the richness and diversity of fossil plants. Therefore, it



seems to be more important to take into account the range of taxonomic groups analyzed, than the total number of fossil leaf samples.

Of the three genera analyzed, *Glossopteris* sp. was the most abundant. Of the 850 leaf specimens studied, 704 belonged to *Glossopteris* sp., 100 to *Cordaites* sp., and only 46 to *Gangamopteris* sp. Similarly, *Glossopteris* sp. was the leaf genus with the most direct evidence of consumption, showing seven of the nine damage types found. We can explain this in four ways: 1) *Glossopteris* sp. was a dominant component in Gondwana forests, and because of this shows the most leaves with evidence of plant-insect interaction. There are theories suggesting that the more common species have an increased susceptibility to herbivory (Givnish, 1999); 2) *Glossopteris* leaves were more palatable than leaves of the *Gangamopteris*-type. and *Cordaites*-type, and because of this were more consumed; 3) leaf-bearing plants of *Glossopteris* interacted with more insect taxa; actually, there are studies suggesting that cuticles of *Glossopteris* spp. have more papillae and trichomes (Fitppaldi and Rösler, 1985; Guerra-Sommer, 1992), which could be related to a defense mechanism against herbivores (Guerra-Sommer, 1992, 1995); 4) specimens of *Glossopteris* sp. are more abundant as a consequence of a fossilization process that favored their preservation (= taphonomic bias).

Among the nine morphotypes of foliar damage found, removal of the foliar edge was the most frequent. This was expected, since margin feeding is the evidence of plant-insect interaction that is most extensively documented in terrestrial Paleozoic compression deposits (Labandeira, 2006a). Margin consumption is normally attributed to protorthopteroid insects, considering that this group had this feeding habit during the Late Paleozoic (Guerra-Sommer, 1995; Beck and Labandeira, 1998; Labandeira, 1998). However, Adami-Rodrigues et al. (2004a) suggested that primitive members of Coleoptera may also be candidates for the consumption of glossopterid external foliage, since this group is found in the Early Permian in the Paraná Basin.

Compared to margin feeding, hole and linear feeding has only intermittent and occasional records throughout the later Pennsylvanian and Permian (Labandeira and Allen, 2007). These two morphotypes of foliar lamina consumption are associated with the activity of unknown primitive insects related to coleopterans (Adami-Rodrigues et al., 2004a), since modern beetles of the families Chrysomelidae and Curculionidae produce morphological patterns of herbivory very similar to those found in the fossil record (Johnson and Lyon, 1993).

The other six damage types studied are less frequent in the Permian fossil record. Feeding activity at the foliar apex was probably caused by orthopteroid insects (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Adami-Rodrigues et al. (2004a) also indicated orthopteroids as a trace maker of skeletonization in glossopterid leaves, since this insect group is present in the Paraná Basin. Otherwise, skeletonization was interpreted as a result of detritivorous activity on dead leaves, which in the Paraná Basin could have been represented by aquatic blattoids. On the other hand, the possible mines analyzed are associated with coleopteran larvae, according to Adami-Rodrigues et al. (2004a), because modern mines are generally attributed to larvae of Coleoptera, Diptera, Hymenoptera, and Lepidoptera (Connor and Traverner, 1997). However, only Coleoptera has been recorded in the Permian (Labandeira, 2006a; Labandeira, 2006b). Oviposition seems to be related to protodonatan dragonflies, a group found in Paleozoic deposits of the Paraná Basin (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Punctures recorded in Permian leaves of the Paraná Basin were probably produced by phytophages belonging to the Hemiptera group (Adami-Rodrigues et al., 2004a). Modern galls are produced by a range of organisms including insects, mites, nematodes, bacteria, viruses, and fungi (Shorthouse et al., 1992). The group responsible for producing galls in the Paleozoic is very difficult to recognize, since a single parasite may induce galls of multiple forms depending on the host species. Despite this, Adami-Rodrigues et al. (2004a) concluded that Coleoptera was the group possibly responsible for the galls in the Paleozoic.

The differences in damage recorded among the leaves analyzed might be the result of differences in the palatability of each plant species and/or the feeding preferences of dominant generalist herbivores (White and Whitham, 2000). The differences in palatability may be associated with the plant age. Many herbivores prefer young leaves (Basset, 1991; Aide, 1993). Young leaves are softer and have a higher nutrient content compared to mature leaves (Coley, 1983). Plant-defense theories predict that longer-lived leaves should be better defended than short-lived leaves, and thus, mature leaves should have traits that make them less palatable to insect herbivores (Grime, 1977; Coley et al., 1985). Furthermore, Barone (1998) noted that species of caterpillars in early instars feed on younger leaves, while final instars feed on mature leaves. This implies that early-instar caterpillars cannot muster enough force to chew the tough mature leaves (Bernays and Janzen, 1988)

The phylogenetic relationship is also an important aspect in differences in herbivory patterns between the leaf genera *Glossopteris* and *Cordaites*, as well as *Gangamopteris* and *Cordaites*. Barone (1998) suggested that most species of chewing herbivores are limited to feeding on a few closely related species of host plants. This conclusion explains the absence of differences in herbivory patterns between *Glossopteris*-type and *Gangamopteris*-type leaves, since they belong to the same taxonomic group, the Glossopteridales, while *Cordaites*-type leaves belong to another group of gymnosperms, the Cordaitales.

The difference of herbivory patterns between the Rio da Estiva outcrop and the outcrops from the Morro do Papaléo, Faxinal Mine, and Minas do Leão, may be explained by a latitudinal gradient. In relation to the other sites studied, Rio da Estiva is the outcrop located farthest north in the Paraná Basin. Many studies indicate that low latitudes provide relative environmental stability, higher thermal energy, higher biodiversity, and consequently more intense biotic interaction (Coley and Barone, 1996; Pennings and Silliman, 2005; Dyer et al., 2007). This seems to apply to plant-insect interactions. The rate of leaf-area loss to herbivory is greater in warmer than in cooler environments (Coley and Aide, 1991; Coley and Barone,

1996). Insect diversity itself generally increases towards lower latitudes (Erwin, 1982).

Adams and Zhang (2010) found a clear and statistically significant latitudinal difference in diversity of damage types of modern communities, which is greater in lower latitudes.

The differences found between outcrops in relation to damage types and the probable influence of the depositional environment (facies and systems) on the preservation of plant-insect interactions are a controversial topic. Ecosystems in different successional stages may show different patterns of herbivory (Pooter et al., 2004; Vehvilainen et al., 2007; Leuschner, et al. 2009), and this may be reflected in the fossil record. Another explanation is that each depositional environment may have a different flora and fauna, which may show different patterns of plant-insect interactions. Finally, the difference among sites may be merely a reflection of differences in biostratigraphic and fossilization processes.

Our contribution is the first analysis of plant-insect interactions in the Paleozoic using a quantitative multivariate approach. The use of statistical analysis seems to be appropriate and helpful to recognize patterns in a large sample universe. Our findings on the distribution of damage types in leaf genera of the “*Glossopteris* Flora” indicate specificity in herbivory and a selectivity of insect groups in relation to the plants that were available for consumption. The study also indicated a possible latitudinal gradient of damage types in the Paraná Basin. This topic deserves further investigation, as does the importance of the depositional site in the occurrence of plant-insect interactions in the fossil record.

### **Acknowledgements**

The authors thank Luiz Flávio Lopes (DPE-IG-UFGRS) for the photographs, and Dr. Leandro Duarte for suggestions on statistical analysis. We also are grateful to Janet Red (native English speaker) for the language corrections. This contribution is part of the Master's Thesis of the senior author (E.R.S.P.). This research received support from the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico of Brazil (CNPq) (grants

PQ309322/2007-3 and PQ305687/2010-7, and Project 483463/2007-8) and the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio Grande do Sul (FAPERGS) (Project PqG1015846).

## References

- Adami-Rodrigues, K., Iannuzzi, R., Pinto, I.D., 2004a. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata* 51, 106-125.
- Adami-Rodrigues, K., Souza, P.A., Iannuzzi, R., Pinto, I.D., 2004b. Herbivoria em floras Gonduânicas do Neopaleozóico do Rio Grande do Sul: análise quantitativa. *Revista Brasileira de Paleontologia* 7, 93-102.
- Adams, J.M., Zhang, Y., 2010. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. *Journal of Ecology* 97, 933-940.
- Aide, T.M., 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. *Ecology* 74, 455-466.
- Banerji, M., Bera, S., 1998. Record of zooecidia on leaves of *Glossopteris browniana* Brongn. from Mahuda Basin, Upper Permian, Indian Lower Gondwana. *Indian Biologist* 30, 58-61.
- Barone, J.A., 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 67, 400-409.
- Basset, Y., 1991. Spatial distribution of herbivory mines and galls within an Australian rain forest tree. *Biotropica* 23, 271-281.
- Beck, L.B., Labandeira, C.C., 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. *Pelaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 142, 139-173.
- Bernardes-de-Oliveira, M.E.C., 1980. Tafoflora Eogondvânica da Formação Rio Bonito (Camada Irapuá), Bacia do Paraná, Brasil. 2 Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía/Primero Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas, Buenos Aires 69-88.

- Bernays, E.A., Janzen, D.H., 1988. Saturniid and sphingid caterpillars: two ways to eat leaves. *Ecology* 69, 1153-1160.
- Chaneton, E. J., Bonsall, M.B., 2000. Enemy-mediated apparent competition: empirical patterns and the evidence. *Oikos* 88, 380-394.
- Chauhan, D.K., Tiwari, S.P., Misra, D.R., 1985. Animal and plant relationship during Carboniferous-Permian Period of India. *Bionature* 5, 5-8.
- Coley, P.D., 1983. Herbivory and defensive characteristics of three species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53, 209-233.
- Coley, P.D., Aide, T.M., 1991. Comparison of folivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price, P.W., Lewinsohn, G.W., Fernandes Benson, W.W. (Eds.), *Plant–Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions*. Wiley & Sons, NY, pp. 25–49.
- Coley, P.D., Barone, J.A., 1996. Folivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 27, 305-335.
- Coley, P.D., Bryant, J.P., Chapin, F.S.M., 1985. Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230, 895-899.
- Connor, E.F., Taverner, M.P., 1997. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit. *Oikos* 79, 6-25.
- Dyer, L.A., Singer, M.S., Lill, J.T., Stireman, J.O., Gentry, G.L., Marquis, R.J., Ricklefs, R.E., Greeney, H.F., Wagner, D.L., Morais, D.L., Diniz, I.R., Kursar, T.A., Coley, P.D., 2007. Host specificity of Lepidoptera in tropical and temperate forests. *Nature* 448, 696-699.
- Erwin, T.L., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists' Bulletin* 36, 74-75.

- Fittipaldi, F.C., Rösler, O., 1985. A cutícula de *Glossopteris communis* da Formação Rio Bonito no Estado do Paraná. Coletânea de Trabalhos Paleontológicos: Série Geologia 27, 579-595.
- Givnish, T.J., 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology* 87, 193-210.
- Grime, J.P., 1977. Evidence for the existence of tree primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111, 1169-1194.
- Guerra-Somer, M., 1992. Padrões Epidérmicos de Glossopterídeos da Taflora do Faxinal (Formação Rio Bonito - Artinskiano - Kunguriano, Bacia do Parana, Brasi). *Pesquisas em Geociências* 19, 26-40.
- Guerra-Sommer, M., 1995. Fitofagia em Glossopterídeos na paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná). *Pesquisas em Geociências* 22, 58-63.
- Holt, R.D., 1977. Predation, apparent competition and the structure of prey communities. *Theoretical Population Biology* 12, 197-229.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 477-503.
- Iannuzzi, R., 2010. The flora of Early Permian coal measures from the Paraná Basin in Brazil: a review. *International Journal of Coal Geology* 83, 229-247.
- Iannuzzi, R., Scherer, C.M.S., Souza, P.A., Holz, M., Caravaca, G., Adami-Rodrigues, K., Tybusch, G.P., Souza, J.M., Smaniotto, L.P., Fischer, T.V., Silveira, A.S., Lykawka, R., Boardman, D.R., Barboza, E.G., 2006. Afloramento Morro do Papaléo, Mariana Pimentel, RS - Registro ímpar da sucessão sedimentar e florística pós-glacial do Paleozóico da Bacia do Paraná. In: Winge, M., Schobbenhaus, C., Berbert-Born, M., Queiroz, E.T., Campos, D.A., Souza, C.R.G., Fernandes, A.C.S., (Eds.). *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. <http://www.unb.br/ig/sigep/sitio101/sitio101.pdf>



- Jactel, H., Brockerhoff, E.G., 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. *Ecology Letters* 10, 835-848.
- 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.
- Johnson, T.L., Lyon, J.E., 1993. *Insects on Trees and Shrubs*. Cornell University Press, Ithaca.
- Labandeira, C.C., 1998. Early history of Arthropod and vascular associations. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 26, 329-377.
- Labandeira, C.C., 2006a. Silurian to Triassic plant and hexapod clades and their associations: new data, a review, and interpretations. *Arthropod Systematics & Phylogeny* 64, 53-94.
- Labandeira, C.C., 2006b. The four phases of plant-arthropod associations in deep time. *Geologica Acta* 4, 409-438.
- Labandeira, C.C., Allen, E.G., 2007. Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bone Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to other Late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology* 247, 197-219.
- Legendre, P., Legendre, L., 1998. *Numerical Ecology*. Elsevier, Amsterdam.
- Leuschner, C., Jungkunst, H.F., Fleck, S., 2009. Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. *Basic and Applied Ecology* 10, 1-9.
- Lewinsohn, T.M., Roslin, T., 2008. Four ways towards tropical herbivore megadiversity. *Ecology Letters* 11, 398-416.
- Maheshwari, H.K., Bajpai, U., 1990. Trace fossils from Permian Gondwana of Rajmahal hills. *Geophytology* 20, 45-47.

- Massey, F.P., Massey, K., Press, M.C., Hartley, S.E., 2006. Neighborhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. *Journal of Ecology* 94, 646-655.
- Meyer, J., Marequelle, H.J., 1983. *Anatomie des Galles*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Milani, E.J., Faccini, U.F., Scherer, C.M.S., Araújo, L.M., Cupertino, J.A., 1998. Sequences and stratigraphy hierarchy of the Paraná Basin (Ordovician to Cretaceous), southern Brazil. *Boletim IG – USP* 29, 125-173.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Drozd, P., Cizek, L., 2002a. Host specialization of leaf chewing insects in a New Guinea rainforest. *Journal of Animal Ecology* 71, 400-412.
- Novotny, V., Basset, Y., Miller, S.E., Weiblen, G.D., Bremer, B., Cizek, L., Drozd, P., 2002b. Low host specificity of herbivorous insects in a tropical forest. *Nature* 416, 841-844.
- Novotny, V., Drozd, P., Miller, S.E., Kulfan, M., Janda, M., Basset, Y., Weiblen, G.D., 2006. Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rainforests? *Science* 313, 1115-1118.
- Novotny, V.N., Miller, S.E., Baje, L., Balagawi, S., Basset, Y., Cizek, L., Craft, K.J., Dem, F., Drew, R.A.I., Huler, J., Leps, J., Lewis, O.T., Pokon, R., Stewart, A.J., Samuelson, J.A., Weiblen, G.D., 2010. Guild-specific patterns of species richness and host specialization in plant-herbivore food webs from tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 79, 1193-1203.
- Paim, P.S.G., Piccoli, A.E.M., Sartur, J.A.D., Munaro, P., Holz, M., Granitoff, W., 1983. Evolução paleogeográfica do Super Grupo Tubarão na área de Mariana Pimentel-Faxinal, Guaíba, RS. *Atas I Simpósio Sul-Brasileiro de Geologia*, 140-159.
- Pennings, S.C., Silliman, B.R., 2005. Linking biogeography and community ecology: latitudinal variation in plant-herbivore interaction strength. *Ecology* 86, 2310-2319.

- Pillar, V.D., 2006. MULTIV - Multivariate Exploratory Analysis, Randomization Testing and Bootstrap Resampling; User's Guide v. 2.4. Departamento de Ecologia, UFRGS, Porto Alegre. <http://ecoqua.ecologia.ufrgs.br>.
- Pillar, V.D., Orłóci, L., 1996. On randomization testing in vegetation science: multifactor comparisons of relevé groups. *Journal of Vegetation Science* 7, 585-592.
- Pinheiro, E.R.S., Tybusch, G.P., Iannuzzi, R. New evidence of plant-insect interactions from Gondwana in the Lower Permian. *Gondwana Research* (submitted).
- Poorter, L., de Plassche, M.V., Willems, S., Boot, R.G.A., 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. *Plant Biology* 6, 746-754.
- Prevec, R., Labandeira, C.C., Neveling, J., Gastaldo, R.A., Looy, C.V., Bamford, M., 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: a new Late Permian fossil locality from KwaZulu – Natal, South Africa. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156, 454-493.
- Price, P.W., 2002. Resource-driven terrestrial interaction webs. *Ecological Research* 17, 241-247.
- Rohn, R., Rösler, O., 2000. Middle to Upper Permian phytostratigraphy of the eastern Paraná Basin. *Revista Universidade Guarulhos* 5, 69-73.
- Root, R.B., 1973. Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs* 43, 95-124.
- Rösler, O., 1975. Tafoflórulas eogondwânicas do Brasil II: ocorrência de Rio da Estiva (Permiano – Formação Rio Bonito – Santa Catarina). *Boletim IG – USP* 6, 1-11.
- Rösler, O., 1978. The Brazilian Eogondwanic floral succession. *Boletim IG – USP* 9, 85-91.
- Santos, R.V., Souza, P.A., Alvarenga, C.J.S., Dantas, E.L., Pimentel, M.M., Oliveira, C.G., Araújo, L.M., 2006. SHRIMP U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research* 9, 456-463.
- Shorthouse, J.D., Rohfritsch, O., 1992. *Biology of Insect-induced Galls*. Oxford University Press, New York.

- Sobek, S., Scherber, C., Steffan-Dewenter, I., Tschamntke, T., 2009. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. *Oecologia* 160, 279-288.
- Srivastava, A.K., 1987. Lower Barakar flora of Raniganj Coalfield and insect/plant relationship. *The Palaeobotanist* 36, 139-142.
- Tybusch, G.P., Iannuzzi, R., 2008. Taxonomic reevaluation of the genera *Gangamopteris* and *Rubidgea*, Lower Permian of the Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 11, 73-86.
- Vehvilainen, H., Koricheva, J., Ruohomaki, K., 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. *Oecologia* 152, 287-298.
- White, J.A., Whitham, T.G., 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. *Ecology* 81, 1795-1803.

**Table 1:** Location, stratigraphic position, and depositional environment of paleobotanical material analyzed from the Paraná Basin, Lower Permian, Brazil.

**Figure 1:** Geochronological and relative stratigraphic positions of outcrops studied in the Paraná Basin, Brazil.

**Table 2:** Leaf samples with evidence of plant-insect interaction in the Lower Permian deposits from the southern Paraná Basin. Abbreviations: Apex = feeding activity at the foliar apex; Edge = removal of the foliar edge; Ovoi = ovoid removal of the foliar lamina; Line = linear removal of the foliar lamina; Skel = skeletonization; Ovip = oviposition scars; Punc = punctures; Mine = possible mines; and Gall = possible galls.

**Figure 2:** PCoA ordination of sampling units (leaf genera) described by type of leaf damage. See specimen coding in Table 2.

**Plate I:** Evidence of herbivory in leaves of the Lower Permian strata from the southern Paraná Basin, in outcrops of the Morro do Papaléo (levels N3/4 and Faxinal section) and Rio da Estiva localities: 1) *Glossopteris communis* (MP-Pb 4440), with evidence of foliar margin feeding; 2) *Glossopteris* sp. (MP-Pb 4949A), showing edge consumption; 3) *Glossopteris communis* (MP-Pb 4465), exemplifying possible mine (arrow); 4) *Glossopteris communis* (MP-Pb 4944A), with evidence of edge consumption; 5) *Glossopteris* sp. (GP/3T 2441), with ovoid and linear removals; 6) General view of *Glossopteris indica* (MP-Pb 4448), with linear and ovoid removal of foliar lamina; 7) linear removal of foliar lamina in *Glossopteris* sp. (MP-Pb 4949B), showing a reaction tissue rim and the position between the second venation; 8) ovoid removal in detail in *Glossopteris indica* (MP-Pb 4448); 9) *Glossopteris communis* (MP-Pb 4495) in detail, showing ovoid removal of foliar lamina; and 10) *Glossopteris communis* (MP-Pb 4495) in general view, showing ovoid removal distributed in the middle part of the foliar lamina. Scale bars: white = 1 cm, black = 0.5 cm.

**Table 3:** Results of the analyses of variance of leaf genera and outcrops in relation to damage types found in leaf impressions/compressions of the Lower Permian strata from the southern Paraná Basin.

**Table 1**

<b>Outcrop</b>	<b>Locality</b>	<b>Group / Formation</b>	<b>Depositional Environment</b>
Minas do Leão	Minas do Leão, RS (30° 13' S – 52° 03' W)	Irati/ Serra Alta	Shallow marine (Adami-Rodrigues et al. 2004a)
Quitéria	Pantano Grande, RS (30° 28' S – 52° 22' W)	Rio Bonito	Barrier-lagoon (Jasper and Guerra-Sommer 1999)
Faxinal Mine	Arroio dos Ratos, RS (UTM – N6651.5/E432.7)	Rio Bonito	Alluvial plain (Paim et al. 1983)
Rio da Estiva	Itaiópolis, SC (26° 16' S – 49° 53' W)	Rio Bonito	Delta plain (Rösler 1975)
Morro do Papaléo (N3/4, N7/8, Faxinal)	Mariana Pimentel, RS (30° 21' S – 51° 34' W)	Itararé (L3/4, Faxinal) Rio Bonito (L7/8)	Lacustrine and Fluvial (Iannuzzi et al. 2006)

Geochronology			Lithostratigraphy				
Permian	Guadalupian	Capitanian	Passa Dois Supergroup	Rio do Rasto Fm.	Morro Pelado Mb.		
		Wordian			Serrinha Mb.		
		Roadian 270.6±0.7		Teresina Fm.			
		Kungurian 275.6±0.8		Serra Alta Fm.			
		Artinskian		Irati Fm.	Assistência Mb. Taquaral Mb.		
	Cisuralian	Palermo Fm.	Tubarão Supergroup	Guatá Group	Palermo Fm.		
		Sakmarian 284.4±0.7			Rio Bonito Fm.	Siderópolis Mb.	MINAS DO LEÃO
						Paraguaçu Mb.	MORRO DO PAPALÉO N 7/8
				Triunfo Mb.		FAXINAL MINE & QUITÉRIA RIO DA ESTIVA	
		Asselian 294.6±0.8		Taciba Fm.		MORRO DO PAPALÉO N 3/4 & LEVEL FAXINAL	
Pennsylvanian	Gzhelian 299.0±0.8	Itararé Group	Taciba Fm.				
	Kasimovian		Campo Mourão Fm.				

**Figure 1**



**Table 2**

<b>Code</b>	<b>Species</b>	<b>Outcrop</b>	<b>Damage Type</b>
G11	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4464B)	Papaléo Mine (L3/4)	Ovoi
G12	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4464D)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge and Ovoi
G13	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4500)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge
G14	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4465)	Papaléo Mine (L3/4)	Mine
G15	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4449)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge and Ovoi
G16	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4440)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge
G17	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4495)	Papaléo Mine (L3/4)	Ovoi
G18	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4696)	Papaléo Mine (L3/4)	Mine
G19	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4441)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge and Ovoi
G110	<i>Glossopteris indica</i> (MP-Pb4448)	Papaléo Mine (L3/4)	Ovoi and Line
G111	<i>Glossopteris indica</i> (MP-Pb4437)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge
G112	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4942)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge, Apex and Ovoi
G113	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4944A)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
G114	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4945)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
G115	<i>Glossopteris indica</i> (MP-Pb4947)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge and Ovoi
G116	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4949A)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
G117	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb4949B)	Papaléo Mine (Faxinal)	Line
G118	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb4950)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
G119	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3699)	Papaléo Mine (L7/8)	Edge and Line
G120	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3700)	Papaléo Mine (L7/8)	Edge and Line
G121	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3655B)	Papaléo Mine (L7/8)	Line
G122	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3655E)	Papaléo Mine (L7/8)	Line
G123	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3705A)	Papaléo Mine (L7/8)	Skel
G124	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3655F)	Papaléo Mine (L7/8)	Punc
G125	<i>Glossopteris occidentalis</i> (MP-Pb3705B)	Papaléo Mine (L7/8)	Skel
G126	<i>Glossopteris indica</i> (MP-Pb3702)	Papaléo Mine (L7/8)	Mine
G127	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb2811)	Faxinal Mine	Edge
G128	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb2803)	Faxinal Mine	Edge
G129	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb2810)	Faxinal Mine	Edge
G130	<i>Glossopteris</i> sp. (MP-Pb2796)	Faxinal Mine	Ovoi
G131	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb2796A)	Faxinal Mine	Edge, Apex and Line
G132	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb2796B)	Faxinal Mine	Edge

Gl33	<i>Glossopteris brasiliensis</i> (MP-Pb3130A)	Faxinal Mine	Edge and Apex
Gl34	<i>Glossopteris brasiliensis</i> (MP-Pb3130B)	Faxinal Mine	Edge
Gl35	<i>Glossopteris browniana</i> (MP-Pb3124)	Faxinal Mine	Edge
Gl36	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2448)	Rio da Estiva	Edge and Ovoi
Gl37	<i>Glossopteris</i> sp. (GP/3T2443)	Rio da Estiva	Edge and Line
Gl38	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2447)	Rio da Estiva	Edge, Ovoi and Line
Gl39	<i>Glossopteris</i> sp. (GP/3T2441A)	Rio da Estiva	Edge, Ovoi and Line
Gl40	<i>Glossopteris</i> sp. (GP/3T2441B)	Rio da Estiva	Ovoi and Line
Gl41	<i>Glossopteris</i> sp. (GP/3T2441C)	Rio da Estiva	Ovoi and Line
Gl42	<i>Glossopteris</i> sp. (GP/3T2441D)	Rio da Estiva	Ovoi and Line
Gl43	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2445)	Rio da Estiva	Ovoi
Gl44	<i>Glossopteris occidentalis</i> (GP/3T2442)	Rio da Estiva	Line
Gl45	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2439A)	Rio da Estiva	Line
Gl46	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2449)	Rio da Estiva	Edge
Gl47	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2439B)	Rio da Estiva	Line
Gl48	<i>Glossopteris communis</i> (GP/3T2446)	Rio da Estiva	Line
Gl49	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb2863)	Quitéria	Edge and Line
Gl50	<i>Glossopteris communis</i> (MP-Pb3138)	Quitéria	Edge
Gl51	<i>Glossopteris angustifolia</i> (MP-Pb2238)	Minas do Leão	Edge
Gl52	<i>Glossopteris angustifolia</i> (MP-Pb2223)	Minas do Leão	Edge
Gl53	<i>Glossopteris angustifolia</i> (MP-Pb2241)	Minas do Leão	Apex
Ga1	<i>Gangamopteris buriadica</i> (MP-Pb4470)	Papaléo Mine (L3/4)	Line
Ga2	<i>Gangamopteris</i> sp. (MP-Pb4439B)	Papaléo Mine (L3/4)	Edge
Ga3	<i>Gangamopteris obovata</i> (MP-Pb4946)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
Ga4	<i>Gangamopteris obovata</i> (MP-Pb4948)	Papaléo Mine (Faxinal)	Apex
Ga5	<i>Gangamopteris obovata</i> (MP-Pb4955A)	Papaléo Mine (Faxinal)	Edge
Ga6	<i>Gangamopteris obovata</i> (MP-Pb3704)	Papaléo Mine (L7/8)	Line and Gall
Ga7	<i>Gangamopteris obovata</i> (MP-Pb3703)	Papaléo Mine (L7/8)	Line and Ovip
Ga8	<i>Gangamopteris obovata</i> (GP/3T2450)	Rio da Estiva	Edge
Co1	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3668)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi
Co2	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3678B)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi
Co3	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3655A)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi
Co4	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3655C)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi
Co5	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3655D)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi
Co6	<i>Cordaites hispoli</i> (MP-Pb3678A)	Papaléo Mine (L7/8)	Ovoi and Line

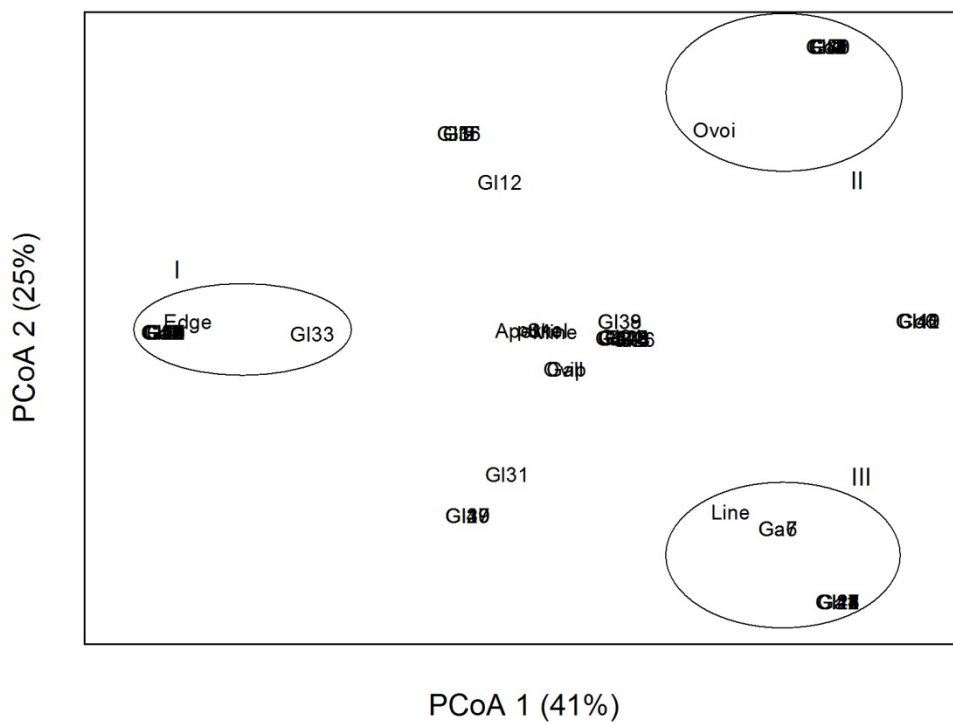
Co7

*Cordaites hispoli* (MP-Pb2796C)

Faxinal Mine

Edge

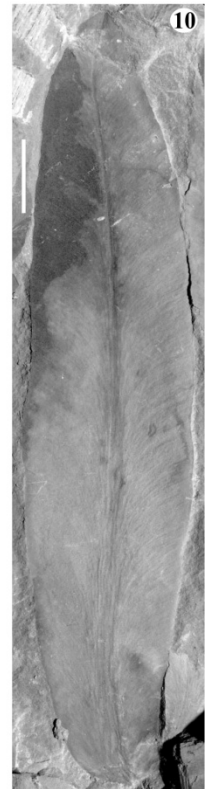
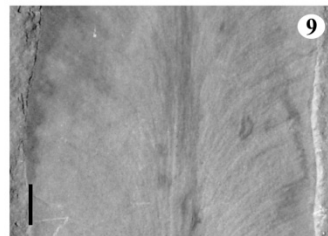
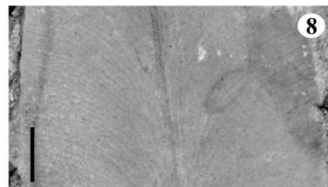
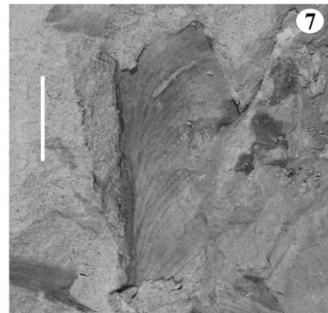
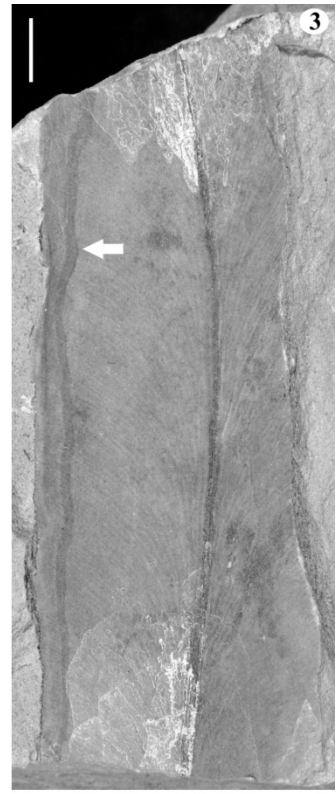
---



Conspicuous Groups

I Edge	II Ovoi	III Line
Co7	Co1	Ga1
Ga2	Co2	Ga6
Ga3	Co3	Ga7
Ga5	Co4	G17
Ga8	Co5	G21
G13	G1	G22
G16	G130	G44
G11	G143	G45
G13	G17	G47
G14		G48
G16		
G18		
G27		
G28		
G29		
G32		
G33		
G34		
G35		
G46		
G50		
G51		
G52		

Figure 2



**Plate I:**

**Table 3**

Source of variation	Sum of squared distances (Qb)	P
Genera	39.887	0.006*
<i>Glossopteris</i> . x <i>Cordaites</i>	31.417	0.08*
<i>Gangamopteris</i> x <i>Cordaites</i>	31.901	0.04*
<i>Glossopteris</i> x <i>Gangamopteris</i>	0.571	0.387
Outcrop	97.364	0.001*
Morro do Papaléo N3/4 x Morro do Papaléo Faxinal	0.974	0.184
Morro do Papaléo N3/4 x Morro do Papaléo N7/8	16.064	0.278
Morro do Papaléo N3/4 x Faxinal Mine	13.833	0.049*
Morro do Papaléo N3/4 x Rio da Estiva	1.572	0.045*
Morro do Papaléo N3/4 x Quitéria	0.610	0.48
Morro do Papaléo N3/4 x Minas do Leão	0.806	0.227
Morro do Papaléo Faxinal x Morro do Papaléo N7/8	35.078	0.003*
Morro do Papaléo Faxinal x Faxinal Mine	0.09	0.981
Morro do Papaléo Faxinal x Rio da Estiva	2.635	0.016*
Morro do Papaléo Faxinal x Quitéria	0.21	1
Morro do Papaléo Faxinal x Minas do Leão	0.152	1
Morro do Papaléo N7/8 x Faxinal Mine	44.872	0.002*
Morro do Papaléo N7/8 x Rio da Estiva	10.219	0.624
Morro do Papaléo N7/8 x Quitéria	12.894	0.225
Morro do Papaléo N7/8 x Minas do Leão	18.235	0.073*
Faxinal Mine x Rio da Estiva	34.656	0.001*
Faxinal Mine x Quitéria	0.198	0.583
Faxinal Mine x Minas do Leão	0.203	0.762
Rio da Estiva x Quitéria	0.779	0.219
Rio da Estiva x Minas do Leão	16.765	0.015*
Quitéria x Minas do Leão	0.333	1
Genera x Outcrop	29.893	0.001*

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

A análise dos registros de interação inseto-planta nos depósitos eopermianos da Bacia do Paraná forneceu novas e importantes informações sobre a essas relações ecológicas. A “Flora *Glossopteris*” tem sua importância reiterada, pois apresenta abundantes evidências de fitofagia, contribuindo pra o conhecimento dos padrões de consumo foliar no Paleozóico, e, mais especificamente, no Gondwana.

O estudo de amostras de folhas fósseis provenientes do Afloramento Rio da Estiva apresentou grande importância, visto o afloramento ter sido tão pouco explorado até o momento. Mesmo possuindo um pequeno número de amostras, a grande quantidade de informação contida nelas e seu bom estado de conservação despertaram interesse e justificaram seu estudo. Um total de 102 amostras contendo impressões foliares foi analisado quanto à presença de indícios de herbivoria, sendo que apenas 10 apresentaram danos. Apenas três dos nove tipos de danos foliares descritos na literatura para o Paleozóico (BECK; LABANDEIRA, 1998) foram encontrados, a saber: consumo de margem foliar, remoção ovóide de lâmina foliar e remoção linear de lâmina foliar. Cabe ser ressaltado que este representou o primeiro registro de consumo de margem foliar na espécie *Gangamopteris obovata* e as primeiras evidências de interações inseto-planta para o Permiano de Santa Catarina, estendendo para norte da Bacia a presença de herbivoria em folhas de glossopterídeas e cordaitaleanas.

A descrição do material oriundo da localidade de Rio da Estiva suscitou a discussão sobre diferenças nos padrões de perda de área foliar. As impressões foliares apresentaram danos de maiores dimensões quando comparados a outros trabalhos contendo glossopterídeas (*apud* ADAMI-RODRIGUES et al., 2004). Diferenças na perda de área foliar normalmente são relacionadas a diferenças de temperatura em distintos ambientes ou estações do ano (COLEY; AIDE, 1991, COLEY; BARONE, 1996). Entretanto, as conclusões obtidas a partir dos nossos dados são limitadas, pois não foram medidas as áreas foliares totais das folhas, mas sim apenas os tamanhos de cada dano.

O levantamento dos dados dos afloramentos Morro do Papaléo, Rio da Estiva, Mina do Faxinal, Quitéria e Minas do Leão, foi de extrema importância a partir do momento que nos permitiu perceber de uma forma mais ampla os padrões de interação entre artrópodes e plantas para o Permiano Inferior da Bacia do Paraná. Ao se compilar um número maior de amostras e conseqüentemente de

informação, mostrou-se necessário o uso de ferramentas de análise estatísticas, a fim de facilitar a percepção sobre a existência de possíveis padrões ecológicos e espaciais.

Dentro desta análise mais ampla, os nove padrões de danos foliares descritos para o Paleozóico foram encontrados. Entretanto, esqueletonização, galha, oviposição e pequenas pontuações foram provenientes da revisão do material previamente descrito por Adami-Rodrigues et al. (2004), não havendo sido encontrado nenhum novo registro destes tipos de danos nos materiais inéditos examinados. Como já mencionado anteriormente, o consumo de bordo foliar foi o tipo de dano mais freqüente, ocorrendo em 36 das 68 espécimes com marcas de interação, seguido das remoções ovóide e linear de lâmina foliar, as quais estiveram presentes em 22 amostras cada. Apenas em dois afloramentos a remoção de margem foliar não foi o padrão de dano mais encontrado. Nos afloramentos Morro do Papaléo - nível N7/8 e Rio da Estiva, o morfotipo de dano mais comum foi a remoção linear de lâmina foliar.

A análise de variância mostrou a existência de diferença entre impressões/compressões foliares de *Glossopteris* sp, *Gangamopteris* sp. e *Cordaites* sp., em relação aos tipos de danos foliares encontrados em cada um dos gêneros. Tal resultado sugere que os herbívoros existentes no Permiano já possuíam algum grau de seletividade/especificidade de consumo da “Flora *Glossopteris*”, sendo o gênero *Glossopteris* sp. o mais herbivorizado. A especificidade de herbivoria em floras atuais é relacionada a diversos fatores: diversidade de plantas, relação filogenética entre as plantas, diferenças de palatabilidade, idade da planta, diferenças de estágio sucessional dos ecossistemas, capacidade de dispersão do herbívoro, entre outros (BASSET, 1991; AIDE, 1993; BARONE, 1998; WHITE; WHITHAM, 2000; POOTER et al., 2004; VEHVILAINEN et al., 2007; LEUSCHNER et al., 2009). O uso do uniformitarismo na interpretação de fósseis permianos deve ser considerado bastante limitado (LABANDEIRA, 2002). Nesta situação, pode-se apenas sugerir quais hipóteses seriam as mais factíveis em ecossistemas gondvânicos. Entretanto, os estudos consultados apontaram que não há apenas um fator que determina a especificidade por parte dos herbívoros, mas sim um conjunto de variáveis que, em geral, influenciam simultaneamente os padrões de consumo.

A MANOVA também indicou que os afloramentos se diferenciam entre si em relação aos padrões de danos foliares. Isto quer dizer que, por exemplo, os tipos de danos encontrados no afloramento Rio da Estiva são distintos daqueles encontrados



na Mina do Faxinal. O único morfotipo de fitofagia encontrado em todos os afloramentos estudados foi o consumo de margem foliar. Esqueletonização, galha, oviposição e pequenas pontuações foram encontradas exclusivamente em amostras do Morro do Papaléo. Outro resultado interessante é que a localidade de Rio da Estiva se diferenciou da maior parte dos afloramentos com exceção do Morro do Papaléo nível 7/8 e de Quitéria. A ausência de diferença entre Rio da Estiva e Quitéria pode ser em decorrência do pequeno número de amostras deste último (há apenas duas amostras com evidência de interação inseto-planta). Esta diferenciação pode estar associada ao posicionamento do afloramento Rio da Estiva mais ao norte da Bacia do Paraná, o que pode indicar um gradiente latitudinal da distribuição dos tipos de danos foliares. Adams e Zhang. (2010) se utilizaram dos mesmos padrões de danos foliares registrados na Paleontologia (WILLF; LABANDEIRA, 1999; LABANDEIRA et al., 2007) para averiguar a existência de gradiente latitudinal de interação-inseto planta em florestas americanas modernas. Os autores concluíram que os tipos de danos foliares variam de acordo com as espécies, mas também de acordo com a latitude. Tais resultados nos instigam a investigar com mais detalhamento a possível existência de gradiente latitudinal no Permiano do Gondwana em trabalhos futuros.

As diferenças encontradas entre os demais afloramentos ainda é um tópico bastante controverso, que merece ser estudado com maior detalhamento. A razão pela qual as localidades apresentaram preservação diferenciada de padrões de danos foliares ainda não é clara. Essas diferenças podem estar refletindo ecossistemas em estágios sucessionais distintos (POOTER et al., 2004; VEHVILAINEN et al., 2007; LEUSCHNER, et al. 2009), ou apenas diferenças tafonômicas relacionadas aos sistemas deposicionais. Tinha-se a expectativa que os afloramentos pertencentes à porção superior do Grupo Itararé (Morro do Papaléo - nível N3/4 e Seção Faxinal) diferissem, em algum grau, dos da Formação Rio Bonito (Morro do Papaléo Nível 7/8, Rio da Estiva, Mina do Faxinal e Quitéria) e dos da Formação Irati (Minas do Leão). Entretanto, a diferenciação relacionada à estratigrafia não ficou clara. Afloramentos de mesmo intervalo diferiram, enquanto que outros provenientes de níveis distintos não apresentaram diferenças estatisticamente significativas.

A taxa de herbivoria foi assunto presente em ambos os trabalhos resultantes desta dissertação. Valores de taxas de herbivoria são bastante heterogêneos na literatura paleontológica, mas em média são valores baixos (GUERRA-SOMMER,

1995; ADAMI-RODRIGUES et al., 2004; PREVEC et al., 2009). Estudos em ecologia no atual indicam que a taxa de herbivoria está inversamente relacionada com a diversidade de plantas (MASSEY et al., 2006; JACTEL; BROCKERHOFF, 2007; SOBEK et al., 2009). Isto seria em decorrência de que em comunidades com maior diversidade de plantas encontram-se um número menor de herbívoros com hábito especialista, o que freqüentemente resulta em uma diminuição nas taxas de herbivoria (ROOT, 1973). Desta forma, ao encontrarmos tafocenoses taxonomicamente mais diversificadas podemos esperar taxas de consumo menores do que aquelas registradas em associações florísticas mais homogêneas. Entretanto, o esforço amostral (tamanho da amostra) permanece sendo importante porque, na maior parte das vezes em estudos paleontológicos, o número de táxons encontrados está intimamente ligado ao número de amostras coletadas, não sendo, portanto, fatores independentes.

Considerando a quantidade de material inédito ainda existente nas coleções, sua diversidade e boa preservação, acredita-se que mais trabalhos como estes aqui relatados possam ser realizados. Desta forma poderemos ampliar os estudos dos padrões de herbivoria paleozóicos e com isso, tornar mais consistente o conhecimento paleoecológico e evolutivo das interações entre as espécies.

## REFERÊNCIAS II

- ADAMI-RODRIGUES, K.; IANNUZZI, R.; PINTO, I.D. 2004. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. **Fossils and Strata**, Londres, v. 51, p. 106-125.
- ADAMS, J.M.; ZHANG, Y. 2010. Is there more insect folivory in warmer temperate climates? A latitudinal comparison of insect folivory in eastern North America. **Journal of Ecology**, Malden, v. 97, p. 933-940.
- AIDE, T.M. 1993. Patterns of leaf development and herbivory in a tropical understory community. **Ecology**, Washington D.C., v. 74, p. 455-466.
- BARONE, J.A. 1998. Host-specificity of folivorous insects in a moist tropical forest. **Journal of Animal Ecology**, Malden, v. 67, p. 400-409.
- BASSET, Y. 1991. Spatial distribution of herbivory mines and galls within an Australian rain forest tree. **Biotropica**, Malden, v. 23, p. 271-281.
- BECK, L.B.; LABANDEIRA, C.C. 1998. Early Permian insect folivory on a gigantopterid-dominated riparian flora from north-central Texas. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 142, p. 139-173.
- COLEY, P.D.; AIDE, T.M. 1991. Comparison of folivory and plant defenses in temperate and tropical broad-leaved forests. In: Price, P.W.; LEWINSOHN, G.W.; FERNANDES BENSON, W.W. (Ed.), **Plant-Animal Interactions: Evolutionary Ecology in Tropical and Temperate Regions**. Nova York: Wiley & Sons. p. 25-49.
- COLEY, P.D.; BARONE, J.A. 1996. Folivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 27, p. 305-335.
- GUERRA-SOMMER, 1995. Fitofagia em Glossopterídeas na paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná). **Pesquisas em Geociências**, Porto Alegre, v. 22, p. 58-63.
- JACTEL, H.; BROCKERHOFF, E.G. 2007. Tree diversity reduces herbivory by forest insects. **Ecology Letters**, Malden, v.10, p. 835-848.
- LABANDEIRA, C.C. 2002. The history of associations between plants and animals. In: HERRERA, C.M.; PELLMYR, O. (Ed.) **Plant-Animal Interactions: an evolutionary approach**. Londres: Blackwell Science. p. 26-74.

LABANDEIRA, C.C.; WILF, P.; JOHNSON, K.R.; MARSH, F. 2007. Guide to insect (and other) damage types on compressed plant fossils. Version 3.0. Smithsonian Institution. Washington DC. 25 p.

LEUSCHNER, C.; JUNGKUNST, H.F.; FLECK, S. 2009. Functional role of forest diversity: pros and cons of synthetic stands and across-site comparisons in established forests. **Basic and Applied Ecology**, Jena, v. 10, p. 1-9.

MASSEY, F.P.; MASSEY, K.; PRESS, M.C.; HARTLEY, S.E. 2006. Neighborhood composition determines growth, architecture and herbivory in tropical rain forest tree seedlings. **Journal of Ecology**, Malden, v. 94, p. 646-655.

SOBEK, S.; SCHERBER, C.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. 2009. Sapling herbivory, invertebrate herbivores and predators across a natural tree diversity gradient in Germany's largest connected deciduous forest. **Oecologia**, Nova York, v. 160, p. 279-288.

POORTER, L.; DE PLASSCHE, M.V.; WILLEMS, S.; BOOT, R.G.A. 2004. Leaf traits and herbivory rates of tropical tree species differing in successional status. **Plant Biology**, Malden, v. 6, p. 746-754.

PREVEC, R.; LABANDEIRA, C.C.; NEVELING, J.; GASTALDO, R.A.; LOOY, C.V.; BAMFORD, M. 2009. Portrait of a Gondwanan ecosystem: a new Late Permian fossil locality from KwaZulu – Natal, South Africa. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 156, p. 454-493.

ROOT, R.B. 1973. Organization of a plant–arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecological Monographs**, Washington D.C., v. 43, p. 95-124.

VEHVILAINEN, H.; KORICHEVA, J.; RUOHOMAKI, K. 2007. Tree species diversity influences herbivore abundance and damage: meta-analysis of long-term forest experiments. **Oecologia**, Nova York, v. 152, p. 287-298.

WHITE, J.A.; WHITHAM, T.G. 2000. Associational susceptibility of cottonwood to a box elder herbivore. **Ecology**, Washington D.C., v. 81, p. 1795-1803.

WILF, P.; LABANDEIRA, C.C. 1999. Response of plant-insect association to Paleocene-Eocene warming. **Science**, Washington D.C., v. 284, p. 291-294.

## ANEXO A

## Carta de submissão à revista Gondwana Research

Hotmail - erspinheiro@hotmail.com - Windows Live

Página 1 de 1

Windows Live™ Hotmail (3) Messenger (5) Office Fotos | MSN Esther Pinheiro  
perfil | sair

Hotmail Novo | Responder Responder a todos Encaminhar | Excluir Lixo Eletrônico Limpar ▾ Marcar como ▾

**Caixa de Entra...**

Pastas

**Lixo (3)**  
Rascunhos (1)  
Enviados

**Excluídos (40)**  
acta oecologica  
cape2010  
dh  
edu3017  
gecbios  
GR  
hotels BA  
kashurut  
Nova pasta

Visualizações rápid...  
Sinalizadas  
Fotos

**Documentos do Office...**

**Messenger (5)**  
Pesquise contatos  
Debi  
Francine  
simone fernandes  
Demétrio  
Ricardo Ferreira  
Sair do Messenger

Início  
Contatos  
Calendário

dica Hotmail™  
delete e organize

Submission Confirmation Voltar para mensagens |

**Gondwana Research** Adicionar a con... 20/10/2010  
Para erspinheiro@hotmail.com Responder ▾

Os anexos, as imagens e os links desta mensagem foram bloqueados para sua segurança.  
[Mostrar conteúdo](#) | [Sempre mostrar conteúdo para santosh@kochi-u.ac.jp](#)

Dear Esther Pinheiro,

Your submission entitled "NEW EVIDENCE OF PLANT - INSECT INTERACTIONS FROM GONDWANA IN THE LOWER PERMIAN: RIO DA ESTIVA OUTCROP, PARANÁ BASIN, BRAZIL" has been received by Gondwana Research

You may check on the progress of your paper by logging on to the Elsevier Editorial System as an author. The URL is <http://ees.elsevier.com/qr/>.

Your username is: EPinheiro

If you need to retrieve password details, please go to:  
[http://ees.elsevier.com/qr/automail\\_query.asp](http://ees.elsevier.com/qr/automail_query.asp)

Your manuscript will be given a reference number once an Editor has been assigned.

Thank you for submitting your work to this journal.

Kind regards,

Elsevier Editorial System  
Gondwana Research

For further assistance, please visit our customer support site at <http://epsupport.elsevier.com>. Here you can search for solutions on a range of topics, find answers to frequently asked questions and learn more about EES via interactive tutorials. You will also find our 24/7 support contact details should you need any further assistance from one of our customer support representatives.

**peixurbano**  
82% OFF  
CADASTRE-SE  
MODA, PERSONAL SHOPPER E MAIS  
COMPRAS COLETIVAS PRA VOCÊ!  
Fechar anúncio

© 2011 Microsoft Termos Privacidade Sobre os nossos anúncios Anunciar Central de Ajuda Comentários Português (Brasil)

Novo | Responder Responder a todos Encaminhar | Excluir Lixo Eletrônico

<http://bl152w.blu152.mail.live.com/mail/InboxLight.aspx?n=1896894831>

18/1/2011