

Pesquisas em Geociências

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias>

**Fitofagia em Glossopterídeas na Paleoflora da Mina do Faxinal
(Formação do Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná)**

Margot Guerra-Sommer

Pesquisas em Geociências, 22 (1/2): 58-63, maio/ago., 1996.

Versão online disponível em:

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/article/view/21236>

Publicado por

Instituto de Geociências



Portal de Periódicos
UFRGS

UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL

Informações Adicionais

Email: pesquisas@ufrgs.br

Políticas: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/editorialPolicies#openAccessPolicy>

Submissão: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#onlineSubmissions>

Diretrizes: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#authorGuidelines>

Data de publicação - maio/ago., 1996.

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Fitofagia em Glossopterídeas na Paleoflora da Mina do Faxinal (Formação Rio Bonito, Artinskiano, Bacia do Paraná)

MARGOT GUERRA-SOMMER

Instituto de Geociências/UFRGS, Caixa Postal 15001, CEP 91509-900, Porto Alegre Brasil.

(Recebido em 23/10/95. Aceito para publicação em 22/05/96.)

Abstract - This paper discusses evidence for plant/animal relationships in a taphocoenosis from "tonstein" associated with a layer of coal in the Faxinal Mine (Rio Bonito Formation, Artinskian, Rio Grande do Sul, Brazil). Herbivory is evident from the form of chewed leaves and indicates an already specialized feeding habit for protoorthopterid insects by Permian times. Palaeobotanical data and evidence of plant-animal interaction suggest a mild, frostfree, cyclic climate, during deposition of the coalbearing sequence in southern Brazilian Gondwana.

Resumo - Compressões foliares com bordos danificados são comuns em uma tafocenose formada predominantemente por folhas, procedente de um nível de argilito intermediário a uma camada de carvão na Jazida do Faxinal (Município de Arroio dos Ratos, RS, Formação Rio Bonito). As corrosões registradas nas margens foliares são consideradas como evidência indireta de fitofagia. Uma análise do padrão de recorte do bordo foliar leva a sugerir que os protoorthopterídeos seriam os responsáveis pelas marcas deixadas nos bordos foliares. Utilizando as evidências fornecidas pela tafoflora, infer-se que o clima vigente durante a deposição dos carvões no Rio Grande do Sul seria cíclico, com temperaturas inferiores a 0°C por períodos não expressivos.

INTRODUÇÃO

Folhas com bordos danificados têm sido freqüentemente registradas em tafofloras gonduânicas, sem que, contudo, sejam consideradas como evidências de interação.

O registro de espécimes foliares com evidências de fitofagia, procedentes de associação registrada para um nível de argilito intermediário a uma camada de carvão na Jazida do Faxinal (Município de Arroio dos Ratos, RS, Formação Rio Bonito - Fig. 1), indica processos de interação planta-inseto, sendo testemunho de processos co-evolutivos.

Examinando as evidências existentes em paleofloras do Neocarbonífero no Continente Euroamericano, diversos autores (Swain, 1978; Hamilton, 1978) concluem que existem apenas pequenos indícios de interação entre plantas e animais.

Scott & Taylor (1983), todavia, ao efetuarem uma análise de associações de plantas fósseis conservadas em ambientes de turfeiras no Neocarbonífero, concluem que existem abundantes traços de inter-relação, mas que estas foram pouco consideradas. Observando o registro fóssil, concluem Scott & Taylor (*op.cit.*) que se constituem em evidências claras de herbivoria os danos causados em órgãos e tecidos vegetais; estabelecendo analogias com ecossistemas atuais, a fitofagia é considerada como importante elo em cadeias alimentares. Este tipo de interação, de acordo com Gilbert (1979), beneficia tanto plantas quanto animais, sendo resultado de co-evolução.

Dethier (1954) postulou que os invertebrados fitófagos foram originalmente polípagos, pois esta é a característica das formas filogeneticamente mais antigas. Os alimentadores específicos ter-se-iam originado pela aquisição casual de substâncias químicas resultantes de metabolismo que passaram a atuar como defensores químicos. Em algumas formas de invertebrados originou-se a capacidade de sobrepujar esses defensores. De acordo com essa hipótese, os primeiros insetos evoluíram da saprofagia para a polifagia, sendo que as plantas eram inicialmente indefesas a eles, desenvolvendo suas defesas como resultado de pressões seletivas ao pasteio.

A fitofagia é considerada pela maioria dos ecologistas

como um hábito muito avançado; apenas 21% das ordens dos insetos usam predominantemente as plantas vivas como fonte alimentar. Wraten & Cowarde (1981) afirmam que alimentar-se de outros animais constitui-se em uma estratégia de vida mais comum do que o uso de plantas como alimento. Conseqüentemente, o grupo de invertebrados que obteve sucesso na exploração desta fonte alimentar é o mais evoluído, uma vez que é necessário especialização para usar plantas vivas como alimento.

De acordo com Taylor & Taylor (1993), esta interação constitui-se em um "continuum" de adaptações coletivas no qual as plantas desenvolvem mecanismos de defesa que desencorajam a fitofagia e os animais desenvolvem mecanismos alternativos que neutralizam as defesas das plantas.

Estas defesas podem ser caracterizadas em dois grandes grupos. A proteção mecânica pode ser representada por papilas, pêlos ou tricomas. As defesas químicas incluem a produção de cristais, macromoléculas compostas ou toxinas.

Com base em padrões de recortes sofridos nos bordos das pínulas de *Neuropteris* procedentes de sedimentos associados à Jazida de Carvão de Mazon Creek (Von Amerom, 1966; Vom Ameron & Boersma, 1966), presumivelmente produzidos por artrópodos herbívoros, Scott & Taylor (*op.cit.*) encontram um índice de dano à área foliar correspondente a 5% da associação estudada, semelhante, segundo os autores, àquele encontrado em floras tropicais atuais.

Constituem-se também em dados importantes, os resultados obtidos por Levin (1976) a respeito da relação inversa entre latitude e percentagem de plantas com agentes químicos repelentes, em floras atuais. Evidencia Levin (*op.cit.*) que as plantas em regiões tropicais contêm um grau muito mais alto de defesas químicas do que aquelas de regiões temperadas, com base na "pressão do pasteio". As plantas decíduas de regiões temperadas escapam dessa pressão quando perdem as folhas na estação fria, ocorrendo nesta época também uma diminuição da população de insetos. As plantas dos trópicos, úmidos, as quais se encontram disponíveis o ano inteiro, escapam dos danos excessivos de pasteio através de defesas me-

cânicas ou químicas eficazes.

Como resultado, a vegetação mais luxuriante de florestas tropicais comumente mostra pouca evidência de ataque de insetos e a quantidade de folhagem consumida por fitofagia corresponde a 5%, índice semelhante ao que ocorre em florestas temperadas.

De acordo com o registro dos *taxon* de artrópodes para os sedimentos do Carbonífero Superior Euroamericano, Scott & Taylor (*op.cit.*) concluem que, possivelmente, insetos da Ordem Protorthoptera seriam os herbívoros responsáveis pelos danos nas frondes. Os representantes atuais desta Ordem têm hábito alimentar preferencialmente fitófago, alimentando-se de vegetação viva no solo e na canopia de florestas, sendo este grupo responsável pelos maiores danos causados em lâminas foliares, em plantas tropicais (Elton, 1973).

A FITOFAGIA EM TAFOFLOTA GONDWÂNICA SUL-BRASILEIRA

A orictocenose da Jazida do Faxinal é composta prioritariamente por órgãos foliares, com predominância de espécies relacionadas a Glossopteridae (*G. brasiliensis* Guerra-Sommer 1988, *G. similis-intermittens* Guerra-Sommer 1988), *G. papillosa* Guerra-Sommer 1988, *G. riograndensis* Guerra-Sommer 1988. Ocorrem também estruturas reprodutivas (*Plumsteadia senmes* Rigby) e sementes (*Platycordia* sp.). Folhas de Cordaitales (*Ruffordia gondwanensis* Guerra-Sommer 1988) são elementos importantes na associação; fragmentos de frondes estéreis (*Sphenopteris* cf. *Sph. ischanovensis*) ocorrem como formas complementares.

O material estudado está depositado no Museu de Paleontologia, Setor de Paleobotânica do Instituto de Geociências da UFRGS.

A associação é composta por 120 espécimes, com domínio de glossopterídeas que correspondem a 90 espécimes; o material onde se evidenciou dano foliar, sempre correspondente a fragmento de glossopterídeas, compreende a 5 espécimes (aproximadamente 5% da associação).

Considerando as características da tafocenose, a qual, de acordo com Guerra-Sommer (1988), ter-se-ia originado em um pântano de floresta ("forest moor") higrófilo, conclui-se que a fitofagia deve ter-se processado na própria canopia. Este fato pressupõe uma adaptação das formas de insetos herbívoros a um ambiente sujeito a variações de temperatura e umidade. Além destes problemas fisiológicos, já deveriam ter sido desenvolvidos sistemas mecânicos de fixação em superfícies normalmente lisas, e de penetração, através de um sistema mandibular adequado.

Um levantamento de insetos já descritos para o Paleozóico Superior na Bacia do Paraná indica a presença das ordens Blattoidea, Paraplecoptera, Protorthoptera, Homoptera, Coleoptera, Mecoptera e Neuroptera (Pinto & Ornellas, 1981).

Muito pouco se sabe dos hábitos alimentares de insetos no passado geológico. Todavia, uma análise destes hábitos em formas atuais sugere que, das ordens citadas, apenas em Coleoptera, Homoptera e Protorthoptera ocorrem dietas preferencialmente fitófagas, sendo as demais ordens carnívoras (Neuroptera e Mecoptera), omnívoras decompositoras (Blattoidea) ou sugadoras de fluidos (Homoptera), de acordo

com registros efetuados por Wraten & Edwards (1981).

Se for feita uma análise dos padrões de recorte do bordo foliar, na associação estudada observa-se que este se repete em todos os espécimes. O recorte parte sempre do bordo foliar e é efetuado em linhas curvas (Lâmina 1, b, c, d, e - Lâmina 2, b). Este tipo de recorte (Wraten & Edwards, 1981) deveria ter sido provocado por ortopterídeos adultos. Estes invertebrados, segundo Wraten & Edwards (1981), raramente originam perfurações nas folhas mas partem dos bordos foliares segurando-os com o "labrum" e patas anteriores, e atacam-nas a partir daí. Conforme Frost (1969), através da análise da estratégia alimentar é muito fácil e seguro reconhecer o invertebrado responsável pelo processo fitofágico, permitindo a identificação de ordens de famílias e em alguns casos até gêneros e espécies.

Evidências de ataque de limbo foliar com inferências taxonômicas relacionadas a diferentes estratégias, são estabelecidas por alguns autores na literatura. Conforme já registram Taylor & Taylor 1993, o pequeno número de dados existentes com relação a fitofagia deve-se ao fato de que exemplares danificados são habitualmente desprezados em coleções que visem descrição sistemática; fósseis com evidências de fitofagia estão, portanto, ausentes de coleções de especialistas.

Fragmentos de folhas com evidências de fitofagia semelhantes àqueles encontrados no material em estudo são registrados para *Neuropteris* do NeoCarbonífero euroamericano, atribuídos a hortopterídeos (Scott & Taylor, 1983- p. 282, Figs. a, c). O mesmo padrão se repete em folhas de glossopterídeas do Permo-Carbonífero da África do Sul (Plumstead, 1963 - Plate A, Figs. 1 a 3).

Considerando o conjunto da orictocenose, sinais de ataque são observados apenas em folhas de médio e pequeno porte de *Glossopteris*, não sendo observados recortes em folhas de *Cordaites* (Lâm. 1, d - Lâm. 2, b). Plumstead (1963) já registra esta preferência por espécimes de *Glossopteris*, na associação por ela estudada. Conforme referem Taylor & Taylor (1993), as Cordaitales estariam protegidas do ataque de insetos fitofágicos pela presença de resinas que atuaram como defensores químicos. A análise da cutícula das glossopterídeas da paleoflora do Faxinal (Guerra-Sommer, 1988) evidenciou a presença de pêlos e tricomas como elementos comuns na epiderme (Lâm. 1, d). Estes pêlos não se constituíram, todavia em defesa mecânica com relação à fitofagia.

As informações fornecidas por estudos paleoecológicos indicam que a orictocenose da Jazida do Faxinal procede de uma floresta, desenvolvida em um pântano, em clima temperado. Sabe-se que a distribuição e abundância de insetos em latitudes determinadas são marcadamente afetadas por fatores como temperatura, fotoperíodismo e umidade. Como os insetos são pecilotérmicos, têm taxas de desenvolvimento, nas diversas fases de vida, proporcionais à evolução da temperatura; além de limites determinados, conhecidos como limites letais inferiores e superiores, os insetos sobreviverão, mas seu desenvolvimento será retardado ou estacionará. Em baixas latitudes, a ciclicidade climática traz para o inseto fitófago, como efeito danoso da temperatura inferior a 0°C, o fatal risco de congelamento dos fluidos do corpo, além do desaparecimento da fonte preferencial de alimentos, dada a deiscência foliar. A sobrevivência, nesses extremos de temperatura, será conseguida através da diapausa. Beck (1965)

descreve este processo como “um estágio geneticamente determinado de superação do desenvolvimento, cuja manifestação pode ser induzida por fatores ambientais”. Através deste processo, os insetos podem sobreviver ciclicamente por longos períodos, em condições adversas ao crescimento e à reprodução. Os insetos entram em diapausa usualmente algum tempo antes que as condições adversas iniciem; pode a diapausa, por outro lado, ocorrer em qualquer estágio da história da vida (ovo, larva, pupa ou adulto), embora, normalmente, o estágio escolhido seja fixo, em nível específico.

O fator que leva à indução da diapausa é o fotoperíodismo, através do qual os insetos tornam-se hábeis em medir tempo, possuindo a capacidade de emitir respostas sazonais fisiológicas que os mantêm em consonância com modificações climáticas e, conseqüentemente, com variações ambientais.

Dados fornecidos por tafofloras antracofílicas (originárias de horizontes pelíticos associados a camadas de carvão) na Formação Rio Bonito do Rio Grande do Sul (Guerra-Sommer, 1989) indicam que o clima vigente durante a deposição das turfeiras era temperado, cíclico, com temperaturas mínimas atingindo raramente grau inferior a 0°C. Neste caso, as condições seriam favoráveis ao desenvolvimento de animais pecilotérmicos durante quase todo o ciclo anual.

Por outro lado, a integração de dados palinológicos, paleobotânicos e de petrografia orgânica para as sequências carboníferas e rochas associadas no sul da Bacia do Paraná (Guerra-Sommer *et al.*, 1990) indicam que a evolução dos componentes florísticos, desde as camadas de base até aqueles do topo da Formação Rio Bonito, pode ser atribuída a fatores climáticos e ecológicos; evidencia o conjunto que, ao nível das jazidas de carvão, o clima era ameno e cíclico.

CONCLUSÕES

Com base nos dados aqui fornecidos, evidencia-se indistintamente a presença de interações entre plantas e insetos nas associações vegetais do Eopermiano da Bacia do Paraná. A fitofagia é um hábito alimentar que pressupõe adaptação a dietas especializadas e o início de um processo coevolutivo o qual se aperfeiçoou nos 280.000.000 de anos que se passaram, até os dias presentes. Essas evidências de interação indicam também que as associações de insetos, que dominam os ambientes aéreos, na canopia, as quais são importantes nos ecossistemas modernos, eram também muito representativas durante o Permiano gondwânico. As taxas de dano foliar referidas para “florestas tropicais” incluídas no Neo Carbonífero euroamericano, semelhantes aquelas encontradas no Eopermiano gondwânico, em clima temperado, cíclico, podem indicar que defesas químicas já poderiam estar na época instaladas nas plantas desenvolvidas em latitudes equatoriais, na época, de modo a minimizar o ataque de herbívoros.

A seleção no pasteio na flora estudada está

indicada através da evidência oferecida pela herbivoria exclusiva em folhas de glossopterídeas, em detrimento às de cordaitales, as quais deveriam apresentar algum tipo de defesa mecânica ou química à fitofagia.

O tipo de recorte do bordo foliar indica um padrão relacionado à estratégia alimentar de ortopterídeos (Protorthoptera), que são referidos como fósseis para o Permiano gondwânico no Sul do Brasil.

As condições climáticas vigentes durante a deposição da associação foram suficientemente amenas para propiciar o livre deslocamento destes insetos; por outro lado, a diapausa deve ter permitido uma sobrevivência durante os períodos com a temperatura abaixo de 0°C.

A presença, portanto, de insetos neste clima evidencia o alto grau de desenvolvimento já alcançado por estes invertebrados no Eopermiano gondwânico com manifesta adaptação à ciclicidade climática e á consequente ciclicidade na fonte fornecedora de alimento.

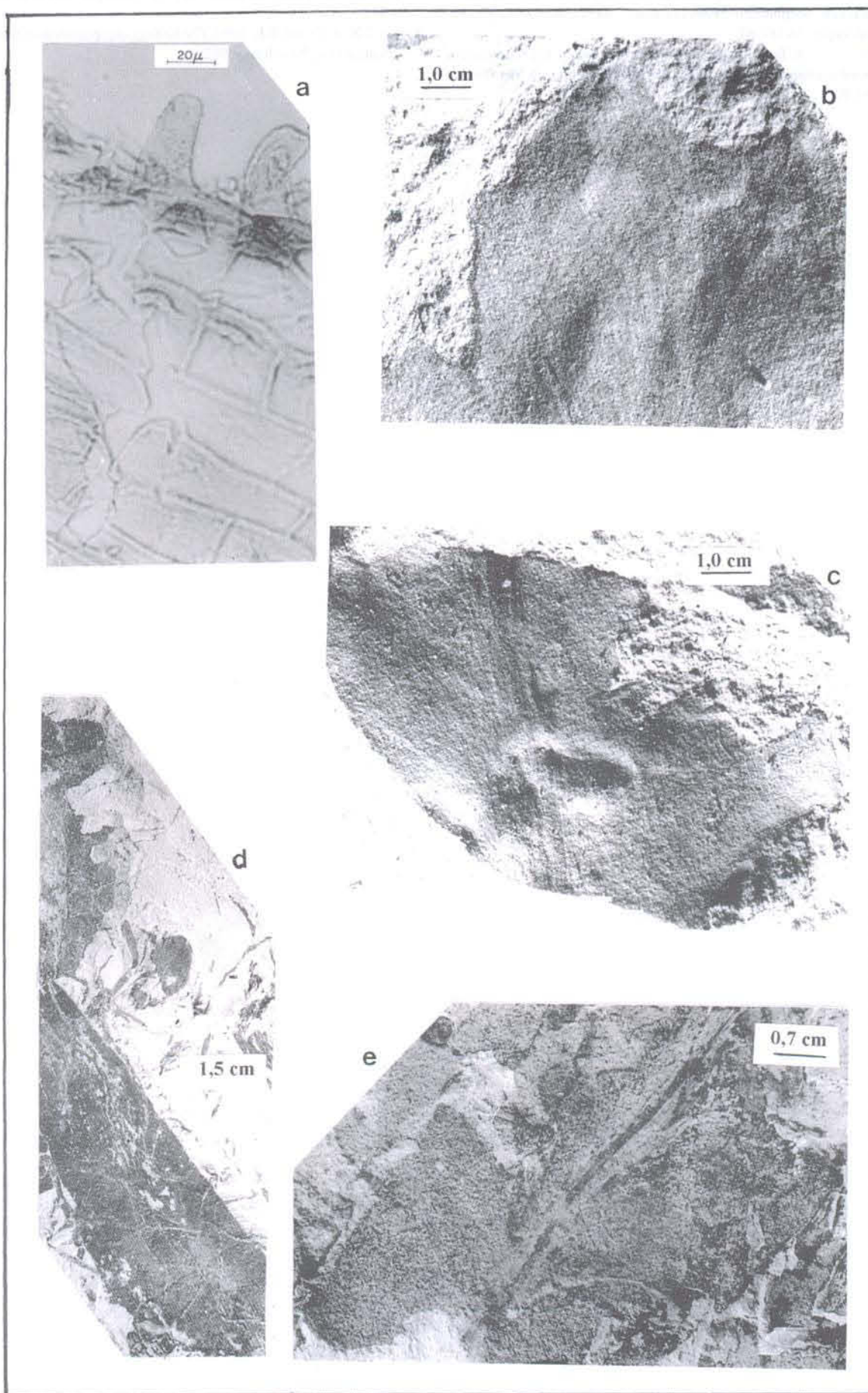
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Beck, S.D. 1965. Resistance of plants to insects. *Ann. Rev. Ent.*, **10**:207-32.
- Dethier, V.G. 1954. Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, **8**:33-54.
- Elton, C.S. 1973. The structure of invertebrate population inside a neotropical rain forest. *Journal of Animal Ecology*, **45**:55-104.
- Frost, S.W. 1969. *Insect Natural History*. Dover Publications, New York. 526p.
- Gilbert, L.E. 1979. Development of theory in the analysis of insect plant interaction. In: Horn, D.J., Stairs, G.R. & Mitchel, R.D. (ed.). *Analysis of ecological systems*. Ohio State University Press, Columbus, Ohio. p.117-54.
- Guerra-Sommer, M. 1988. *Padrões epidérmicos da “Flora Glossopteris” na Jazida do Faxinal (Formação Rio Bonito, Kunguriano, RS), implicações taxonômicas, bioestratigráficas e paleogeográficas*. Porto Alegre: Curso de Pós-graduação em Geociências, UFRGS. Tese de Doutorado. 373 p.
- _____, Marques Toigo, M., Corrêa da Silva, Z.C. 1990. Original biomass and coal deposition in Southern Brazil (Lower Permian, Parana Basin) *Bulletin Societe Geologique de France*, **127** : (230-242).
- Hamilton, W.D. 1978. Evolution and diversity under bark. In: Mound, L.A. & Waloff, N. (ed.). *Diversity of insect faunas*. Blackwell, England, p.154-175.
- Jongs O.T. & Coacker T.H. 1978. A basis for host plant feeding in phytophagous larvae. *Int. Exp. and Appl.*, **24**:272-284.
- Levin, D.A. 1976. Alkaloid bearing plants: an ecogeographic perspective. *American Naturalist*, **116**:261-284.
- Pinto I.D. & Ornellas L.P. 1978. Carboniferous insects Protorthoptera and Paraplecoptera from the Gondwana (South America, Africa, Asia). *Pesquisas*, **11**:305-321.
- Plumstead, F. 1963. The influence of plants and environment on the developing animal life in Karroo times. *South Africa Journal of Science*, Capetown, **59**(5):147-152.
- Scott A.C. & Taylor T.N. 1983. Plant/animal interactions during the Upper Carboniferous. *The Botanical Review*, Lancaster, **49**(3):259-307.
- Swain, T. 1978. Plant-animal co-evolution: a synoptic view of the Paleozoic and Mesozoic. In: Harborne, J.B. (ed.). *Biochemical aspects of plant and animal co-evolution*. London, Academic Press. p.3-19.

Lâmina 1

a. Fragmento de cutícula da folha de glossopterídea figurada na Lâmina 1, d e Lâmina 2, b, onde se observam pêlos cutinizados. b. Lâmina foliar de glossopterídea com recortes nas bordas (Pb.2810). c. Porção mediana de lâmina foliar de glossopterídea. Recorte intenso no lado direito da lâmina

(Pb2803). d. Lâmina foliar de *Rufloia*, inteira, e glossopterídea, esta última profundamente recortada (Pb2808). e. Lâmina de glossopterídea com recortes curvos (Pb2811).



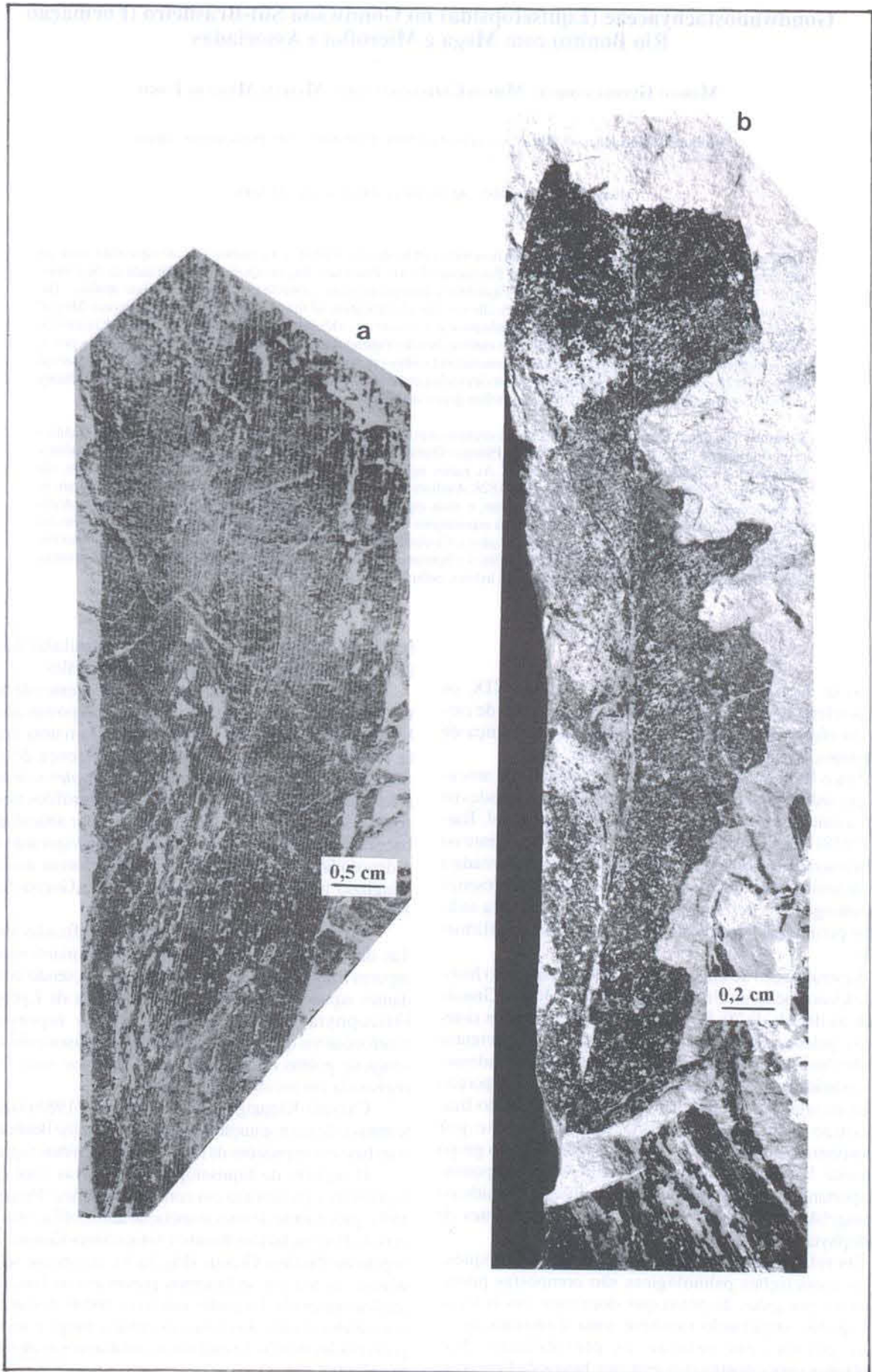
Von Ameron, H.J.W. 1966. *Phagophytichnus ekowskii* nov. Ichnogen & Ichnosp. eine Missbildung infolge von Insektenfrass, aus dem Spanischen Stephanien (Provinzleon). *Leidsche Geologische mededelingen*, 38:181-84.

— & Boersma M. 1966. A new find of the ichnofossil *Phagophytichnus ekowskii* Von Ameron. *Geologie, en Mijnbouw*, 50:667-70.

Wraten, S. & Edwards, P. 1981. *Ecologia das integrações entre insetos e plantas*. São Paulo, EPU/EDUSP, 71p. (Coleção Temas de Biologia, v.27).

Taylor, T.N. & Taylor, E.L. 1993. *The biology and evolution of fossil plant*. Prentice Hall, New Jersey. 982p.





a. Destaque para *Rufhoria* representada na Lâmina 1, d, com bordas não danificadas por fitofagia (Pb 2808).

b. Destaque para *Glossopteris* representada na Lâmina 1, d com bordas recortadas por fitofagia (Pb2808).