



UNIVERSIDAD
DE LOS ANDES
VENEZUELA

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Centro Jardín Botánico



Postgrado en Botánica Taxonómica Neotropical

PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN PALMAR (Mioceno temprano-medio), Mérida, Venezuela. *INFERENCIAS SOBRE LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA*

Tesis de Grado de Maestría

Autor: M. Sc. Erika González Acevedo
Tutor: Dr. Juan Carlos Gaviria
Co-Tutor: Dra. Fresia Ricardo-Branco

1 cm

Mérida, Noviembre 2007



Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Centro Jardín Botánico
Maestría en Botánica Taxonómica Neotropical



PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN PALMAR (Mioceno temprano-medio), Mérida, Venezuela. INFERENCIAS SOBRE LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA.

Tesis de Grado de Maestría

Autor: M. Sc. Erika González Acevedo

Tutor: Dr. Juan Carlos Gaviria

Co-Tutor: Dra. Fresia Ricardi-Branco

Mérida, Noviembre 2007

www.bdigital.ula.ve

Como ya me ha sucedido muchas veces, no hallé mejor ni más eficaz modo para aclararme a mí mismo el hecho, que darle forma y describirlo para otros.

Stefan Zweig, Magallanes

...los “géneros” no son más que nombres, una convención cómoda para nosotros: la realidad es la existencia, que se perpetua no importa de que manera vaya disfrazada, al solo fin -injustificado e injustificable- de rellenar el esqueleto del espacio-tiempo...

L. Bernardi, 1962.

AGRADECIMIENTOS

La autora de este trabajo quisiera expresar su sincero agradecimiento a las siguientes personas e instituciones por el apoyo recibido durante la elaboración del mismo.

El apoyo financiero por parte del Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico de la ULA-CDCHT (C-1404-06-01-EM), por el FONACIT (Subvención- Pasantía en la Universidad de Campinas, Brasil), por el Consejo de Estudios de Postgrado (CEP) y recientemente por el FONACIT-Misión Ciencia (Nro. 200700271), hicieron posible la culminación de este proyecto.

En primer lugar mi agradecimiento va al Biol. Ivan Akirov (Fundación Jardín Botánico de Mérida; Fac. de Ciencias Forestales, ULA), compañero de postgrado, a quien gracias a su profesionalismo y pedagogía debo parte importante de mis nuevos conocimientos y comprensión del mundo de la botánica.

La Dra. Fresia Ricardi-Branco del Instituto de Geociencias de la Universidad de Campinas-Brasil, quien actuó como co-tutora de este proyecto, fue una guía valiosísima para el entrenamiento en el área de paleobotánica.

El Dr. Juan Gaviria (Fac. Ciencias, ULA), tutor de esta tesis, así como la Dra. Yelitza León (Fac. Ciencias, ULA), dieron oportunas y acertadas orientaciones para la consecución de este trabajo.

El Prof. Gerardo Aymard (UNELLEZ) y el Ing. Luís E. Gamez (Fac. de Ciencias Forestales, ULA) hicieron importantes comentarios en las identificaciones sistemáticas. Los profesores Juan Carlos Laya y Omar Guerrero (Escuela de Geología, Fac. de Ingeniería, ULA) apoyaron enormemente en la etapa de campo y facilitación del mapa geológico del área. El Lic. Luís Mata-García (Bioestratigrafía, PDVSA) y el Dr. Gustavo Romero (Harvard University) proporcionaron importante literatura sobre paleobotánica en Venezuela.

El Ing. Néstor Gutiérrez (Freiburg Universitat, Alemania), el Prof. Eymar García (Jardín Botánico del Táchira, UNET) y el Prof. José Guevara (Fac. de Ciencias Forestales, ULA), aportaron fructíferas discusiones en materia florística, además del préstamo de bibliografía y algunos equipos de trabajo.

Mi reconocimiento al personal de los herbarios MERC y MER de la Universidad de Los Andes, así como a todo el cuerpo profesoral, técnico y obrero del *Centro Jardín Botánico* (Dr. Javier Estrada, Dra. Rebeca Luque, Prof. Fresia Ricardi, Prof. Ricardo Rico, Prof. Francisca Ely, Sr. Ramón Calderón, Srta. Luz Rivera, Lic. Ana Escalona, Sr. Abel Avendaño, Lic. Josefina Peraza, Lic. Carlos Tirado, Lic. Claudia Garbiso, Lic. Maria Isabel Copello, Sra. Marbella Castillo). Muy especialmente a la señora Carmen Hernández, quien con su capacidad organizativa y carisma constituye un importante sustento al programa de postgrado.

Gracias a la profesora Argelia Ferrer (Facultad de Humanidades, ULA), por su invitación al programa de radio “*Voces de la ULA*” transmitido por ULA FM, donde tuve la oportunidad de proyectar la disciplina paleobotánica a la comunidad universitaria.

El CDCHT (S-C-02-07-01)), CEP, la Dra. Bonie Jacobs (Southern Methodist University) y el Dr. Thomas Akre (Longwood University) sufragaron mi participación en el *24th Midcontinental Paleobotanical Colloquium* (Southern Methodist University, Texas, USA) donde resultados preliminares de esta investigación fueron presentados. Asimismo el CDCHT, CEP y la Red Latinoamericana de Botánica financiaron mi asistencia y presentación de carteles relacionados a esta investigación en el *IX Congreso Latinoamericano de Botánica* (República Dominicana).

Finalmente quiero expresar mi gratitud y admiración a mi familia quien a la distancia se mantiene muy de cerca, apoyándome como siempre en esta gran aventura de adquirir conocimientos...

Erika González

Mérida, Octubre 2007

TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE TABLAS.....	8
ÍNDICE DE FIGURAS.....	9
RESUMEN.....	10
ABSTRACT.....	11
 I. INTRODUCCIÓN.....	 12
1.1. Objetivos.....	14
1.2. Justificación.....	14
1.3. Planteamientos hipotéticos.....	15
1.4. Área de estudio.....	15
1.4.a. Climatología.....	16
1.4.b. Flora moderna	18
 II. PALEOBOTÁNICA EN LOS ANDES DEL NORTE	
2.1. Estudios paleobotánicos cenozoicos en el norte de Suramérica.....	20
2.2. Estado actual del conocimiento en estudios de macrofósiles vegetales en Venezuela.....	20
2.3. Paleoflorística en Los Andes del norte	24
2.4. Fósiles vegetales como indicadores del paleoclima y paleoambiente.....	26
 III MÉTODOS	
3.1. Materia fósil.....	33
3.2. Métodos empleados.....	
3.2.a. Descripciones morfológicas.....	34
3.2.b. Determinación sistemática.....	35
3.2.c. Análisis morfológico.....	38
A. Caracterización paleoclimática.....	38
Cálculo de la paleotemperatura y paleoprecipitación.....	38
Validación de resultados paleoclimáticos.....	39
B. Caracterización paleoecológica.....	42
 IV MARCO GEOLÓGICO	
4.1. Aspectos geológico-estratigráficos.....	44
4.1.a. Contexto paleogeográfico.....	45
4.1.b. Estratigrafía general de la Formación Palmar.....	46
4.1.c. Estratigrafía local.....	48
4.1.d. Ambientes sedimentarios	49
4.1.e. Edad de la Formación Palmar.....	51
4.2. Aspectos paleontológicos	
4.2.a. Contenido faunal	51
4.2.b. Trabajos paleobotánicos previos en la Formación Palmar	51

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	
5.1. SISTEMÁTICA.....	53
División Pteridophyta	
Aff. Familia Blechnaceae	55
División Magnoliophyta	
<u>Grupo Magnollids</u>	
Orden Laurales, Aff. Familia Lauraceae.....	57
Orden Magnoliales, Aff. Familia Annonaceae.....	63
<u>Grupo Eudicots</u>	
Orden Caryophyllales, Aff. Familia Polygonaceae.....	66
Orden Malpighiales, Aff. Familia Clusiaceae.....	68
Orden Fabales.....	69
Orden Malvales.....	72
Orden Sapindales Aff. Familia Anacardiaceae	77
Orden Ericales, Aff. Familia Sapotaceae	79
Orden Aquifoliales, Aff. Familia Aquifoliaceae	80
INCERTAE SEDIS.....	81
5.2. MORFOLOGÍA FOLIAR Y PALEOCLIMA.....	93
5.2.a. Estimación del paleoclima en el área de estudio.....	94
5.2.b. Diversidad foliar de Vareschi.....	100
5.3. ASPECTOS PALEOFLORÍSTICOS Y PALEOAMBIENTALES	
5.3.a. Interpretaciones paleoclimáticas según la composición florística.	107
5.3.b. Interpretaciones paleoambientales.....	112
5.4. CONSIDERACIONES PALEOFITOGEOGRÁFICAS.....	114
VI. CONCLUSIONES.....	118
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	121
ANEXOS	
1 Descripción de estados de caracteres empleados en la descripción de los fósiles.....	136
2 Catálogo de plantas fósiles en la Formación Palmar (ver libro adjunto)	

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I	Macrofósiles vegetales del Eoceno y Mioceno descritos para la región andina y norte de Venezuela.	23
Tabla II	Modelos estadísticos empleados para el cálculo de la temperatura y precipitación media anual en la paleoflora de la Formación Palmar.	40
Tabla III	Parámetros climáticos de los bosques actuales usados en la calibración de los modelos de predicción del paleoclima.	41
Tabla IV	Zonación palinológica para el Mioceno al sur de la cuenca de Maracaibo (Tomado de Lorente, 1986).	52
Tabla V	Taxones asignados a la paleoflora de la Formación Palmar.	53
Tabla VI	Caracteres foliares, expresado en porcentaje de ocurrencia para las diferentes floras estudiadas.	94
Tabla VII	Estimación de la temperatura y precipitación media anual en floras modernas y en la taoflora estudiada.	96
Tabla VIII	Proporción del área foliar para las floras estudiadas.	98
Tabla IX	Precipitación media anual estimada en las floras modernas y fósil a partir de modelos de regresión	98
Tabla X	Categoría de hojas en la paleofitoasociación según criterios de Vareschi (1992).	101
Tabla XI	Aspectos estratigráficos, geográficos y ecológicos de las familias asignadas en la taoflora.	108
Tabla XII	Aspectos estratigráficos y fitogeográficos de los morfotaxa descritos en la taoflora.	115

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1	Mapa de ubicación regional del área de estudio.	16
Figura 2	Precipitación media anual en la estación El Vigía (1950-1969).	17
Figura 3	Formaciones geológicas con contenido macrofitofosilífero en Venezuela.	22
Figura 4	Correlaciones lineares encontradas entre la fisionomía foliar, la temperatura y la precipitación (Tomado de Wilf <i>et al.</i> 1998).	29
Figura 5	Modelo paleogeográfico para el norte de Suramérica desde el Oligoceno hasta el Holoceno.	45
Figura 6	Vista general del afloramiento de la Formación Palmar en el tramo Estanques-El Vigía.	47
Figura 7	Mapa geológico de la sección Estanques-El Vigía y sección estratigráfica localizada en el Puente Caracol (08°31'17" Lat. N y 71°35'10" Long. O, 232 m snm), base de la Formación Palmar.	50
Figura 8	Valores de temperatura media anual según los modelos de regresión calculados en cuatro bosques modernos y en la taoflora Formación Palmar.	96
Figura 9	Valores de precipitación calculados en cuatro bosques modernos y en la taoflora de la Formación Palmar.	98
Figura 10	Proporciones largo/ancho en las improntas reconocidas en la taoflora estudiada.	104
Figura 11	Diagrama de hojas para la Formación Palmar.	105
Figura 12	Diversidad de formas foliares en MER/Pal/87.2 donde fueron reconocidas las morfoespecies (MP) 3, 6, 16, 23, 37, 44 y otras formas no identificadas.	114



**PALEOFLORA DE LA FORMACIÓN PALMAR
(Mioceno temprano-medio), Mérida, Venezuela.
INFERENCIAS SOBRE LA VEGETACIÓN Y EL CLIMA.**

Autor: M. Sc. Erika González Acevedo
Tutor: Dr. Juan Carlos Gaviria
Fecha: Noviembre 2007

RESUMEN

El presente trabajo consistió en la descripción sistemática y el análisis de la arquitectura foliar de fósiles vegetales encontrados en la Formación Palmar (Edo. Mérida), en los Andes de Venezuela. Esta formación representa una secuencia de lutitas, areniscas y limonitas intercaladas, depositada bajo un sistema de taca. La edad de la formación ha sido previamente asignada al Mioceno temprano-medio. La sección estudiada muestra un abundante registro de fitofósiles que incluyen impresiones y compresiones carbonizadas de hojas de dicotiledóneas. Se observaron además, impresiones correspondientes a pteridofitos y frutos de difícil identificación. Con base en la morfología foliar de las improntas se establecieron 46 morfoespecies, 23 de estas afines a las familias Annonaceae (*Annona* sp.), Anacardiaceae (*Spondias* sp.), Lauraceae (*Persea* sp., *Nectandra* sp., *Ocotea* sp.), Clusiaceae (*Clusia* sp.), Polygonaceae (*Coccoloba* sp.), Aquifoliaceae (*Ilex* sp.), Sapotaceae (*Pouteria* sp.) y Fabaceae (*Machaerium* sp.), y otros elementos probablemente pertenecientes a los órdenes Fabales y Malvales. La cuantificación de los caracteres morfométricos de las improntas foliares mostró un predominio de márgenes enteros, forma elíptica, hojas entre las categorías notofilas y microfilas (2,25-45 cm²), un porcentaje mediano de ápices acuminados y base aguda, caracteres que permitieron calcular algunos parámetros paleoclimáticos del área. Aplicando ecuaciones específicas para la estimación de la temperatura y precipitación medias anuales en una comunidad fósil se encontró la ocurrencia de un bosque tropical de tierras bajas con una TMA cercana a los 30° C +/-2 y una PMA de 1.000 mm. Estos valores sugieren el desarrollo de la tafoflora en una zona de vida Bosque Seco Tropical. Con este trabajo se pretende resaltar la importancia de los estudios de macrofósiles vegetales en Venezuela como un importante elemento en las reconstrucciones paleoecológicas, paleoclimáticas y de paleovegetación en esta área clave del Neotrópico.

Descriptores: Andes, Mioceno, Paleobotánica, Paleoflora, Formación Palmar, Venezuela.



**MIOCENE PALEOFLORA OF THE PALMAR FORMATION,
Mérida, Venezuela. *INFERENCES ON CLIMATE AND VEGETATION.***

Author: M. Sc. Erika González Acevedo
Supervisor: Dr. Juan Carlos Gaviria
Date: November 2007

ABSTRACT

The main objective of this work is the systematic description and the analysis of leaf architecture of a Miocene paleoflora in the Venezuelan Andes (Estado Mérida). The Palmar Formation is described as early to middle Miocene in age. The depositional environment has been interpreted as in alluvial to coastal plain settings based on pollen content. Currently, this section is exposed around 200 m above sea level in a sub-montane forest and represents, among others formations, the beginning of the uplift of the northeastern Andes. Well-preserved fossil leaves (compressions and impressions) from this formation were given preliminary systematic descriptions following the methods of classical paleobotanical studies. Using leaf architectural analysis, forty-six morphospecies were defined. These morphotypes are assignable to elements within the families Annonaceae (*Annona* sp.), Anacardiaceae (*Spondias* sp.), Lauraceae (*Persea* sp., *Nectandra* sp., *Ocotea* sp.), Clusiaceae (*Clusia* sp.), Polygonaceae (*Coccoloba* sp.), Aquifoliaceae (*Ilex* sp.), Sapotaceae (*Pouteria* sp.), Fabaceae (*Machaerium* sp.), and others to the Order Fabales and Malvales. A few fruit, representing Fabales, were also found as well as few specimens that most likely belong to the Pteridophyta group. Among the morphospecies there were a predominance of entire-margined leaves, elliptic in shape, the prevalence areas in the notophyll and microphyll size classes (2,25-45 cm²), and acute bases. Equations applied to the paleoclimate estimation show up a TMA of 30° C +/-2 and a PMA of 1000 mm; this suggests the taoflora growth on a tropical dry forest. This paleobotanical study also intends to emphasize the importance of further research on macrofossil plants in Venezuela due to the lack of data and potential for further findings in this geographical region, as an important clue to the paleoecological, paleoclimate and paleovegetational reconstructions within the Neotropics.

Key words: Andes, Miocene, Paleobotany, Paleoflora, Formación Palmar, Venezuela.

I. INTRODUCCIÓN

El conocimiento de la paleoflora del Cenozoico (65 Ma,) en los trópicos se considera un elemento muy relevante en el estudio de la distribución y evolución de las comunidades tropicales como centros de diversidad biológica. El establecimiento de la vegetación moderna ocurrió durante el intervalo Paleógeno-Neógeno, por lo que el estudio de plantas fósiles a nivel micro y macroscópico es indispensable para el entendimiento de los factores que modelaron el origen de la flora contemporánea, los patrones en la distribución y su diversidad (Hooghiemstra *et al.* 2002).

Recientemente se ha debatido acerca del origen de los bosques tropicales y las causas de los altos niveles de diversidad florística en el Neotrópico (Gentry, 1982, 1988; Burnham & Johnson, 2004; Pennington & Dick, 2004a; Jaramillo, 2006). Específicamente al considerarse el trópico de Suramérica como el centro de mayor diversidad de plantas del mundo (Thomas, 1999; Gentry op. cit.) y en particular los Andes tropicales definido como un centro de biodiversidad ó “hotspot” (Myers *et al.* 2000), el estudio de la vegetación fósil en el área es crítico y absolutamente necesario.

En el caso particular del norte de Suramérica, el levantamiento de los Andes constituyó un factor importante en los cambios de distribución y adaptación de las comunidades vegetales a las nuevas condiciones paleogeográficas y topográficas, surgidas como consecuencia de dicho evento. Las diferentes hipótesis planteadas para explicar la diversidad florística moderna han impulsado un mayor interés en la investigación de la vegetación fósil neotropical como uno de los temas fundamentales para su conservación.

No obstante, el conocimiento de paleofloras paleógenas y neógenas en Suramérica y en especial en la región más septentrional, Venezuela, es muy escaso (Burnham & Graham, 1999; Wijninga, 1996; Wilf *et al.* 2005) pese al conocimiento de numerosas unidades litoestratigráficas de este intervalo geológico que potencialmente podrían contener restos de plantas (Pfefferkorn, 1977), hecho que es muy prometedor para futuros estudios paleobotánicos.

Burnham & Graham (1999) señalaron la necesidad del estudio de floras Cenozoicas, en especial aquellas del Mioceno (23-5 Ma), como un tema fundamental en la generación de nuevos datos para el norte de Suramérica lo que contribuirá a una mejor interpretación de la distribución y diversidad de los bosques neotropicales actuales y su relación con los

eventos migratorios desde Centro y Norteamérica, y con el levantamiento de los Andes.

A partir de los años 90 del siglo XX, la implementación de métodos de análisis paleoecológicos y paleoclimáticos basados en la fisionomía de la vegetación, especialmente aquellos enfocados en la morfología de improntas foliares (Wolfe, 1993), han constituido una herramienta fundamental para la interpretación del clima y ecología del pasado, considerando especialmente a los macrofósiles vegetales como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales

De esta manera, con base en una serie de macrofósiles vegetales de la Formación Palmar (Mioceno temprano-medio) se planteó el estudio sistemático y morfológico para conocer la composición florística y paleoclima de este sector de los Andes durante el Mioceno temprano (~23-16 Ma).

La Formación Palmar constituye una de las unidades sedimentarias que se depositaron previo al levantamiento final de los Andes del norte, de allí que el estudio de sus fósiles vegetales permite el análisis de una posible relación con floras de la cuenca del Río Orinoco, de acuerdo a la configuración paleogeográfica del área durante el Neógeno. Por ejemplo, Aguilera (2004) y Linares (2006) han encontrado múltiples evidencias acerca de la relación faunal de la Formación Urumaco (Mioceno tardío, NW de Venezuela), con vertebrados modernos de la cuenca del Orinoco, especialmente la presencia de una alta biodiversidad de mamíferos y peces fósiles dulceacuícolas vinculados con la fauna Orinocense-Amazónica moderna, escenario que podría estar reflejado en la composición paleoflorística del Mioceno en los Andes del norte.

El estudio de esta macroflora permitió la caracterización de la paleocomunidad vegetal como un importante aporte al conocimiento de la vegetación tropical del Neógeno, siendo este un elemento fundamental en la reconstrucción de la historia fitogeográfica del norte de Suramérica. En este sentido, Aymard (2000) ya había señalado que un mejor conocimiento sobre los diferentes patrones de distribución de especies y composición florística de los bosques tropicales ayudará a desarrollar mejores estrategias para la conservación de los mismos.

1.1. OBJETIVOS

1.1.a. Objetivo general

Realizar un estudio sistemático y morfométrico de los fósiles vegetales colectados en una sección de la Formación Palmar para una aproximación a la reconstrucción paleoflorística y paleoclimática del norte de Los Andes durante el Mioceno temprano-medio.

1.1.b. Objetivos específicos

- Realizar una descripción morfológica detallada de las improntas fósiles.
- Determinar el material fósil a partir de la arquitectura foliar y establecer posibles afinidades taxonómicas entre la flora fósil y la flora moderna.
- Obtener parámetros morfométricos de las impresiones foliares para la reconstrucción de las características paleoclimáticas y paleoecológicas del área.
- Presentar un marco paleoflorístico y paleoclimático del área que contribuya a la reconstrucción de la historia de la vegetación del norte de Suramérica durante el

Moreno
www.bdigital.ula.ve

1.2. JUSTIFICACIÓN

El enfoque sistemático-morfológico dado en este trabajo para el análisis paleoflorístico de fósiles vegetales en una formación neógena constituye prácticamente un trabajo pionero en el estudio de floras cenozoicas para Venezuela.

La única base existente en estudios paleobotánicos sobre macrofósiles del Cenozoico en Venezuela está representada por los trabajos publicados por Edward Berry durante las décadas de 1920 y 1930, concentrados en unidades sedimentarias del Eoceno y Mioceno (Berry, 1920, 1921, 1936b, 1937a, 1937b, 1939b, 1939c). Dicho autor realizó la descripción de macrofósiles vegetales y señaló algunos de estos como nuevos registros o nuevas especies fósiles para el norte de Suramérica. No obstante, algunos autores como Dilcher (1974), Wijninga (1996) y Burnham & Graham (1999), han dudado de sus asignaciones taxonómicas por considerar que para el momento de realizar sus determinaciones el conocimiento de la flora del Neotrópico era mucho más escaso que en la actualidad. De la misma forma muchas de estas determinaciones fueron realizadas con

base en material de procedencia dudosa (rasgo señalado por el mismo autor en sus publicaciones), material muy fragmentado, o donde las especies fueron asignadas a taxa de ocurrencia únicamente norteamericana, pasando por alto que el istmo de Panamá aún no se había establecido hasta inicios del Plioceno (Gregory-Wodzicki, 1998). Es asombroso que los únicos registros de angiospermas fósiles en territorio venezolano estén limitados a los estudios hechos por dicho autor.

Por ende, este trabajo pretende contribuir al conocimiento de la paleoecología y paleoflora de los Andes Tropicales así como servir de plataforma para la realización de futuros proyectos enfocados en la interpretación de nuestra riqueza paleoflorística, que a su vez contribuya a la interpretación y entendimiento de una de las áreas de mayor biodiversidad del planeta. Asimismo, aquí se pretende destacar la importancia del estudio de macrofósiles vegetales los cuales permiten desarrollar inferencias relacionadas con la morfología de la planta y la fisionomía de la vegetación fósil (Upchurch y Wolfe, 1987).

1.3. PLANTEAMIENTOS HIPOTÉTICOS

Como hipótesis de trabajo se han realizado una serie de planteamientos con base principalmente en la bibliografía.

1. La tafoflora deberá reflejar una gran riqueza florística propia de ambientes continentales con un predominio de angiospermas y una alta riqueza de especies de acuerdo a los ambientes sedimentarios definidos previamente (aluvial progradando a llanuras costeras y complejos deltaicos) para la Formación Palmar (González de Juana *et al.* 1980; Lorente, 1986; Mendoza, 2001; Mora *et al.* 2005).
2. La composición paleoflorística de la asociación fósil deberá mostrar similitud con la vegetación propia de los ecosistemas de la cuenca del Río Orinoco, respondiendo a las condiciones paleogeográficas imperantes durante el Mioceno temprano.

1.4. ÁREA DE ESTUDIO

La Formación Palmar se extiende a lo largo del frente norandino en los estados Táchira, Mérida y Trujillo llegando hasta la frontera con Colombia (LEV, 1997). El área de estudio se ubica en el estado Mérida, en el flanco norte de la cordillera de los Andes. Los afloramientos donde se colectó el material fósil se encuentran en la Autopista “Rafael

Caldera”, tramo Estanques-El Vigía, Municipio Alberto Adriani, en el sector denominado “Puente Caracol”, en las coordenadas geográficas 08°31’17” Lat. N y 71°35’10” Long. O, con una altitud de 232 m snm (Figura 1). La sección aflora tanto en la margen izquierda como en la margen derecha del río Chama, siendo inaccesible los afloramientos hacia la margen derecha del río.

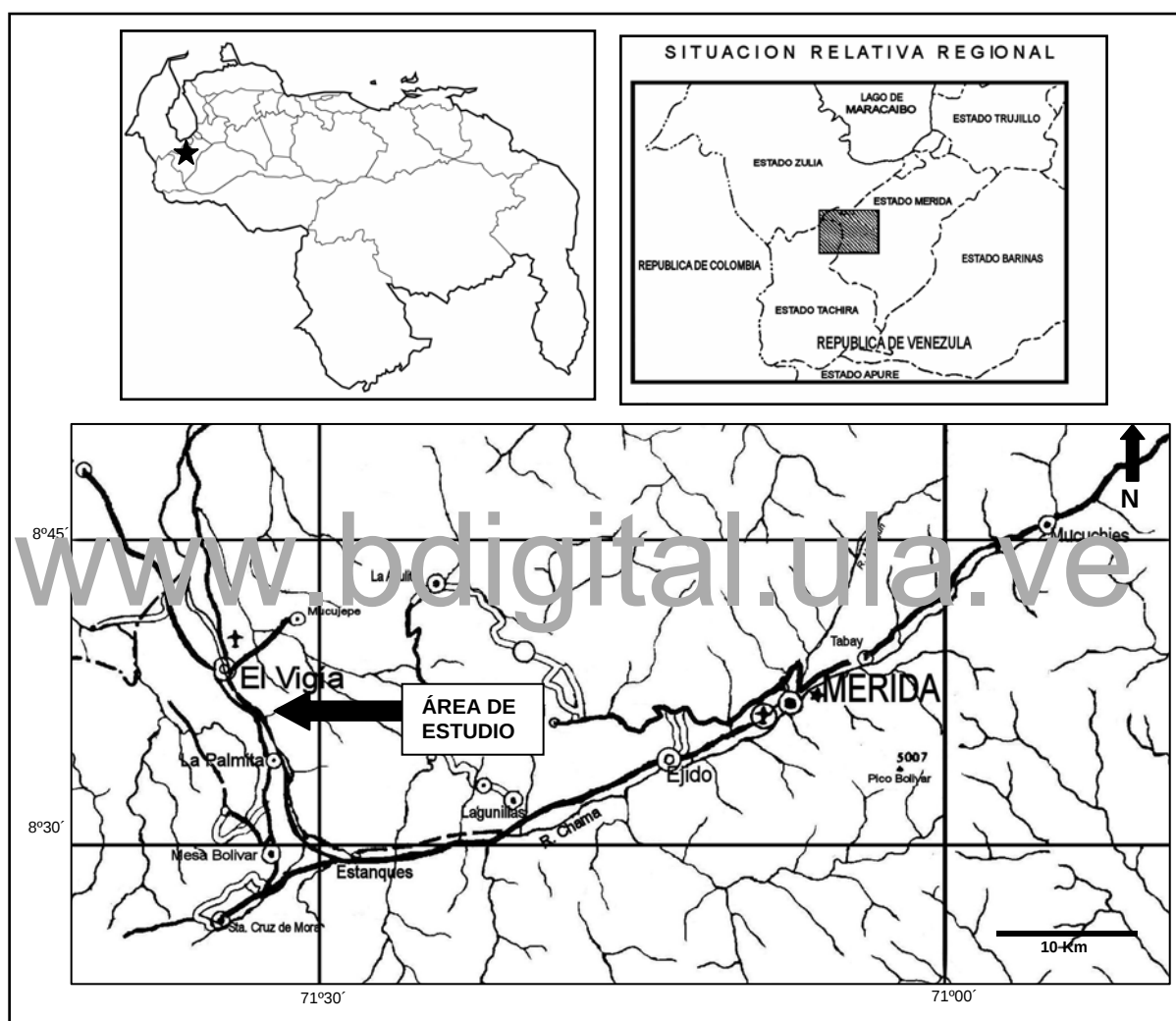


Figura 1. Mapa de ubicación regional del área de estudio.

1.4.a. Climatología

Sarmiento *et al.* (1971) han señalado que las cuencas de los ríos Chama y Capazón carecen de datos climáticos para la zona aquí estudiada, contando solamente con registros continuos de precipitación. La estación climatológica más cercana al área de estudio

corresponde a la localidad de El Vigía (Municipio Alberto Adriani) ubicada a una altitud de 130 m snm. La temperatura media anual fue calculada por dichos autores por interpolación en 26,7° C, con una diferencia de 3° C entre el mes más frío (enero: 22,5° C) y el mes más cálido (septiembre: 26,5° C).

Andressen & Ponte (1973) reportan la precipitación media anual para la estación El Vigía en 1839 mm, tomando el promedio compensado para el período 1950-1969. En el climadiagrama (Figura 2) se observa el patrón bimodal de las precipitaciones, con un primer máximo en los meses de abril-mayo (total=372 mm) y el otro durante octubre-noviembre-diciembre (total=658 mm), concentrando en estos meses el 20% y 35% respectivamente de las precipitaciones anuales.

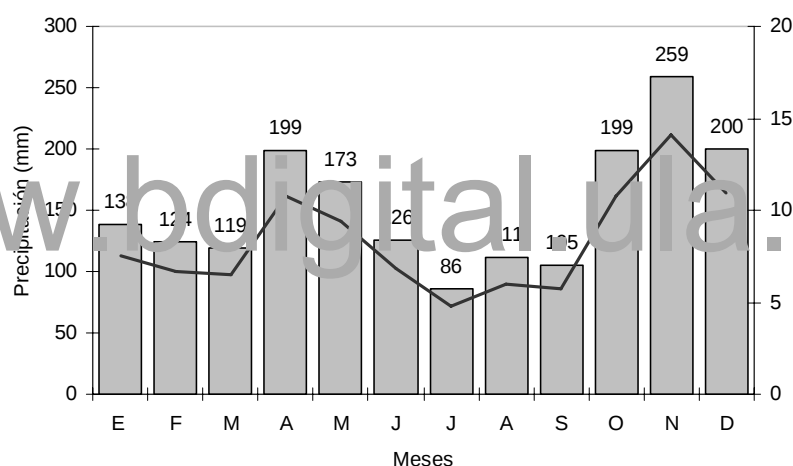


Figura 2. Precipitación media anual en la estación El Vigía (1950-1969)= 1839 mm. Datos tomados de Andressen & Ponte, 1973.

Según Sarmiento *et al.* (1971) los mínimos registrados poseen distinto significado ecológico, estando el mínimo más importante entre julio y septiembre (16%=302 mm) y entre enero y febrero (14%=262 mm), sin conformar estos meses una sequía extrema con significado ecológico, sino más bien representando una disminución en la cantidad de precipitación. Dichos autores destacan como aspecto más importante sobre la ecología hídrica de las formaciones vegetales en esta localidad la variabilidad interanual de la precipitación, donde para un registro de 16 años (1953-1960, Andressen & Ponte, 1973) existe una diferencia en los valores de precipitación de 624 mm entre el año más seco

(1521 mm) y el año más húmedo (2145 mm). Esto ejercería una presión importante sobre la vegetación del área y su adaptación a dichas fluctuaciones interanuales.

De acuerdo al sistema de clasificación de Köppen el tipo de clima corresponde al *Clima Tropical de Selva (Afi)* donde la precipitación media del mes más seco no es inferior a los 60 mm, estando sujeto a la condición de exposición a barlovento de los vientos dominantes en el arco montañoso andino (Foghin, 2002).

Ecológicamente, Sarmiento *et al.* (1971) ubican esta estación climática en el límite inferior de la selva submontana. Según Holdridge (1967), la región entraría en la zona de vida *bosque húmedo tropical*.

1.4.b. Flora moderna en el área de estudio

Existen pocos trabajos sobre la flora moderna en el área de estudio. Sarmiento *et al.* (1971) describen las diferentes unidades ecológicas para la cuenca de los ríos Chama y Capazón y mencionan para el área adyacente a la población de El Vigía un bosque de *selva submontana* o *bosque pluvial montano*, comprendido entre 150 y 700 m snm. Dichos autores definen esta vegetación como una selva no físicamente heterogénea atendiendo a las características climáticas, geológicas, geomorfológicas y edáficas del área, y señalan como elementos florísticos más importantes familias de pisos bajos tropicales: Anacardiaceae, Arecaeae, Bombacaceae, Burseraceae, Elaeocarpaceae, Lauraceae, Moraceae, y Sterculiaceae, así como elementos de pisos más altos como las familias Myristicaceae y Rosaceae.

De acuerdo con Ataroff & Sarmiento (2003) la región ubicada al sur del Lago de Maracaibo se corresponde con la unidad ecológica *selva húmeda tropical* caracterizada por una temperatura media anual de 27°-28° C y una precipitación media anual variable entre 1500 a 2000 mm. Florísticamente la selva esta caracterizada por *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae), *Spondias mombin* (Anacardiaceae), *Ceiba pentandra* (Bombacaceae), *Couroupita guianensis* (Lecythidaceae), *Inga nobilis* (Mimosaceae), *Attalea butyracea* (Arecaceae), *Trichospermum mexicanum* (Tiliaceae) y *Cedrela odorata* (Meliaceae).

El trabajo más detallado sobre la composición florística en el área fue realizado por Meléndez (1995) quien registró una flórula moderna comprendida por 47 familias y 218 especies de angiospermas en un gradiente altitudinal que va desde los 200 m snm hasta los

800 m snm, enmarcada en un área geográfica de 1000 hectáreas. Dicho autor resalta un marcado polimorfismo florístico en la zona de estudio donde observó una transición desde bosques húmedos con pocas especies deciduas (800 m snm) hasta un bosque veranero con un mayor número de especies deciduas (hacia los 200 m snm). Según Meléndez (op. cit.) las familias más representativas en el bosque actual son: Asteraceae, Bignoniaceae, Caesalpiniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Meliaceae, Mimosaceae, Moraceae, Rubiaceae y Sapindaceae, donde el conjunto de la vegetación que existe actualmente en el lugar corresponde a la zona ecológica de *bosque submontano*.

Por su parte, Ricardi (1996, 1999) describe las plántulas de especies arbóreas y trepadoras que integran el bosque submontano estudiado por Meléndez (1995) y propone dichas descripciones como fuente de caracteres para su determinación.

www.bdigital.ula.ve

II. PALEOBOTÁNICA EN LOS ANDES DEL NORTE

2.1. ESTUDIOS PALEOBOTÁNICOS CENOZOICOS EN EL NORTE DE SURAMÉRICA.

Muchos autores previamente han hecho énfasis en la carencia de estudios paleobotánicos sobre macrofloras cenozoicas en el norte de Suramérica y su importancia en la reconstrucción de la historia de la vegetación del neotrópico (Burnham & Graham, 1999; Wijninga, 1996; Wilf *et al.* 2005).

Específicamente para Colombia, Venezuela, Trinidad, Cuba, y norte de Brasil, Berry (1921, 1924, 1925a, 1925b, 1925c, 1929, 1935, 1936a, 1936b, 1937b, 1939a, 1939b, 1939c) realizó numerosos informes sobre macrofósiles de plantas paleógenas y neógenas. Aunque las asignaciones taxonómicas hechas por dicho autor han sido ampliamente cuestionadas en la actualidad (ver Justificación), conforman prácticamente los únicos trabajos de referencia para la región.

Con base en estudios de macrofósiles vegetales Herrera *et al.* (2007), Hooghiemstra *et al.* (2006) y Wijninga (1996) proporcionan datos sobre la historia de la vegetación neotropical durante el Paleógeno y Neógeno en Colombia. Duarte (2004) describió fósiles de plantas miocénicas al noreste de la Amazonia, en Brasil, y generó importantes datos geográficos, estratigráficos y paleoecológicos para la región. Gregory-Wodzicki (1998) realizó inferencias paleoclimáticas y de paleoaltitud con base en una sección del Mioceno del altiplano Boliviano. En Fitipaldi *et al.* (1989) pueden consultarse múltiples referencias acerca de la flora Cenozoica de Brasil, de la cual se cuenta con un mayor número de trabajos que en el resto de los países señalados. Recientemente, Ricardi-Branco & Fanton (2007) realizaron una revisión del registro paleoflorístico del Cenozoico descrito en Brasil e hicieron importantes observaciones sobre la distribución de la flora durante ese periodo.

En cuanto al conocimiento de macrofloras fósiles del Cenozoico en Venezuela los únicos informes que hacen referencia a esta paleoflora corresponden a Berry (1921, 1936, 1937b, 1939a, 1939b) quien publicó descripciones de la vegetación del Eoceno y Mioceno del occidente y oriente de Venezuela. El trabajo más reciente donde se mencionan fitofósiles del Neógeno en el norte de Venezuela corresponden a Sánchez-Villagra *et al.* (2000) con una descripción de una semilla fósil del orden Arecales.

2.2. ESTADO ACTUAL DEL CONOCIMIENTO EN ESTUDIOS DE MACROFÓSILES VEGETALES EN VENEZUELA

El estudio de macrofósiles vegetales en Venezuela se remonta a la segunda década del siglo XX (Mata-García, 2004) alcanzando apenas unas 40 publicaciones en 155 años (1850-2005) distribuidas en unas diez formaciones sedimentarias (Figura 3, A). Las primeras publicaciones donde se diagnostican y nombran fósiles vegetales corresponden a Karsten (1850) y Schlagintweit (1919) quienes describen parcialmente plantas del Cretácico (?) en el oriente del país.

El mayor número de trabajos referidos a macrofitofósiles de Venezuela se concentran en la descripción de grupos de plantas más primitivas que las angiospermas. Grupos como Lycophyta y Cladoxilopsida y otras pteridospermas, cuyo surgimiento y desarrollo ocurrió en la Era Paleozoica (Stewart & Rothwell, 1993) han sido reportados y descritos para la Cordillera Andina (Pfefferkorn, 1977; Benedetto & Odreman, 1977a; Odreman & Wagner 1979; Odreman & Ricardi, 1992; Ricardi, 1994; Ricardi *et al.* 1993, 1999, 2005—Carbonífero y Pérmico: formaciones Carache, Palmarito, Mucuchachí) y para la Sierra de Perijá (Berry, 1937a; Berry, 2000; Berry & Edwards, 1995; Berry & Edwards, 1996; Berry & Edwards, 1997; Berry *et al.* 1993; Berry & Stein, 2000; Edwards & Benedetto, 1985; Hammond & Berry, 2005—Devónico: Formación Campo Chico).

Con respecto a plantas de edad mesozoica se conocen apenas cuatro trabajos: Berry (1937a) y Royo y Gómez (1960) describen algunos especímenes del Cretácico inferior en el oriente del país (Formación Barranquín); Benedetto & Odreman (1977b) y Benedetto & Odreman (1977c) reconstruyen las características paleoflorísticas de las formaciones La Quinta y Tinacoa de edad jurásica, en la Sierra de Perijá. En Venezuela no se han reportado fósiles vegetales de angiospermas de edad cretácica, solo plantas pertenecientes a los grupos Pteridophyta, Cycadaceae y Coniferales.

Las colecciones de macrofitofósiles del Cenozoico en Venezuela son exiguas en comparación con el gran número de unidades sedimentarias cenozoicas donde se menciona la ocurrencia de fósiles de plantas, llegando a un número de hasta 45 formaciones (Léxico Estratigráfico Venezuela, 2000) (Figura 3, B). Esto refleja el alto potencial de estudios paleobotánicos que se tiene en Venezuela, sin incluir los depósitos más antiguos y depósitos de asfalto (A. Rincón, 2007, com. personal, Instituto Venezolano de

Investigaciones Científicas, Altos de Pipe) los cuales son igualmente prolíficos.

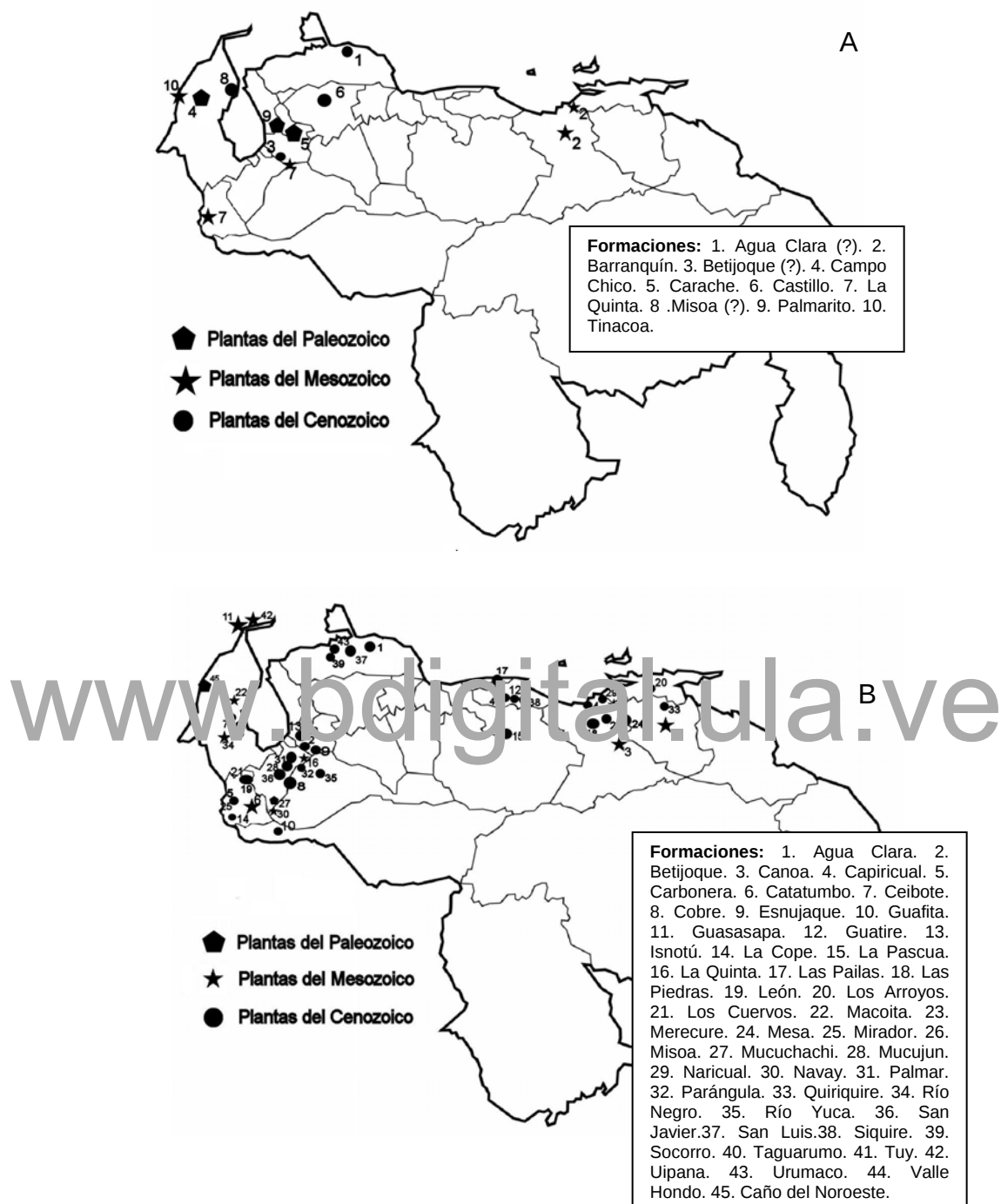


Figura 3. Formaciones geológicas con contenido macrofitofosilífero en Venezuela. A. Unidades sedimentarias en las que se han descrito fósiles vegetales para Venezuela. B. Unidades donde se mencionan restos de plantas (Léxico Estratigráfico de Venezuela, 2000), potencialmente explorables desde un punto de vista paleobotánico.

El desconocimiento de la composición paleoflorística, en el caso específico de las angiospermas del Cenozoico y Mesozoico para el norte de Suramérica, impide realizar un esbozo tanto filogenético como evolutivo del origen de los bosques neotropicales, tópico que se discute ampliamente en la actualidad.

En el caso específico de paleofloras en la región andina para Venezuela, Berry (1920, 1921, 1936, 1939) sugiere a partir del estudio de macrofósiles provenientes de la Formación Betijoque, la ocurrencia de algunas familias de plantas de origen tropical durante el Eoceno y Mioceno en los estados Zulia y Trujillo (Tabla I). A pesar de las críticas realizadas sobre las determinaciones taxonómicas obtenidas por dicho autor, este contenido fosilífero es importante de explorar ya que Kuyl *et al.* (1955) y Laya (2006) sugieren que la Formación Betijoque se correlaciona litoestratigráfica y bioestratigráficamente con la Formación Palmar.

Muchos de los taxa del Eoceno descritos por Berry en sus diferentes trabajos para el norte de Suramérica, fueron posteriormente asignados por Burmham & Johnson (2004) como registros tempranos de angiospermas que potencialmente indicarían la ocurrencia de bosques lluviosos tropicales.

Tabla I. Macrofósiles vegetales del Eoceno y Mioceno descritos para la región andina y norte de Venezuela. Estados: (1): Zulia, (2): Trujillo, (3): Falcón.

Familia	Taxón	Edad	Localidad	Estado	Referencia
Anacardiaceae	<i>Tapirira lanceolata</i>	Mioceno	Palmarejo, El Mene	1, 3	Berry, 1936
Anacardiaceae	<i>Tapirira trinitiana</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Annonaceae	<i>Annona sphaerocarpoides</i>	Mioceno	Zapayari, Betijoque	1, 2	Berry, 1936
Annonaceae	<i>Annona guppyi</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921, 1936
Apocynaceae	<i>Apocynophyllum salvadorensis</i>	Mioceno	Palmarejo, El Mene, La Salvadora	1, 2, 3	Berry, 1936
Apocynaceae	<i>Apocynophyllum cf. texensis</i>	Eoceno	Santa Barbara	1	Berry, 1936
Apocynaceae	<i>Apocynophyllum salvadorensis</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry, 1921
Arecaceae	<i>Sabalites sp.</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921
Bignoniaceae	<i>Bignonia zuliana</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Bignoniaceae	<i>Pleonotoma miocenica</i>	Mioceno	Betijoque, La Salvadora	2	Berry, 1936
Burseraceae	<i>Burserites venezuelana</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry, 1921, 1936
Burseraceae	<i>Simaruba miocenica</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921, 1936
Burseraceae	<i>Burserites fayetensis</i>	Eoceno	Santa Barbara	1	Berry, 1936
Caesalpiniaceae	<i>Cassia longifolia</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1936
Caesalpiniaceae	<i>Cassia zuliana</i>	Mioceno	Palmarejo	1	Berry, 1936
Cecropiaceae	<i>Coussapoa villosoides</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921
Combretaceae	<i>Combretum stephensoni</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Cycadaceae	<i>Zamia sp.</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1936

Tabla I. Continuación.

Familia	Taxón	Edad	Localidad	Estado	Referencia
Fabaceae	<i>Leguminosites entadaformis</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry, 1921, 1936
Fabaceae	<i>Leguminosites venezuelensis</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry, 1921, 1936
Fabaceae	<i>Leguminosites pod</i>	Mioceno	Zapayari	1	Berry, 1936
Fabaceae	<i>Sophora marana</i>	Mioceno	Palmarejo	1	Berry, 1921, 1936
Fabaceae	<i>Sophora salvadorana</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry, 1936
Heliconiaceae	<i>Heliconia elegans</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921
Hernandiaceae	<i>Hernandia tongi</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Lauraceae	<i>Persea sp.</i>	Mioceno	Palmarejo, La Victoria	1	Berry, 1936
Lauraceae	<i>Nectandra areolata</i>	Mioceno	Palmarejo	1	Berry, 1936
Lauraceae	<i>Persea coriacea</i>	Mioceno	El Mene	3	Berry, 1936
Meliaceae	<i>Cedrela jacksonia</i>	Eoceno	Santa Barbara	1	Berry, 1936
Mimosaceae	<i>Entada boweni</i>	Eoceno?	Mesa Pablo	2	Berry, 1920
Mimosaceae	<i>Inga sp.</i>	Mioceno	Palmarejo, El Mene, Betijoque	1, 2, 3	Berry, 1936
Mimosaceae	<i>Inga eolaurina</i>	Mioceno	No indicada	1?	Berry, 1939
Mimosaceae	<i>Inga reissi</i>	Mioceno	Palmarejo	1	Berry, 1936
Moraceae	<i>Ficus betijoquensis</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921
Moraceae	<i>Ficus americanifolia</i>	Eoceno	Santa Barbara	1	Berry, 1936
Piperaceae	<i>Piperites cordatus</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1936
Poaceae	<i>Poacites sp.</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Polypodiaceae	<i>Blechnum betijoquensis</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921, 1936
Polypodiaceae	<i>Meniscium wolfei</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1936
Phytolophaceae	<i>Phytolophus boweni</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1921, 1936
Rubiaceae	<i>Condamira grandifolia</i>	Mioceno	Palmarejo	1	Berry, 1936
Rubiaceae	<i>Sabicea asperifolia</i>	Mioceno	Betijoque	2	Berry, 1936
Sapotaceae	<i>Achras calcicolaefolia</i>	Mioceno	El Mene, Betijoque	2, 3	Berry, 1936
Sapotaceae	<i>Chrysobalanus venezuelensis</i>	Mioceno	La Victoria	1	Berry, 1936
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum preoliviforme</i>	Eoceno	Santa Barbara	1	Berry, 1936
Styracaceae	<i>Styrax lanceolata</i>	Mioceno	El Mene	3	Berry, 1936
Symplocaceae	<i>Antholithus venezuelensis</i>	Mioceno	La Salvadora	2	Berry 1921, 1936
Trigonaceae	<i>Trigonia varians</i>	Mioceno	Palmarejo, El Mene, Betijoque	1, 2, 3	Berry, 1921, 1936

2.3. PALEOFLORESTA EN LOS ANDES DEL NORTE

La composición florística actual de los bosques y páramos en la Cordillera de los Andes la ha determinado una larga y continua historia geológica, basada principalmente en el proceso de orogénesis andina (van der Hammen, 1991; van der Hammen & Cleef, 1986).

Las plantas más antiguas conocidas en este sector de Los Andes corresponden a aquellas descritas para el Devónico de la Sierra de Perijá reportadas por Edwards & Benedetto (1985), Berry (1994, 2000), Berry & Edwards (1995, 1996, 1997), Berry *et al.* (1993), y Berry & Stein (2000). En general estos autores hacen referencia a la estrecha

relación de las plantas pertenecientes a los grupos Lycophyta, Cladoxilopsida, Zosterophyllopsida, Iridopteridaceae, y otras pteridospermas encontrados en Venezuela con elementos de los mismos grupos reportados en Norteamérica y Europa.

Específicamente en la Cordillera de Mérida existen evidencias de plantas fósiles del Neopaleozoico - Carbonífero y Pérmico - (Benedetto & Odreman, 1977b; Ricardi 1994, Ricardi *et al.* 1999, 2005). Según Ricardi *et al.* (2005) estas floras paleozoicas se relacionan con la provincia florística euroamericana, respondiendo principalmente a la configuración paleogeográfica durante el Neopaleozoico, donde la porción septentrional de Suramérica y la porción sur de Laurasia se encontraban en la misma faja latitudinal comprendida entre 0° y 10° sur. Dicha configuración permitió un mayor intercambio con elementos florísticos del hemisferio norte, siendo su relación muy pobre con elementos desarrollados en la denominada Gondwana Tropical.

Sin embargo, Ricardi & Rösler (1994) y Ricardi (1999) anteriormente describieron la composición de la taoflora de la Formación Carache (Carbonífero Tardío) conformada por taxa de origen euroamericano y la taoflora de la Formación Palmarito (Pérmico Temprano) conformada por taxa representados por gimnospermas y angiospermas comunes en el área central de la Pangea, por lo cual ambas taofloras formarían parte del mismo dominio denominado Gondwana tropical.

Con respecto a los eventos geológicos del Mesozoico, especialmente hacia el Cretácico tardío, la separación de Pangea, el aislamiento del continente Sudamericano y el surgimiento del arco de las Antillas provocaron tanto especiación (por evolución independiente del continente Africano) como un intercambio florístico importante para toda la región (Gentry, 1982).

El evento geológico de mayor importancia fitopaleogeográfica para el Neotrópico ocurrió durante el Cenozoico y corresponde al levantamiento de los Andes (Gentry, 1982). Van der Hammen (1991) sugiere que el surgimiento de la flora neotropical moderna podría remontarse a finales del Cretácico y comienzos del Paleógeno, con el predominio de grupos como Mauritiaceae, Bombacaceae y Rhizophoraceae. Concentrándose particularmente en el norte de Suramérica, van der Hammen & Cleef (1986) señalaron la existencia de paleofloras de tierras bajas tropicales hacia el Eoceno, Oligoceno y Mioceno, previo al levantamiento de la cordillera andina.

Igualmente, van der Hammen (1991) indica que hacia el Oligo-Mioceno en la región norte de los Andes, las temperaturas debieron ser más cálidas que las actuales, como se ha evidenciado en otras partes del mundo. Para ese intervalo ya se habría desarrollado una vegetación de tierras bajas tropicales similar a la que se encuentra en la actualidad en las zonas pantanosas en el norte de los Andes y en la cuenca del Amazonas.

Según van der Hammen (1974) y van der Hammen & Cleef (1983, 1986) los eventos ocurridos durante el Mioceno, relacionados principalmente con los primeros pulsos del levantamiento de los Andes del norte, habrían estimulado la explosión de los taxa centrados en los Andes siendo este un importante foco andino de evolución de la flora neotropical. Igualmente cambios climáticos hacia finales del intervalo Mioceno, con una disminución de las temperaturas a nivel global, ocasionarían una migración de elementos tanto australes como holárticos a estas elevaciones las cuales para el momento ya habrían alcanzado unos 1000 m snm. El surgimiento del istmo de Panamá hacia el Plioceno con el consecuente intercambio de elementos florísticos de origen holártico y austral-antártico, el cese de la orogénesis de la cordillera andina hasta alcanzar su altura actual y las diferentes glaciaciones ocurridas en el Plio-Pleistoceno y Cuaternario darían lugar a la vegetación de los Andes del norte y de la región neotropical en general (Graham, 1999).

Taylor (1995) hace hincapié en que las conexiones geográficas de Suramérica con Antártica-Australia, África, Mesoamérica y Norteamérica, el paleoclima y la orogénesis fueron factores determinantes en la evolución de la vegetación y biogeografía de las angiospermas, en particular en los Andes del norte. Este punto tiene concordancia con Taylor (1991) quien señala que muchos de los taxa fósiles reportados para los Andes del norte tiene mayores afinidades biogeográficas con familias centradas en los propios Andes, Norteamérica y Amazonas, estando los bosques tropicales de tierras bajas formados por muchos de los elementos florísticos que están presentes en la actualidad en el Amazonas (Colinvaux & De Oliveira, 2001).

2.4. FÓSILES VEGETALES COMO INDICADORES DEL PALEOCLIMA Y PALEOAMBIENTE.

2.4.a. Macrofósiles vegetales como indicadores del paleoclima

Conociendo la relación actual entre el clima y la vegetación se han propuesto varios

modelos numéricos para estimar la temperatura y precipitación en paleofloras con base en las características morfológicas de improntas fósiles. Dicho análisis se basa en la correlación actual establecida entre los caracteres morfológicos de las hojas y algunas variables climáticas, considerando principalmente la temperatura y la precipitación media anual como los elementos que mejor definen la climatología de un área. Algunos de los caracteres correlacionados directamente con el clima son el tamaño foliar (Raunkier, 1934), configuración del margen (Bailey & Sinnott, 1916), ápices acuminados (Wolfe, 1971), patrón de venación (Bailey & Sinnott, 1916), textura (Wolfe, 1971), forma del ápice y la base (Wolfe, 1971).

En numerosos trabajos se ha establecido y demostrado la relación entre la fisonomía foliar y las condiciones climáticas y ambientales en bosques modernos (Holdridge, 1947; Richards, 1998; Vareschi, 1992) y su extrapolación hacia floras del pasado (Dolph & Dilcher, 1979; Gregory-Wodzicki, 2000; Hinojosa, 2005; Jacobs, 1999; Richter, 1991; Wiemann *et al.* 1998; Wilf, 1997; Wilf *et al.* 1998; Wolfe, 1993), quedando demostrado que la fisonomía de la vegetación tiende a caracterizar el clima de una región, independientemente de su composición florística (Spicer *et al.*, 2004).

En el análisis de las relaciones entre el clima y la vegetación se ha observado que la precipitación guarda una relación directamente proporcional con el área foliar y que el porcentaje de hojas con borde entero se relaciona positivamente con las temperaturas medias anuales (Raunkier, 1934, Wolfe, 1993). De esta manera se han establecido relaciones estadísticas y matemáticamente demostrativas entre los caracteres morfológicos foliares y algunos parámetros climáticos. Incluso se maneja la hipótesis de que esta relación entre la morfología foliar y el clima no ha cambiado significativamente desde el Cretácico tardío, por lo cual las floras fósiles pueden compararse con floras modernas (Gregory-Wodzicki, 2000)

El establecimiento de modelos matemáticos para el uso de la morfología foliar como indicador y predictor paleoclimático se ha realizado básicamente en zonas templadas de Norte América, sur de Suramérica y Asia, en latitudes mayores a los 25° norte y sur (Bailey & Sinnott, 1916; Dana *et al.* 2005, Hinojosa, 2005; Wiemann *et al.* 1998; Wilf, 1998; Wolfe, 1971, 1978, 1993, 1995). Esto ha generado una subestimación o sobreestimación en el cálculo de los valores térmicos anuales en las zonas tropicales, debido a que estas

ecuaciones, construidas con datos de regiones extratropicales, incluyen localidades donde se experimentan muy bajas temperaturas en comparación con las temperaturas medias registradas en el trópico.

Recientemente algunos de los trabajos realizados en zonas tropicales (Gregory-Wodzicki, 2000; Jacobs, 1999, 2002, 2004) demostraron que la relación entre los rasgos foliares y el clima en el trópico no difiere de la relación encontrada en áreas extratropicales. Esta analogía se explica de acuerdo a lo sugerido por Wolfe (1993), Greenwood *et al.* (2004) y Vareschi (1992) quienes señalan que la fisionomía foliar refleja una respuesta convergente a las condiciones climáticas en diferentes linajes donde la relación entre el clima y las formas de las hojas muestran convergencia hacia algunas de sus características a través de una morfología funcional común. De hecho Wolfe (op.cit) destacó ciertos patrones encontrados en la distribución de los atributos foliares en la vegetación moderna. Así, esta relación entre las características morfológicas foliares y el clima son tanto cuantificables como consistentes dentro de un amplio rango ecológico y geográfico (Gregory-Wodzicki 2000).

Tradicionalmente se han empleado dos enfoques para la inferencia del paleoclima de un área sustentados en el conjunto de imprints foliares de una asociación fósil:

1) Enfoque fisionómico (no taxonómico)

Diversos estudios en bosques modernos han encontrado que el porcentaje de hojas con borde entero guarda una relación lineal con las temperaturas medias anuales (Bailey & Sinnott, 1916; Greenwood *et al.* 2004; Holdridge, 1947; Kowalski, 2002; Wolfe, 1993, 1995; Traiser *et al.* 2005) mientras que el tamaño de la hoja guarda una relación positiva con los valores de precipitación (Wolf *et al.* 1998) (Figura 4).

Conociendo esta relación entre el clima y la vegetación algunos autores han planteado modelos numéricos a partir de la aplicación de análisis univariado o multivariado para estimar el paleoclima con base en las características foliares, entre estos destacan:

- a. Análisis del margen (LMA, *Leaf Margin Analysis*): técnica univariada fundamentada en la proporción de taxa con margen entero para la determinación de los valores de temperatura de una comunidad vegetal. Este método requiere que la flora sea segregada en *morfotipos* (30 como mínimo óptimo) más no requiere su determinación taxonómica (Greenwood *et al.* 2004; Wilf, 1997; Wolf, 1979).

- b. Análisis del área foliar: Al ser el tamaño y forma de las hojas enormemente sensibles a las condiciones de humedad se definió el cálculo de la precipitación como una ecuación producto de la relación lineal entre el área foliar y la precipitación (Jacobs, 1999; Wilf *et al.* 1998). De esta manera se infiere que la proporción de los diferentes tamaños de hojas encontrados en una asociación fósil arrojará un estimado de la precipitación.

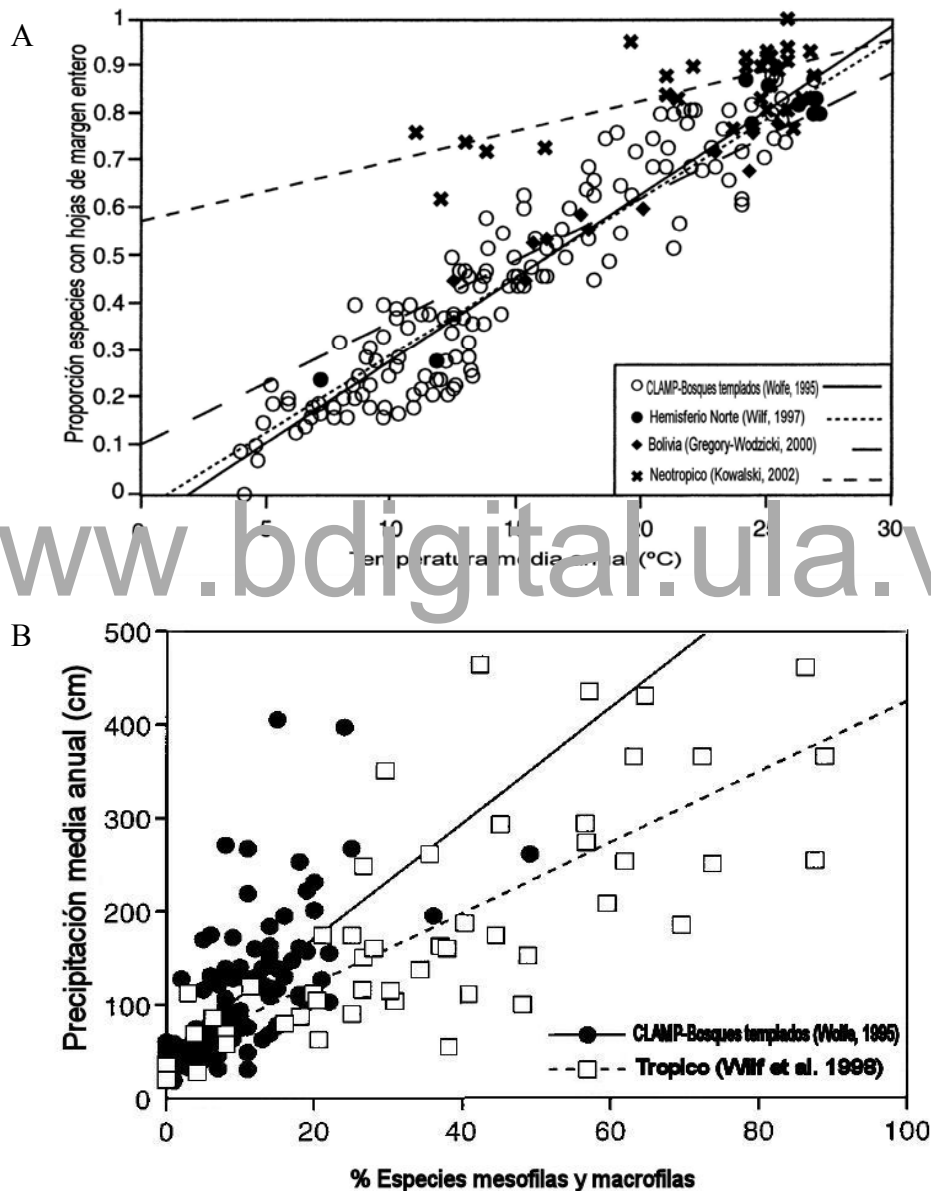


Figura 4. Correlaciones lineares encontradas entre la fisionomía foliar, la temperatura y la precipitación. A. Relación entre la temperatura y porcentaje de especies con margen entero en diferentes modelos (modificado de Kowalski, 2002). B. Relación del porcentaje de hojas grandes (mesofilas-macrofilas) con valores de precipitación media anual (modificado de Wilf *et al.* 1998).

- c. CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*): técnica multivariada sustentada en la cuantificación de 31 caracteres de la arquitectura foliar en hojas de dicotiledóneas leñosas de una comunidad vegetal actual para la obtención de parámetros climáticos (Wolfe, 1993, 1995; Spicer *et al.* 2005). Algunos autores han hecho mención sobre la inaplicabilidad de esta técnica en áreas tropicales ya que el set de datos morfológicos que maneja esta herramienta, está construido con base en elementos florísticos de zonas templadas (Gregory-Wodzicki, 2002; Wiemann *et al.* 1998; Wilf, 1997;). A pesar de que se ha actualizado dicha base de datos agregando algunas floras subtropicales y tropicales (Hinojosa, 2006), esta aún no alcanza los requerimientos necesarios para una comparación con localidades exclusivamente tropicales.

Al inicio de esta investigación se pretendía aplicar el modelo multivariado CLAMP para el cálculo de los parámetros climáticos en la taoflora de la Formación Palmar, sin embargo debido al número creciente de críticas que ha tenido esta técnica con respecto a su uso en el cinturón tropical por sobreestimar los valores de temperatura y precipitación (Gregory-Wodzicki 2000; Jacobs, 2002; Wiemann *et al.* 1998; Wilf *et al.* 1998), se optó por la aplicación de ecuaciones generadas a partir de regresiones lineales simples y múltiples, las cuales poseen una mayor confiabilidad en su aplicación sobre cualquier flora fósil a nivel global (Wilf, 1997; Wilf *et al.* 1998).

2) Enfoque taxonómico

Este método se basa en el establecimiento del “relativo más cercano” cuyo objetivo consiste en la extrapolación de las tolerancias climáticas de especies modernas con un análogo fósil (Axerold & Bailey, 1969). Esta técnica ha sido criticada ya que exige el conocimiento de las especies fósiles y su exacta correspondencia taxonómica con especies modernas, la cual muchas veces podría ser errónea. Otro de los problemas señalados por Chaloner & Creber (1990) en la aplicación de esta metodología, radica en la determinación de los requerimientos y tolerancias climáticas de las especies modernas que en el trópico tiende a ser sumamente grande. Este método solo ha sido empleado en paleofloras neógenas de Europa (Bruch *et al.* 2006; Mosbrugger & Utescher, 1997; Mosbrugger & Schilling, 1992) no estando aun demostrada su aplicabilidad en el Neotrópico.

2.4.b. Macrofósiles vegetales como indicadores del paleoambiente

El efecto tafonómico en cualquier ambiente sedimentario constituye un elemento que agrega ruidos externos en la interpretación de la comunidad fósil, sin embargo la información preservada en una asociación fosilífera puede llegar a ser interpretable en términos ecológicos manejados en la actualidad. El término tafonomía en una comunidad vegetal incluye los procesos asociados a la abscisión inicial de una parte de la planta, su transporte al lugar de depositación, su incorporación al sedimento y su eventual litificación (Greenwood, 1991).

Las interpretaciones de los aspectos tafonómicos asociados a una taoflora se sustentan en estudios sobre la dinámica foliar en bosques modernos, una vez que la hoja es separada de la planta e incorporada al sedimento. Entre estos trabajos destacan los realizados por Ferguson (1985), Greenwood (1991) y Scheihing & Pfefferkorn (1984) quienes a través de observaciones realizadas en la hojarasca de bosques húmedos modernos del trópico demostraron que la fuente de restos foliares corresponde principalmente a las dicotiledóneas arbóreas localizadas sobre dichos depósitos de hojas.

Burnham & Burnham (1999) a este respecto destacaron que los macrorestos vegetales fosilizados proporcionan un inventario de especies arbóreas y arbustivas permitiendo una reconstrucción detallada de la vegetación en la proximidad de la cuenca depositacional (1 km²) a diferencia de las asociaciones polínicas de la cual se extrae información de las especies presentes en un área mayor (10 o más km²); de allí que la preservación de macrofósiles foliares pueden reflejar la vegetación que creció *in situ*.

No obstante, diversos factores pueden alterar la preservación de la diversidad en la comunidad vegetal, siendo los procesos tafonómicos prácticamente imponderables en el análisis del registro fósil (Greenwood, 1992; Burnham *et al.* 2005) afectando incluso la composición taxonómica de una flora fósil (Mosbrugger & Utescher, 1997). Entre estos factores se encuentra que:

1. No todas las plantas son fosilizadas. Las hierbas tienden a presentar un potencial de preservación menor (Ferguson, 1985).
2. Existe una preservación diferencial controlada por la selección hidrodinámica entre los tamaños de hojas: hojas pequeñas predominan en comparación con hojas grandes (Greenwood, 1992).

3. Los procesos de transporte generan destrucción de los órganos de la planta por ruptura mecánica (Greenwood, 1992).

4. Existe una sobre-representación de hojas más resistentes o de especies dominantes de la comunidad vegetal en el lugar de depósito (Greenwood, 1992).

5. Las hojas grandes (macrofilas y megafilas) son más propensas a ser removidas y fracturadas antes de formar parte del sedimento (Greenwood, 1992).

6. En el estudio de una taoflora el muestro ha sido insuficiente o podría estar sesgado por la selección de las improntas mejor preservadas (Hinojosa, 2005).

Atendiendo a todas estas observaciones es posible que a partir del estudio de la morfología y estado de preservación de los fósiles se llegue a una aproximación de los procesos tafonómicos responsables del conjunto fosilífero.

www.bdigital.ula.ve

III. MÉTODOS

3.1. MATERIAL FÓSIL

Se analizó un total de 288 ejemplares provenientes de un afloramiento de la Formación Palmar pertenecientes a la colección de plantas fósiles depositada en el Herbario MERC, del Centro Jardín Botánico de Mérida (González *et al.* 2006). Los ejemplares estudiados se encuentran en forma de impresiones (46 %) y compresiones foliares (54%). En algunos casos se encontró una cutícula preservada. En su gran mayoría las improntas tienen preservada la nervadura, el margen, la forma y el pecíolo; cuando fragmentadas, las improntas presentan solamente la porción apical o basal de la lámina. También se observaron algunas impresiones de frutos y pequeños tallos.

Estos fósiles fueron colectados entre los años 1989 y 1990 en la sección estratigráfica ubicada en la Autopista “Rafael Caldera”, tramo Estanques-El Vigía, en el sector “Puente Caracol” (ver figuras 1 y 7). La primera colecta (unos 100 ejemplares) fue realizada en el año 1989 por un equipo conformado por el Dr. O. Odreman (Fac. Ingeniería, ULA), el Dr. J.C. Gaviria y G. Adamo (Fac. Ciencias, ULA) y la Dra. F. Ricardi (Inst. Geociencias, Universidad de Campinas). En la segunda colecta, realizada en el año 1990, se recuperó el resto del material por el mismo equipo sumándose W. Wijnigá. Lamentablemente durante dicho muestreo no se registró la proveniencia de los ejemplares con respecto a la columna estratigráfica por lo cual la interpretación de la paleovegetación representa una reconstrucción paleoflorística general de la zona de estudio, carente de un control bioestratigráfico preciso. En recientes salidas de campo realizadas entre los años 2005 y 2006 se recuperó una menor variedad de formas foliares, resolviéndose no realizar mayores muestreos. Estas últimas visitas al área de estudio permitieron el relevantamiento de la columna estratigráfica local.

Para el análisis de la arquitectura foliar y determinación sistemática de la taoflora se seleccionó un total de 105 improntas foliares de los 260 especímenes que conforman la colección de fósiles de la Formación Palmar. Estos fitofósiles se seleccionaron según su estado de preservación y la diferenciación de posibles taxa. La selección de especímenes respondió a los siguientes parámetros:

1. hojas completas o poco fracturadas (presencia del ápice, base, pecíolo, margen),
2. diferenciación de diversos órdenes en el patrón de venación,

3. especímenes enteros, poco oxidados y que mostrasen posibles variaciones intraespecíficas (Ricardi, 1994).

Durante el manejo de los especímenes se asignó una nomenclatura a cada ejemplar haciendo referencia a las siglas del Herbario MERC, donde están depositadas las muestras, las siglas *Pal*, para indicar que los números de colección se refieren a la colección paleobotánica de dicho herbario; y se agregó el apellido de los colectores y el número de colección (ej. MERC/*Pal*/Gaviria & Ricardi 231). Cuando en una misma roca se encontraron dos o más ejemplares de una misma especie, o de especies diferentes, se conservó el mismo número de la muestra de roca y se agregó una letra mayúscula. Cuando se encontraron las improntas positivas y negativas de un mismo espécimen se indicó con las letras (P) y (N) respectivamente. Toda la información relativa a datos de colección, datos botánicos (determinaciones previas) y datos paleontológicos (sedimentología, estratigrafía) de estas muestras se encuentra almacenada en una base de datos diseñada en Microsoft Access®.

Los ejemplares fueron fotografiados con una cámara digital Olympus C-740 Ultra Zoom, 3.2 megapíxeles, con lente AF Zoom (3-63 mm, 1:2.8-3.7 en función AMS, con supermacro. La cámara fue adaptada a un trípode con nivel que permitiese tomar las fotografías paralelas al plano de estratificación. Para destacar detalles de venación en los fitofósiles se utilizó un sistema de luz blanca incidente oblicua, usando una lámpara convencional de 100 vatios.

3.2. MÉTODOS EMPLEADOS

3.2.a. *Descripciones morfológicas.*

La descripción morfológica de las improntas foliares se realizó tomando como referencia diferentes caracteres estandarizados para la descripción de la arquitectura foliar en dicotiledóneas propuestos por Hickey (1973) y Leaf Architecture Working Group (LAWG, 1999).

Según Hickey (1973) el término “arquitectura foliar” se refiere a todos los elementos que constituyen la estructura foliar incluyendo la forma de la lámina o limbo, la disposición de glándulas, la configuración del margen y el patrón de venación. En este trabajo se consideraron más de 50 caracteres (con un número variable de estados del carácter) para la

descripción de los ejemplares fósiles y algunas muestras de flora moderna (Anexo I). Todos estos caracteres tienen un valor elemental en la interpretación de los macrofósiles y están a su vez fundamentados en la “biometría del limbo” propuesta por Mouton (1966, 1976). Para la obtención de descripciones morfológicas normalizadas se diseñó un formulario en formato DELTA® (Description Language for Taxonomy, versión 1.04).

El análisis visual simple y con lupa estereoscópica de cada ejemplar permitió extraer una gran cantidad de detalles. La medición de parámetros lineares (largo, ancho de la lámina) y angulares de los fósiles (ángulos de la base y ápice, ángulo de inserción de las venas) se realizó sobre las fotografías de los ejemplares usando los software *Vectorworks 11* (versión 2004) y *tpsDig2* (software libre para morfometría, <http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>). El trazado de los contornos de las improntas foliares y detalles del patrón de venación se realizó usando el programa *Vectorworks 11*.

3.2.b. Determinación sistemática.

Para la determinación sistemática de los ejemplares se delimitaron previamente tipos morfológicos o *morfoespecies* (*morfotype* en inglés) con base en una detallada descripción de la arquitectura foliar de las improntas siguiendo la metodología sugerida por LAWG (1999), donde según las características de la venación, forma y tamaño de la hoja se definen taxones morfológicamente diferenciables. El término *morfotipo* corresponde a una categoría taxonómica informal independiente de la nomenclatura linneana. Su establecimiento en un conjunto fosilífero se realiza con el fin de clasificar y segregar los especímenes estudiados en grupos morfológicos. Según el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (International Code of Botanical Nomenclature, 1999) los taxa fósiles pueden ser tratados igualmente como *morfotaxa*, los cuales se asume representan una especie.

Gregory (1998) ya había hecho referencia a los problemas en las determinaciones paleobotánicas por la inexistencia de métodos estandarizados para la comparación y establecimiento de analogías entre especies fósiles y especies modernas. Al asumir ambas especies como entes de un mismo taxa se confirmaría que la especie fósil evolucionó hasta la especie actual y que la tolerancia ecológica para dicho taxa no cambió en el tiempo, lo cual no es absolutamente cierto.

Recientemente, Burnham (2004) señaló que las hojas pueden separarse en grupos que representan especies, permitiendo la cuantificación de la diversidad vegetal sustentados en parámetros morfológicos foliares, los cuales tienen valor taxonómico. Así, el establecimiento de afinidades taxonómicas con especies modernas con base en la morfología foliar permite evaluar implicaciones paleoecológicas de la asociación vegetal fósil.

Por la complejidad en el establecimiento de analogías entre las morfoespecies definidas en este estudio con especies modernas, lo cual es una dificultad aún mayor para las plantas del neotrópico por su inmensa variedad, se recurrió a la consulta de diferentes inventarios florísticos realizados en ambientes fluvio-deltaicos atendiendo a los ambientes sedimentarios establecidos previamente en la unidad sedimentaria. A partir de los palinomorfos descritos por Lorente (1986) para los sedimentos de la Formación Palmar en la sección tipo, se extrajeron las afinidades taxonómicas con especies modernas. Se construyó un listado preliminar de taxa que potencialmente podrían aparecer en la taoflora estudiada el cual se complementó y comparó con diferentes listados florísticos realizados en zonas bajas tropicales en Venezuela.

Se revisaron inventarios de vegetación correspondiente a planicies deltaicas actuales como vegetación tipo *varzea* (Díaz & Rosales, 2006); *bosque seco tropical* (Guevara 2001; Guevara *et al.* 2005; Veillon, 1997); *bosque inundable* (Camaripano-Venero & Castillo, 2003); y *bosque de terra firme* (Aymard, 2000). También se consultaron las especies presentes en bosques de tierras bajas según la clasificación generada por Huber y Alarcón (1988) para Venezuela: *bosques tropófilos piemontanos semi-decíduos*, *bosques ribereños semi-decíduos*, *bosques tropófilos bajos decíduos* y *bosques de galería semi-decíduos*. Igualmente las diferentes especies mencionadas por Scheihing y Pfefferkorn (1984) para el Delta de Orinoco, sirvieron como base en la afinación de las posibles especies representadas en la paleoflora.

Paralelamente se revisaron los trabajos sobre ecología y biodiversidad de Sarmiento (1971) y Ataroff & Sarmiento (2003) quienes describen las diferentes unidades de vegetación en los Andes venezolanos. Específicamente las especies que aparecen en las unidades ecológicas de Ataroff & Sarmiento (2003) *bosque caducifolio seco*, *selva semicaducifolia montana*, *selva húmeda submontana* y *selva húmeda tropical* se tomaron

en cuenta para complementar dicho listado.

De acuerdo a los diferentes grupos taxonómicos reportados por estos autores se delimitaron familias comunes, géneros y especies que potencialmente podrían conformar la paleoflora. Se realizaron comparaciones morfológicas entre el material fósil y el material seco de los herbarios MERC y MER, la colección de referencia de hojas diafanizadas para un bosque montano bajo depositada en MERC; la colección de referencia de hojas de Restinga del Instituto de Geociencias de la Universidad de Campinas, Brasil; e ilustraciones publicadas en diferentes listados florísticos para el Neotrópico (Gentry, 1993; Ricardi, 1992; Steyermark, 1978; listados en línea: Flora Brasiliensis, <http://florabrasiliensis.cria.org.br/opus>; Neotropical Herbarium Specimens, <http://fm.1.fielmuseum.org/vrrc/>; y Missouri Botanical Garden, <http://mobot.mobot.org/>).

Adicionalmente, una vez calculados los parámetros climáticos temperatura media anual (TMA) y precipitación media anual (PMA) en la paleoflora, se aplicó el diagrama de Holdridge (1967) para la determinación de la zona de vida, lo cual permitió un afinamiento en el listado de especies potenciales según el tipo de vegetación encontrada en dicha zona de vida.

Se consultaron descripciones morfológicas publicadas para especies descritas del Mioceno y Eoceno en el norte de Suramérica por Duarte (2004), Wijninga (1996) y Berry (1921, 1925, 1929, 1936, 1939a, 1939b) como apoyo en la determinación de los fitofósiles. Cabe destacar que a pesar de que las asignaciones sistemáticas realizadas por Edward Berry se consideran incorrectas en algunos casos, estos taxa se emplean como referencia ya que constituyen las únicas descripciones de macrofósiles vegetales realizados para rocas del Cenozoico en Venezuela. Un gran obstáculo para fines comparativos que resta confiabilidad lo conforman aquellas especies cuyas descripciones han sido realizadas con base en restos de hojas muy fragmentados (tales como Berry 1939a). Burnham *et al.* (1999) señalan que revisiones actualizadas de la taxonomía a nivel de familia de plantas del Mioceno descritas por Berry para Ecuador han resultado en un 70 por ciento confiables.

Los ejemplares fueron designados *afinis* (aff.) a taxones de diferente rango taxonómico de acuerdo a las observaciones del autor de este trabajo, dejando abiertas sugerencias futuras y una mayor revisión de macrofósiles vegetales en la Formación Palmar, que permita una confirmación de su taxonomía.

La determinación de algunos de los macrofósiles vegetales se realizó hasta nivel genérico según lo sugiere Cleal (1986), considerando que para atribuir los fitofósiles a una entidad taxonómica menor (a nivel infragenérico) es prácticamente ineludible la realización de análisis anatómicos o moleculares a partir de cutículas fosilizadas (micromorfología epidermal), estando esto fuera de los objetivos de este trabajo. Cuando una morfoespecie, por su semejanza morfológica, es asignada a algún taxón moderno, se emplea la nomenclatura genérica actual, ya que como lo explica Collinson (1986) al usar el binomio género-especie para determinar formas fósiles se estaría asignando información taxonómica y ecológica adicional que probablemente no la esté aportando el fósil. Una vez obtenidas las determinaciones se realizaron comparaciones con la bibliografía específica para establecer interpretaciones de la composición paleoflorística y del tipo de comunidad vegetal predominantes para la época.

3.2.c. Análisis morfológico.

Los datos extraídos a partir de las descripciones morfológicas de las fósiles permitió la evaluación de la comunidad vegetal bajo dos perspectivas. Por una parte el análisis de las condiciones paleoclimáticas del área y por otra el análisis del índice de diversidad paleoecológica.

3.2.c.A. Caracterización paleoclimática del área de estudio

En el presente trabajo se utiliza el enfoque fisonómico foliar para evaluar las características paleoclimáticas durante el Mioceno temprano en este sector de los Andes. Cabe destacar que el principal objetivo en este trabajo no es el de evaluar las ecuaciones propuestas por los distintos autores en la determinación de la precipitación y temperatura de una asociación fosilífera. Se trató de seleccionar y probar aquellas ecuaciones que mejor representasen las condiciones latitudinales del área de estudio.

Cálculo de la paleotemperatura y paleoprecipitación

Examinados los diferentes métodos sugeridos para el cálculo de variables climáticas se optó por aplicar las ecuaciones sugeridas por Kowalski (2002) quien analizó el uso de los modelos estadísticos disponibles para la determinación de la temperatura media anual y su

aplicabilidad en el trópico de Suramérica. En dicho trabajo se aplican quince modelos matemáticos basados en regresiones lineares, regresiones múltiples y análisis de correspondencia canónico en varias localidades del Neotrópico, concluyendo que cuatro de las ecuaciones construidas para el cálculo de la temperatura pueden emplearse en floras de Suramérica con un alto grado de confiabilidad.

De esta manera, en la determinación de la paleotemperatura en la tafoflora de la Formación Palmar se emplearon ecuaciones construidas a partir de modelos de regresión linear simple y múltiple basados en el denominado *análisis del margen* (LMA, Leaf Margin Analysis) aplicado en floras modernas de Suramérica por Gregory-Wodzocki (2000), Wiemann *et al.* (1998), Wilf (1997) y Wilf *et al.* (1998). Dichas ecuaciones se presentan resumidas en la Tabla II. Estos modelos se consideran los más efectivos y menos ambiguos para la estimación de las temperaturas en la región tropical.

Para el cálculo de la paleoprecipitación promedio anual del área se ensayaron las ecuaciones derivadas por Wilf *et al.* (1998) y Jacobs & Herendeen (2004). Ambas ecuaciones fueron derivadas a partir del establecimiento de regresiones lineales entre la precipitación media anual y el área foliar en floras modernas. La diferencia entre estas ecuaciones radica en la localidad tomada en cuenta. Por ejemplo, Wilf *et al.* (1998) emplearon floras ubicadas en Suramérica, Centroamérica, Norteamérica y África tropical. Jacobs & Herendeen (2004) por su parte derivan la ecuación empleando datos de localidades ubicadas en la región tropical de África y Bolivia, este último set de datos según Gregory-Wodzocki (2000).

En ambos modelos se obtiene el logaritmo natural de la precipitación media anual (Tabla II). Para ello debe calcularse el logaritmo natural para cada categoría foliar según los límites propuestos por Raunkier-Webb (Raunkier, 1934; modificado por Webb, 1959): leptofilas: 0-25 cm²; nanofilas: 25-225 mm²; microfilas; 225-2025 mm²; notofilas; 2.025-4.500 mm²; mesofilas: 4.500-18.225 mm²; macrofilas: 18225-164025 mm²; y hojas megafilas: >164.025 mm² (ver explicación en Tabla II).

Validación de resultados paleoclimáticos

Para una valoración de la confiabilidad de las ecuaciones seleccionadas en la predicción del clima en la tafoflora, se recurrió al cálculo de la temperatura media anual (TMA) y

precipitación media anual (PMA) con base en la morfología foliar de cuatro floras modernas, representantes de diferentes tipos de vegetación tropical (Tabla III). Conociendo los valores actuales de temperatura y precipitación promedio de estos bosques y comparando los resultados obtenidos al aplicar las diferentes ecuaciones, se llegó a una aproximación en la ecuación que mejor representa el paleoclima en la taoflora.

Tabla II. Modelos estadísticos empleados para el cálculo de la temperatura y precipitación media anual en la taoflora de la Formación Palmar.

<i>Ecuación</i>	<i>Desviación Standard^a</i>	<i>Rango de Error^b</i>	<i>Error promedio^c</i>	<i>Autor</i>
<i>Cálculo de la Temperatura</i>				
(1) TMA= 0.291 (% margen entero) - 0.266	3.4	0.1-10.3	2.9	Wilf, 1997
(2) TMA= 0.244 (% margen entero) + 3.25 *(-2°C)	2.1	0.0-10.2	2.7	Wilf, 1997
(3) TMA= 0.316 (% margen entero) - 0.059	1.6	0.3-12.4	4.3	Gregory-Wodzocki, 2000
(4) TMA= 0.207E-0.058BR-0.202(<1:1) +9.865	N/A	0.1-4.8	1.9	Wiemann <i>et al.</i> 1998
<i>Cálculo de la Precipitación</i>				
(5) lnPMA (cm)= 2.566 + 0.309 (MlnA)	0.001	3.734	-	Jacobs & Herendeen, 2004
(6) lnPMA (cm)= 0.548 (MlnA) + 0.768	0.001	0.76	-	Wilf <i>et al.</i> 1998

a, b, c= Valores en °C. TMA=Temperatura media anual. lnPMA= logaritmo de la Precipitación media anual. *(-2°C)= ecuación generada a partir de la eliminación de la base de datos aquellas localidades con valores menores a -2°C (según Wilf, 1997). MlnA= promedio del área foliar calculado de acuerdo a Wilf *et al.* (1998). Calculando el logaritmo inverso se estima la precipitación en cm.

La selección de estos bosques modernos (Tabla III) respondió principalmente a la accesibilidad de la data, cercanía a la zona de estudio, y en el caso de los bosques de tierras bajas, por las posibles similitudes en la composición florística con la taoflora analizada.

El listado florístico generado para la Reserva Forestal Caparo fue obtenido de Guevara *et al.* (2005) siendo la vegetación descrita para esta localidad como una selva de transición entre la zona de vida *bosque seco tropical* y *bosque húmedo tropical* (Guevara, 2001). Los datos climáticos para esta Estación Experimental, fueron tomados de registros climatológicos del período 1969-1978 (Guevara, 2001).

Con respecto a la flórula del bosque submontano generada por Meléndez (1995), esta incluye elementos vegetales pertenecientes a las unidades *bosque húmedo siempreverde*, *bosque húmedo semideciduo* y *bosque veranero deciduo* presentes en un rango altitudinal que va desde los 200 hasta los 800 m s.n.m. Los registros climáticos para esta zona fueron tomados de Andressen & Ponte (1973) para el período 1953-1969, igualmente para el bosque escandente (Tirado, 1997) correspondiente al límite bosque-páramo. En el caso del bosque montano alto solo se cuenta con los valores de precipitación señalados por Abele (2000).

Tabla III. Parámetros climáticos de los bosques actuales usados en la calibración de los modelos de predicción del paleoclima.

Vegetación	n	arb	Área (ha)	Coordenadas	Altitud (m snm)	TMA (°C)	PMA (mm)	Referencia
Bosque tropófilo-piemontano	545	150	-	07°18'N 71°11'W	140	26,4	1760	Guevara <i>et al.</i> 2005
Bosque submontano	221	88	1000	08°35'N 71°38'W	200-800	25	1364	Meléndez, 1995
Bosque montano alto	139	-	-	08°15'N 71°11'W	2500-2900	10-12	544,1	Abele 2000
Vegetación límite bosque-páramo	154	10	100	08°15'N 71°30'W	3270-3450	7	1782	Tirado, 1997

n= número de especies reportadas en la literatura. arb= número de especies arbóreas extraídas de los listados florísticos. TMA= temperatura media anual, PMA= precipitación media anual

Scheihing & Pfefferkorn (1984) en sus observaciones sobre los procesos tafonómicos que dominan en el Delta del Orinoco concluyeron que las dicotiledóneas arborescentes son los principales productores de restos foliares dominantes en la asociación de fragmentos de plantas que pasan a ser incorporados en el sedimento. Igualmente Greenwood (1991, 1992) encontró que la hojarasca acumulada en el suelo de un bosque está marcadamente controlada por hojas provenientes de los árboles pertenecientes al estrato superior. Burnham (1994, 2004) encontró que los árboles pertenecientes a especies deciduas y del dosel, contribuirían en la composición de la hojarasca, aportando el material potencialmente disponible para la fosilización, y siendo sobre la base de este residuo de donde se extrae la señal climática de un ambiente sedimentario en específico.

Basándonos en estas observaciones, los datos morfológicos foliares extraídos de las floras modernas fueron aquellos correspondientes a especies arbóreas, específicamente para

los listados proporcionados por Meléndez (1995) y Guevara *et al.* (2005). De los trabajos de Abele (2000) y Tirado (1997), quienes siguieron el esquema de Vareschi (1992) para la segregación de la flora en diferentes categorías foliares, se extrajeron los caracteres morfológicos relacionados con el tamaño (área foliar), margen y forma de la lámina. Los caracteres foliares para el bosque sub-montano fueron tomados de las descripciones generadas por Meléndez (1995) y de muestras de herbario depositadas en MERC. En el caso del bosque tropófilo-piemontano (Reserva Forestal Caparo), los datos fueron compilados a partir de ejemplares depositados en el herbario MER. En este caso, los datos morfológicos se discriminaron en porcentajes de ocurrencia de especies con margen entero, área foliar de cada especie según las categorías de tamaño señaladas por Raunkier (1934) y Webb (1959), en concordancia con los requerimientos de los modelos de regresión. Los datos tomados de ejemplares de herbario corresponden al promedio del tamaño entre 3 hojas de un mismo ejemplar. Cabe mencionar que no se tomó en cuenta la variación fisionómica foliar de cada especie descrita. En los listados florísticos consultados de Guevara *et al.* (2005) y Meléndez (1995), aquellos taxa identificados solo a nivel genérico fueron excluidos de la descripción morfológica. Aquellas especies no depositadas en MER fueron igualmente excluidas del conteo general así como las pertenecientes a la familia Arecaceae cuya preservación fósil es escasa.

3.2.c.B. Caracterización paleoecológica

Aplicando la herramienta sugerida por Vareschi (1992) para la caracterización cualitativa de la vegetación de acuerdo a su fisionomía foliar se calculó el *índice o coeficiente de diversidad (Cd)* para la tafoflora. Este coeficiente se obtiene a partir del producto del número total de especies censadas (a) en un área por el número de categorías de hojas encontradas (f), expresándose como un simple algoritmo, $Cd = a \times f$.

Dicho método surgió atendiendo a la gran diversidad de formas encontradas en el Neotrópico y específicamente al polimorfismo en las copas de los árboles tropicales. No obstante, cierta uniformidad observada en distintas comunidades vegetales tropicales dio paso a la metodología propuesta por dicho autor. En el trópico el *coeficiente de diversidad* puede variar desde 1 hasta 20.000, según el óptimo del hábitat donde se desarrolle la vegetación.

Vareschi (1992) propone la agrupación de las hojas de una comunidad vegetal en categorías fundamentadas en el tamaño y en ciertas particularidades de la forma de la lámina. Las primeras siete categorías se refieren al área foliar basado en la clasificación de tamaños de hojas sugeridas previamente por Raunkier (1934) con ciertas modificaciones a sus valores límites: megáfilas (+ de 1.500 cm²), macrofilas (1.500-180 cm²), mesofilas (180-20 cm²), nanofilas (2-0,2 cm²), leptofilas (menos de 0,2 cm²), y afilas (ausencia de hojas, como en las suculentas). La categoría 8 se refiere al borde de la hoja dentado o crenado. La categoría 9 se refiere a la presencia del ápice tipo “punta de gotero”. El resto de las categorías (10 a 19 o superior) se refiere a la forma de la lámina: hoja normal, hoja de selva pluvial, hoja alargada, graminoide, de superficie pequeña, acicular, de superficie dilatada, partida, suculenta y formas especiales. La ocurrencia de estas categorías en la flora estudiada se expresa en porcentaje. De esta forma, una vez clasificadas las improntas foliares en las diferentes categorías se realizó el diagrama de hojas de las morfoespecies definidas en la comunidad vegetal fósil.

Cabe destacar que esta metodología no ha sido aplicada en comunidades fósiles. Se estima que en una asociación fósil el índice de diversidad está fuertemente condicionado por los procesos tafonómicos y por el número de morfoespecies definidas.

Una aproximación al conocimiento de la paleoecología del área a través del modelo de Vareschi (1992) se sustenta en parte por lo indicado por Wing *et al.* (1992) quienes señalan que la ecología de una especie extinta puede ser inferida a través de la integración del análisis ecológico funcional de un órgano, en este caso la hoja, de la cual se extrae información sobre el ambiente sedimentario.

IV. MARCO GEOLÓGICO

4.1. ASPECTOS GEOLÓGICO-ESTRATIGRÁFICOS

La geología del área de estudio se enmarca dentro de la geodinámica de Los Andes del norte de Suramérica. La Cordillera de Mérida y la Sierra de Perijá forman parte de los Andes en Venezuela. Específicamente, la Cordillera de Mérida se extiende desde la depresión del Táchira hasta la depresión de Barquisimeto, en el estado Lara, en sentido suroeste-noreste, con una extensión aproximada de 425 Km y un promedio de 80 Km de ancho. Según González de Juana *et al.* (1980) el basamento de esta cordillera está formado por rocas precámbricas y paleozoicas, sobre el cual fueron depositados sedimentos paleozoicos, mesozoicos y cenozoicos en diferentes pulsos orogénicos y de sedimentación.

La evolución geológica del norte de Suramérica está controlada por la historia geológica de la placa Suramericana y los diferentes efectos de convergencia y desplazamientos relativos de las placas Norteamericana, Nazca, Cocos y Caribe (Pindell *et al.* 1995). A finales de la era Paleozoica, el margen norte de Suramérica estuvo afectado por la orogénesis Herciniana, desarrollándose una fase compresiva en sentido SE-NO. Hacia el Triásico y Jurásico el margen norte de América del Sur, se separa del resto del supercontinente Pangea, como consecuencia de un evento distensivo de "rifting" (Pindell & Dewey, 1982).

Durante el intervalo Cretácico superior-Paleoceno comienza una tectónica compresiva en sentido NO-SE, debido en parte a la subducción de la placa Pacífica y como consecuencia del desplazamiento del arco del Caribe hacia el este. Es durante el Neógeno cuando comienza el período de levantamiento principal hacia el noroeste de América del Sur, como consecuencia de la colisión del Arco de Panamá y la placa Suramericana. Pese a que los primeros pulsos del levantamiento de esta cadena montañosa se iniciaron en el Eoceno superior, la etapa principal comenzó a finales del Oligoceno como consecuencia de la aceleración de la velocidad de desplazamiento de la placa Caribe (Laya, 2006; Pindell, *et al.* 1995).

Hacia el Mioceno superior-Plioceno la actividad tectónica se intensifica y la cadena andina alcanza su configuración actual. La rocas sedimentarias derivadas de la erosión de la cordillera durante su levantamiento en el Neógeno están representados por las formaciones Palmar, Isnotú y Betijoque (Castrillo *et al.* 2006).

4.1.a. Contexto paleogeográfico

Con respecto a la paleogeografía del área durante el Neógeno, el modelo de Hoorn *et al.* (1995) sugiere que el levantamiento del sector nororiental de la cordillera de los Andes comenzó hacia el Oligoceno tardío, generándose el mayor pulso a partir del Mioceno (~23 Ma). Esto conllevaría a un incremento en la depositación de sedimentos clásticos que conforman las unidades sedimentarias que afloran hoy día en el área. El modelo paleogeográfico para el norte de Suramérica formulado por dichos autores (Figura 5) propone una fuente de sedimentos provenientes de la cuenca amazónica, lo cual probablemente influyó en la composición florística de la región, actualmente ocupada por la cadena montañosa de los Andes.

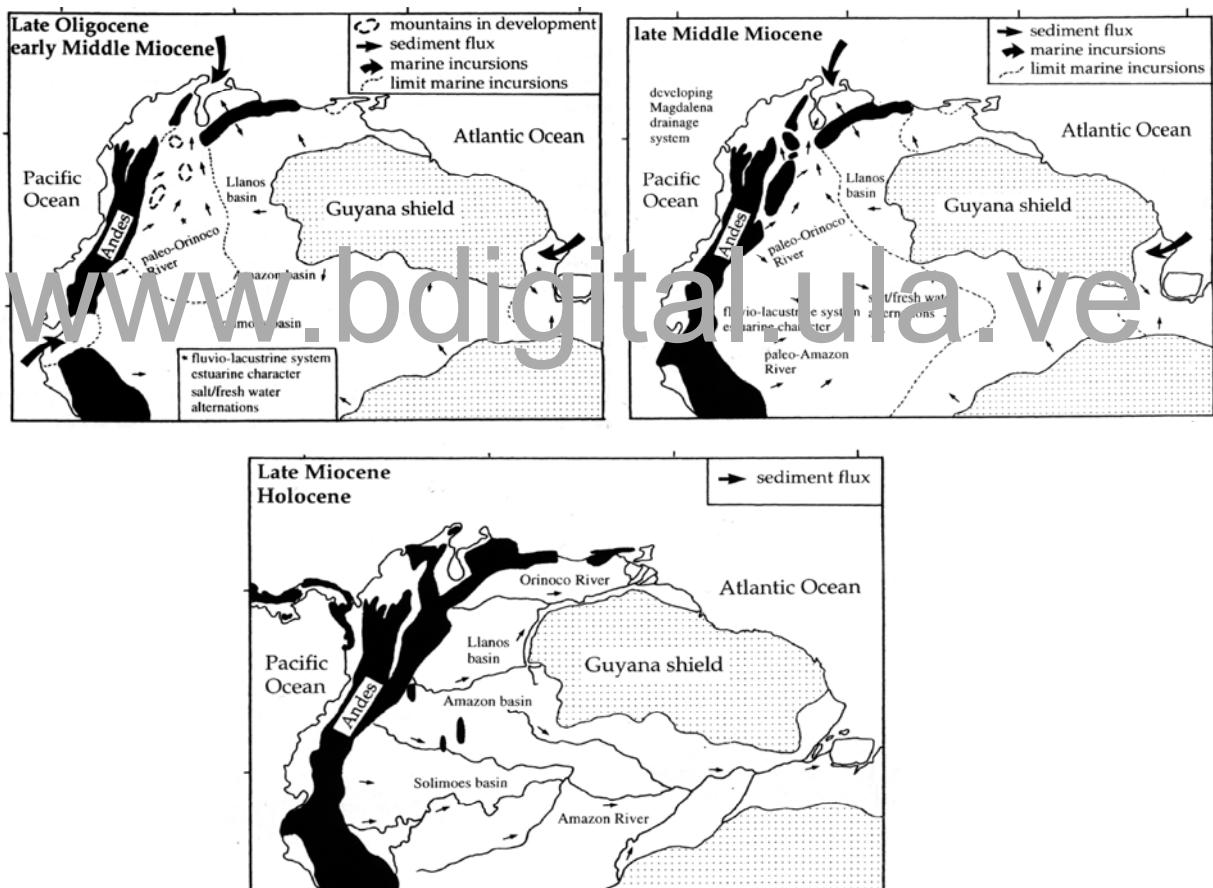


Figura 5. Modelo paleogeográfico para el norte de Suramérica desde el Oligoceno hasta el Holoceno. En este modelo se destaca el desarrollo de los sistemas montañosos norandinos y los cambios en el patrón de drenaje consecuencias del levantamiento de Los Andes (Tomado de Hooghiemstra *et al.* 2006, basado en Hoorn *et al.* 1995).

Los modelos paleogeográficos de Hoorn *et al.* (1995), Díaz de Gamero (1996) y Potter (1997) proponen que la tectónica durante el Mioceno en los Andes del norte de Suramérica fue responsable del cambio en el patrón de drenaje de los sistemas fluviales del Río Amazonas, proto-Magdalena y proto-Orinoco cuyas desembocaduras se encontrarían en la cuenca de Maracaibo y del Caribe. El levantamiento de la Cordillera Oriental de Colombia por una parte, y de los Andes de Mérida por otra, hacia el Mioceno medio, causaría la inflexión en el cauce de los principales ríos de la Amazonia, Amazonas y Orinoco, en dirección oeste-este.

Estos modelos paleogeográficos están sustentados en la complejidad geoestructural del área y en el contenido faunal encontrado en formaciones sedimentarias del noroeste de Venezuela representado por una alta biodiversidad de peces, mamíferos y reptiles fósiles, principalmente vertebrados de agua dulce, vinculados con la fauna Orinocense-Amazónica moderna (Díaz de Gamero, 1993; Díaz de Gamero & Linares, 1989; Linares, 2004; Aguilera, 2004).

Posterior al levantamiento de los Andes, la región en la cual se enmarca la zona de estudio ha permanecido tectónicamente estable y los sedimentos han sufrido pocos cambios post-depositacionales. Testamark & Croes (1988) señalan que estas rocas no han sufrido grandes deformaciones con buzamientos que van entre 20° y 65°, sin embargo Mendoza (2001) señala que las rocas de la Formación Palmar han sido sometidas a eventos de fallamiento y plegamiento lo cual ha causado diversos tipos de fractura. Una vista general de los afloramientos de la Formación Palmar en el tramo Estanques-El Vigía, evidencia la horizontalidad de las capas, con un leve buzamiento hacia el SO (Figura 6).

4.1.b. Estratigrafía general de la Formación Palmar

La Formación Palmar se extiende en los estados Trujillo, Táchira y Mérida, a lo largo del frente norandino; hacia el sur y suroeste de la cuenca del Lago de Maracaibo y penetra hacia territorio colombiano, hasta alcanzar el frente de la Cordillera Oriental.

Estratigráficamente suprayace concordante y transicional sobre la Formación León (excepto hacia NE del flanco norandino) y suprayace de manera discordante a la Formación Isnotú, formando parte del Grupo Guayabo. Este grupo es integrado por las formaciones Palmar, Isnotú y Betijoque (González de Juana *et al.* 1980). La Formación

Palmar se ubica estratigráficamente en la parte inferior del Grupo. Arminio & Allen (1990) consideran que la Formación Palmar en la sección de El Vigía, descansa discordante sobre los depósitos infrayacentes de la Formación León (Oligoceno).



Figura 6. Vista general del afloramiento de la Formación Palmar en el tramo Estanques-El Vigía. Hacia el sector más noroeste de la fotografía fueron colectados los fitofósiles en el año 1990, sección que en la actualidad está cubierta por una pantalla de concreto (Fotografía: Ricardi-Branco 2005)

Trump & Salvador (1964) señalan que el Grupo Guayabo representa la sedimentación de carácter continental marginal a la cordillera durante el proceso de levantamiento, siendo atribuida como el ciclo molásico por Ortega *et al.* (1987).

La localidad tipo de la Formación Palmar fue establecida por Sutton (1946) en el río Buena Vista, cercana a la aldea Mesa Palmar, a una altura entre 700-1050 m snm, en el estado Trujillo con un espesor de 570 metros (González de Juana *et al.* 1980). En el tramo Estanques-El Vigía la sección se encuentra sobre unos 230 m snm.

Sutton (1946), quien introduce el término Formación Palmar, describe las capas basales como areniscas masivas a bien estratificadas, con marcas de rizaduras y fósiles vegetales, sin embargo el resto de la descripción de la unidad no fue aceptada, ya que incluía elementos marinos de la Formación León.

González de Juana, *et al.* (1980), describen la unidad conformada por arcillas moteadas de rojo, marrón-oliva y verde oscuro, localmente arenosas, carbonosas y con fósiles de plantas e icnofósiles, intercaladas con areniscas gris claro, de grano fino a localmente conglomeráticas, mal escogidas, friables, micáceas y carbonosas. También describen lutitas duras, de color gris oscuro a negro, a veces carbonosas y fosilíferas y mencionan la presencia de capas delgadas de lignito dispersas en la sección.

Mora *et al.* (2005) interpretaron en la localidad tipo seis ciclos sedimentarios granocrecientes y granodecreciente con tendencia estratocreciente. Estos ciclos se corresponden a dos secuencias, una inferior (19,70 m) con facies heterolítica lutítica, facies lutíticas, facies de areniscas y facies de carbón; y una secuencia superior (14,80 m) donde alternan facies de areniscas de grano medio, facies de lutitas y una facies de carbón. Estos autores observaron fósiles de plantas en las facies de areniscas y lutitas especialmente en la secuencia superior, donde también se presentan estructuras sedimentarias tipo laminación cruzada y rizaduras simétricas.

Por su parte Ghosh & Odreman (1987), han señalado que la Formación Palmar es correlativa con la Formación Mucujún (Mio-Plioceno) con base en la presencia de abundantes fósiles de plantas en esta última.

4.1.c. Estratigrafía local

La litología de la Formación Palmar, en el intervalo Estanques-El Vigía, está integrada por una alternancia monótona de areniscas de grano fino, lutitas y limolitas, con algunos lentes de carbón dispersos. Especialmente en las areniscas se observan marcas de rizaduras simétricas. Laya (2006) sugiere que estas rizaduras quizá fueron creadas en una llanura deltaica lacustrina influenciada por incursiones marinas. En la litología de grano fino se encuentran abundantes fósiles vegetales, principalmente impresiones y compresiones de hojas. En los intervalos arenosos los fósiles vegetales se hacen escasos y exhiben una mayor fragmentación, sin embargo muchos de las hojas preservadas muestran patrones de

venación de hasta tercer orden. Algunos rasgos de bioturbación se observan tanto en las areniscas como en las lutitas y limolitas.

La columna estratigráfica generalizada fue levantada en el sector denominado Puente Caracol (235 m snm) donde se hicieron las colecciones de los macrofósiles vegetales bajo estudio (Figura 7). Los estratos portadores de los fósiles vegetales, así como capas delgadas de carbón, se encuentran dispersos en la sección.

Guerrero (2006, datos no publicados) realizó un mapa geológico del área Estanques-El Vigía, donde puede observarse la relación estructural de la Formación Palmar con unidades litoestratigráficas paleógenas (formaciones Barco, Los Cuervos, León, Isnotú y Betijoque) y cretácicas (formaciones Aguardiente, Capacho, Luna, Colón) (Figura 7). El mismo autor levantó la sección completa en dicha área calculando un espesor de más de 1000 metros.

4.1.d. Ambientes de sedimentación

Lorente (1986) y González de Juana *et al.* (1980) interpretan los paleoambientes sedimentarios para esta unidad como llanuras aluviales y llanuras costeras-lagunar. Por su parte, Mendoza (2001) propone que la sucesión de litologías de la Formación Palmar fue depositada por un complejo deltaico progradante sobre los sedimentos infrayacentes donde se pasa de ambientes deltaicos hasta ambientes propiamente fluviales. Mora *et al.* (2005) interpretan la localidad tipo como un sistema deltaico dominado por mareas en la base de la unidad y sistemas fluviales hacia el tope.

De acuerdo a Laya (2006) la Formación Palmar en la sección Chama- El Vigía representa hacia la base un ambiente de pantano costero-plano deltaico, pasando hacia la zona media a zonas de marismas de aguas salobres y hacia la parte superior a ambientes de llanuras costeras con influencia marina. Los ambientes de depósito continentales y costeros, fueron probablemente desarrollados en una llanura aluvial inclinada hacia el este, en un delta lobulado, que progradaba hacia el mar, donde el rango mareal era menor a 0,5 m. Dicho autor igualmente observó numerosas capas carbonosas hacia el tope de la sección aflorante en el tramo La Palmita-Mesa Bolívar así como horizontes con abundantes fósiles de plantas y algunas capas con bivalvos de agua dulce sin identificar, confirmando un tipo de sedimentación en aguas continentales hacia el tope de la unidad.

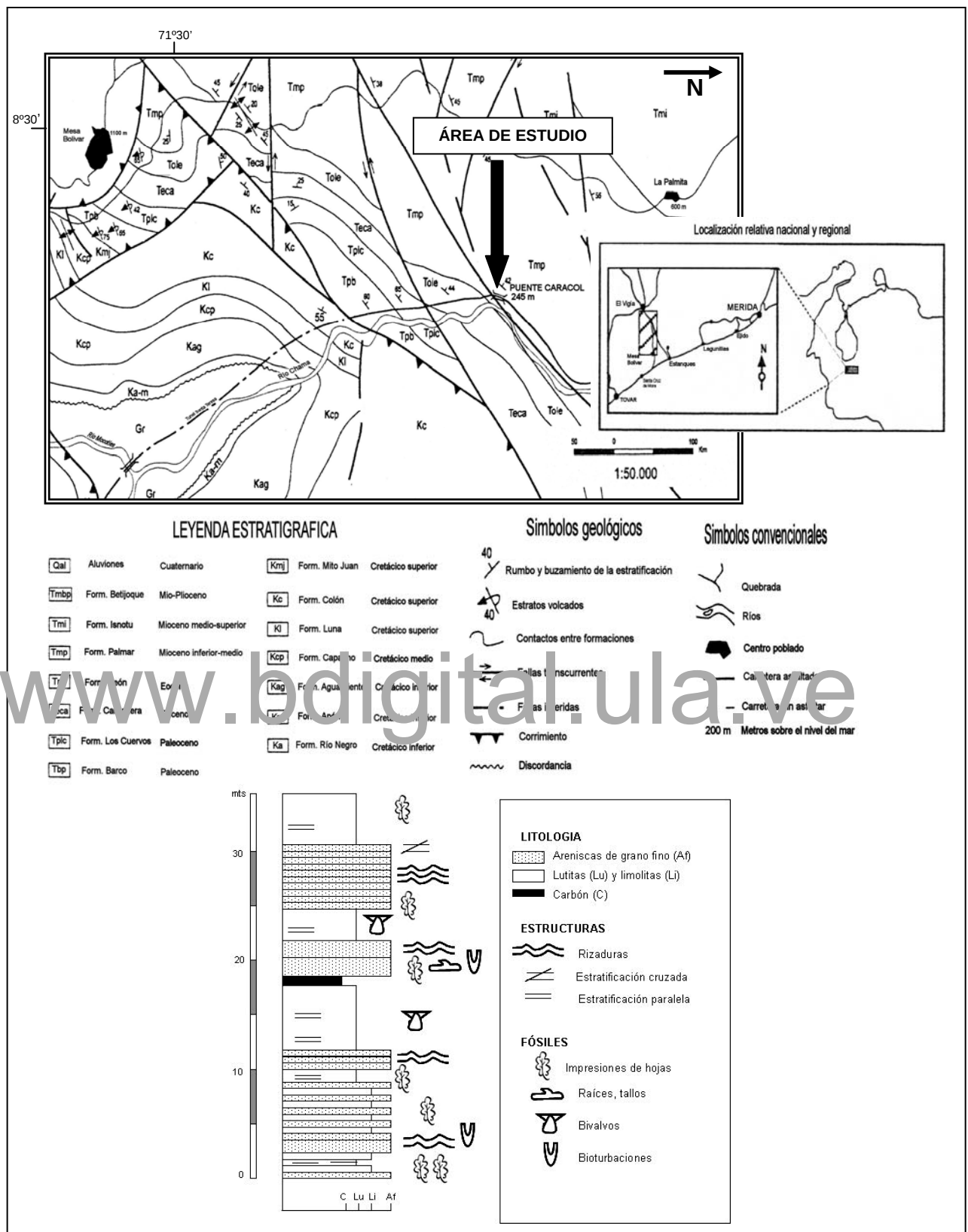


Figura 7. Mapa geológico de la sección Estanques-El Vigía y sección estratigráfica localizada en el Puente Caracol (08°31'17" Lat. N y 71°35'10" Long. O, 232 m snm), en la base de la Formación Palmar (mapa modificado de Laya, 2006).

4.1.f. Edad de la Formación Palmar

Rull (2001) desde un punto de vista palinoestratigráfico argumenta que el Mioceno temprano en Venezuela es caracterizado por dos zonas: *Verrutricolporites* y *Psiladiporites-Echitricolporites*, las cuales son equivalentes a la zonación palinoestratigráfica establecida para Suramérica por Muller *et al.* (1987): *Verrutricolporites rotundiporus*–*Echidiporites barbeitoensis*, respectivamente.

Lorente (1986) asigna a esta unidad una edad de Mioceno temprano a medio (23.03-11.60 Ma) de acuerdo a la zonación palinológica *Psiladiporites* – *Echitricolporites* (zona de intervalo).

4.2. ASPECTOS PALEONTOLÓGICOS

4.2.a .Contenido faunal

Sutton (1946) sugirió un contenido faunal en la Formación Palmar que posteriormente fue asignado a la Formación León, suprayacente. Posteriormente en Maraven (1993) se hace mención del desarrollo de marismas y lagunas costeras hacia el tope de la Formación Palmar caracterizado por la presencia de los foraminíferos plúmicos *Ammobaculites* sp., *Maploparagmoides* sp., *Ammonia marginulini* sp., *Balinirellita* sp., *Ammonia* sp., *Ammonium* sp., *Globogerinoides* sp., además de restos biogénicos, foraminíferos bentónicos arenaceos y calcáreos.

4.2.b. Trabajos paleobotánicos previos en la Formación Palmar

Prácticamente el único trabajo que se conoce sobre paleoflora en la Formación Palmar corresponde a Lorente (1986). Autores como Sutton (1946), Schaub (1948), González de Juana *et al.* (1980) y Testamark & Croes (1988), mencionan la presencia de fósiles vegetales (impresiones de hojas particularmente) en la unidad pero no aportan datos taxonómicos.

Lorente (1986) realizó un detallado análisis palinológico en la localidad tipo (río Buena Vista) y en algunas secciones del subsuelo de la cuenca de Maracaibo, donde reconoció nueve zonas palinológicas desde el Oligoceno hasta el Plioceno y definió los paleoambientes depositacionales de acuerdo a las asociaciones palinológicas y a los porcentajes de abundancia de las especies. Específicamente para el Mioceno delimita seis

zonas de intervalo y una interzona (Tabla IV) cuyas asociaciones polínicas le permitieron definir el tipo de ambiente depositacional en las secciones del Río Buena Vista, Friata 1X y CT-1X, las cuales son las secciones más cercana al área de estudio.

Lorente (1986) hace énfasis en el predominio de las familias Asteraceae, Amaranthaceae, Poaceae, Bombacaceae y Sapotaceae en la cuenca de Maracaibo durante el Mioceno así como la persistencia de sistemas fluviales. Posteriores análisis de muestras de polen realizados en rocas del tramo Estanques-El Vigía resultaron estériles de palinomorfos (Gaviria & Ricardi 2005, com. personal), por lo que la carencia de mayores datos no permite una caracterización biocronológica precisa para la sección estudiada, siendo la información aquí presentada de índole preliminar.

Tabla IV. Zonación palinológica para el Mioceno al sur de la cuenca de Maracaibo (Tomado de Lorente, 1986).

EDAD	ZONACIÓN	SECCIÓN	AMBIENTE DEPOSITACIONAL
MIOCENO TEMPRANO	Interior de <i>Verrutricolporites</i> - <i>Cicatricolporites</i>	Friata 1X ^A CT-1X ^B	Llanuras costeras a Llanuras aluviales
MIOCENO TEMPRANO	Zona de Intervalo <i>Verrutricolporites</i>	Friata 1X CT-1X Río Buena Vista ^C	Ambientes costeros a marino someros
MIOCENO TEMPRANO A MEDIO	Zona de Intervalo <i>Psiladioprites</i> - <i>Echitricolporites</i>	CT-1X Río Buena Vista	Llanuras aluviales a Llanuras costeras
MIOCENO MEDIO	Zona de Intervalo <i>Crassoretitriletes</i>	Friata 1X Río Buena Vista	Llanuras aluviales a Llanuras costeras
MIOCENO MEDIO A TARDIO	Zona de Intervalo <i>Grimsdalea</i>	Río Buena Vista	Llanuras aluviales a ambientes marino-someros
MIOCENO TARDIO	Zona de Intervalo Asteraceae	CT-1X Río Buena Vista	Llanuras aluviales
MIOCENO TARDIO	Intervalo de Zona <i>Fenestrites</i>	CT-1X Río Buena Vista	Llanuras aluviales. Ambientes montañosos.

A. Friata 1X: estado Táchira. B. CT-1X: estado Zulia, sur del Lago de Maracaibo.

C. Río Buena Vista: estado Trujillo.

V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1. SISTEMÁTICA

De los 288 ejemplares fósiles que conforman la colección de la Formación Palmar de MERC fueron empleados alrededor de 104 impresiones foliares para las descripciones sistemáticas, correspondientes a 60 impresiones y 44 compresiones carbonosas. La paleoflora fue segregada en 46 morfoespecies, las cuales se asume representan especies, con base en la arquitectura foliar y el patrón de venación de las diferentes improntas. A excepción de un ejemplar atribuido a la división Pteridophyta, las morfoespecies de esta asociación fósil fueron asignadas a la división Magnoliophyta, sub-división Magnoliophytina, clase Magnoliopsida, Angiospermas Dicotiledóneas, según el esquema de clasificación de Cronquist (1992). De acuerdo al esquema de clasificación de la APG (2003) las morfoespecies encontradas se atribuyen al grupo de las Angiospermas Eudicotiledóneas (Eudicots) y al grupo Magnoliids. De las 46 morfoespecies descritas, 23 muestran afinidad con elementos modernos, distribuidos en 10 géneros, 8 familias y 9 órdenes (Tabla V). El resto de las morfoespecies se incluyen como *incertae sedis*. También se describen las impresiones de lo que podría corresponder a dos cuerpos lignificados y al fruto de una leguminosa, formas no incluidas en el posterior análisis morfométrico.

Tabla V. Taxones asignados a la paleoflora de la Formación Palmar.

Grupo	Orden	Familia	Género
Magnoliids	Laurales	Lauraceae	<i>Nectandra</i> Rol. ex Rottb. <i>Ocotea</i> Aubl. <i>Persea</i> Mill.
	Magnoliales	Annonaceae	<i>Annona</i> L.
Eudicots	Caryophylliales	Polygonaceae	<i>Coccoloba</i> L.
	Malpighiales	Clusiaceae	<i>Clusia</i> L.
	Malvales		
	Fabales	Fabaceae	<i>Machaerium</i> Pers.
	Sapindales	Anacardiaceae	<i>Spondias</i> L.
	Ericales	Sapotaceae	<i>Pouteria</i> Aubl.
	Celastrales	Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> L.

A continuación se presentan las descripciones y asignaciones taxonómicas para las morfoespecies definidas en este estudio. A excepción del fragmento asociado a un pteridofito, las morfoespecies se ordenan por órdenes y familias según el sistema de clasificación de la APG (2003). Para cada taxón se indica el nombre del género y su autor, el material examinado, su descripción morfológica y algunos comentarios con relación a la afinidad taxonómica con especies modernas y fósiles, en caso de haberse encontrado. Discusiones adicionales acerca de la distribución y ecología de los géneros afines se encuentran en el apartado 5.4 (Aspectos paleoflorísticos y paleoecológicos). Cabe mencionar que el número asociado a una morfoespecie no representa ninguna jerarquía o clasificación y sólo atiende a la enumeración inicial asignada a los fósiles durante la segregación de la taoflora en diferentes morfotaxa. Es por ello que dicha numeración no sigue una secuencia dentro de las descripciones taxonómicas. La descripción detallada de cada ejemplar empleado para la definición de las morfoespecies, su fotografía y contorno se muestran en el Anexo 2. Fotografías adicionales de los fósiles, detalles de contornos, y fotografías de algunos ejemplares de herbario utilizados para comparación, pueden ser encontradas al final de este capítulo.

En algunos casos, más de una morfoespecie fue asignada a un mismo género, lo cual responde a la variabilidad morfológica que puede observarse a nivel genérico; esto es apreciado especialmente en las familias Lauraceae y Polygonaceae. En muchos casos, las morfoespecies fueron descritas con base en un único ejemplar.

Tomando en cuenta las características foliares de los ejemplares analizados se elaboró una clave artificial para separar las familias dicotiledóneas afines encontradas en la taoflora.

Clave artificial para la determinación de familias en la taoflora de la Formación Palmar, basada en características foliares.

- 1a. Hojas con patrón de venación pinnado.....2
- 1b. Hojas con patrón de venación actinodromo.....*Malvales*
- 2a. Venación secundaria notoria.....3
- 2b. Venación secundaria inconspicua.....*CLUSIACEAE*
- 3a. Patrón de venación secundaria broquidodromo.....4
- 3b. Patrón de venación secundaria craspedodromo.....6
- 4a. Arcos prominentes*ANACARDIACEAE*

4b. Arcos no prominentes.....	5
5a. Lámina oblongo-elíptica, base redondeada.....	ANNONACEAE
5b. Lámina obovada hasta orbicular, base redondeada a aguda.....	POLYGONACEAE
6a. Venación craspedodroma simple.....	7
6b. Venación predominantemente eucamptodroma a veces cladodroma.....	LAURACEAE
7a. Láminas mesofilas (20-60 cm ²), base decurrete.....	SAPOTACEAE
7b. Láminas entran en la categoría foliar microfila o menor (0.5-23 cm ²).....	8
8a. Láminas microfilas (23-6 cm ²).....	9
8b. Foliolos simétricos o asimétricos, nanofilos o microfilos	Fabales
9a. Ápice acuminado.....	FABACEAE (<i>Machaerium</i>)
9b. Ápice emarginado.....	AQUIFOLIACEAE

División Pteridophyta

Clase Filicopsida

Aff. Blechnaceae

Aff. *Blechnum* L., Sp. Pl. 1077. 1753.

cf. *Blechnum betijoquensis* Berry

Lámina 1, fotografías A, B y C.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 77.A-C, MERC/Pal/Akirov 512.1, MERC/Pal/Akirov 512.2.

Descripción: Fragmento de impresiones de pinas oblongo-elípticas; simétricas. Margen entero. Dimensiones 4,25 cm de longitud x 1,33 cm de ancho; categoría microfila; área 3,76 cm²; proporción de 3:1. Ápice no preservado. Base simétrica, aguda (67,67°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso (3,45%); curso recto. Venación secundaria de tipo craspedodroma (?), las venas secundarias son débiles, corriendo perpendiculares a la vena primaria, en dirección horizontal, en número indefinido, muy próximas, espaciadas de manera uniforme a una distancia promedio de 0,3 mm.

Discusión

La inclusión de este ejemplar dentro de la división Pteridophyta respondió principalmente a las características de la venación secundaria. Según observaciones de Akirov (2005, datos sin publicar) sobre el ejemplar MERC/Pal/Akirov 512, las débiles venas secundarias se anastomosan en el margen como ocurre en algunas especies de los géneros *Pteris* y *Cyrtomium*, sin embargo este carácter es poco evidente, observándose en el ejemplar MERC/Pal/77.A-C que las venas llegan a tocar el margen. Ese mismo autor,

acota, que en caso de la venación ser abierta, entonces podría tratarse de géneros como *Asplenium*, *Blechnum*, *Elaphoglossum* *Diplazium*. En todo caso se trata de un sistema de venas muy común en dicha división por considerarse primitivo (Akirov 2007, com. personal).

Comparaciones directas con el ejemplar depositado en el Museo de Historia Natural del Smithsonian Institution (National Museum of Natural History-NMNH) descrito por Berry (1921) como *Blechnum betijoquensis* (Polypodiaceae) para los Andes de Venezuela, confirma que podría tratarse de la misma entidad taxonómica.

Dentro de las monocotiledóneas, las familias Marantaceae y Araceae (gen. *Rodosphata*) muestran una venación secundaria similar, sin embargo estas tienden a curvarse hacia el margen, rasgo no observado en el ejemplar fósil donde las venas permanecen perpendiculares a la vena media hasta alcanzar el margen, sin recurvarse. Musaceae y algunos géneros de Arecaceae presentan venas secundarias con las mismas características pero el tamaño de la lámina varía entre macrofilo a megafilo. Entre las dicotiledóneas, algunos géneros de Clusiaceae (*Clusia*), Sapotaceae y Ochnaceae (*Blastomanthus*) presentan un patrón de venación similar al de la venas secundaria muy curvadas en comparación con lo observado en los ejemplares fósiles, además de presentar aquenios en muchos casos, láminas con márgenes serrados.

Lorente (1986) describe para los sedimentos de la Formación Palmar restos de esporas asignadas a la especie *Laevigatosporites catahejensis* Muller, Di Giacomo *et* Van Erve, afín morfológicamente con esporas producidas en la actualidad por el género *Blechnum* y por otros taxa de Blechnaceae. También menciona esporas asociadas a los géneros actuales *Pteris* y *Acrostichum* (*Cingulatisporites* sp., *Deltoidospora adriennis*, *Polypodiaceoisporites* spp.)

Blechnum, posee más de 50 especies en el neotrópico, 25 habitando en Venezuela, 14 en la zona de la Guayana (Smith, 1995). Este género es principalmente herbáceo aunque algunas especies pueden desarrollar un hábito arbóreo, especialmente en ambientes húmedos (Gentry, 1993). Según Scheihing & Pfefferkorn (1984) *Blechnum* está presente en las zonas inundables del delta superior y zonas de turberas del delta inferior del Delta del Orinoco.

Estos ejemplares asignados a la división Pteridophyta, se han excluido de la clasificación de morfoespecies ya que, según Wolfe (1993), en la determinación de los parámetros paleoclimáticos solo se toma en cuenta los datos extraídos de la morfología foliar de angiospermas.

División Magnoliophyta
Clase Magnoliopsida
Grupo Magnoliids
Orden Laurales
Aff. Familia Lauraceae Juss. (1789)

Morfoespecie 10. Lámina 3, fotografía A; Anexo 2, pag. 18,19, 20.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 77A-A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 77A-B, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 139-A.

Descripción: Impresiones foliares de una lámina elíptica, obovada, simétrica. Margen entero. Dimensiones promedio 12 cm de longitud x 3 cm de ancho; categoría microfilanotofila; área foliar entre 15 y 30 cm²; proporción 3:1. Ápice acuminado, ángulo agudo (33,35°-53,82°). Base simétrica, aguda (50,75°). Venación primaria tipo pinnado, vena media de calibre débil a moderado (1-1,70%); curso recto. Venación secundaria eucamptodroma; las venas secundarias divergen en ángulos que varían desde 30,41° hasta 81,6°; ángulos más agudo en un lado de la lámina; venas irregularmente espaciadas, alternas, espaciamiento decreciente hacia la base (0,7-1,6 cm). Venación terciaria y órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 33. Lámina 4, fotografía A; Anexo 2, pag. 21.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 58-A1.

Descripción: Impresión de una lámina en apariencia elíptica, asimétrica. Margen entero. Longitud parcial de 12,66 cm x 6,89 cm de ancho; categoría mesofila (58,15 cm²); proporción estimada 3:1. Ápice acuminado, ángulo agudo (57,78°). Base no preservada por fractura de la muestra. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso (2,27%); curso levemente recurvado. Venación secundaria cladodroma; ángulo de divergencia de las venas secundarias 50°, más agudo hacia la base; las venas se bifurcan antes de llegar al margen a una distancia variable entre 1,5 y 2 cm; venas alternas, espaciadas uniformemente

(~1,7 cm). Venación terciaria opuesto-percurrente; curso recto; patrón reticulado ortogonal; ángulo con respecto a la vena primaria obtuso (108,39°). Venación de cuarta categoría opuesto-percurrente, curso ortogonal a la vena primaria.

Aff. *Nectandra* Rol. ex Rottb., Acta Lit. Univ. Hafn. 1: 279 1778, nom. cons.

Morfoespecie 6. Lámina 4, fotografía D; Anexo 2, pag. 22.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 87.2-C.

Descripción: Compresión de una lámina con aspecto elíptico, simétrica. Margen entero. Longitud de la porción preservada 3,97 cm x 2,61 cm de ancho, área foliar 6,9 cm²; categoría microfila; proporción estimada 3:1. Ápice no preservado. Base asimétrica, aguda, formando un ángulo de 58,27°. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso (2,06%); curso de la vena recto. Venación secundaria camptodroma; por el arqueamiento de las venas se asume una tendencia de curvatura hacia el ápice, como en la venación eucamptodroma; venas secundarias divergen en ángulos variables entre 33,97° y 40,44°, ángulos más agudos hacia la base; venas opuestas con espaciamento uniforme (~1 cm).

Venación de órdenes superiores no preservado.

Morfoespecie 29. Anexo 2, pag. 23, 24.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 176.1-A, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 176.2.

Descripción: Compresiones de una lámina elíptica. Margen entero. Pecíolo marginal, normal, de 0,98 cm de largo x 0,21 cm de ancho. Dimensiones de la lámina en su porción preservada 10,36 cm de longitud x 4,21 cm de ancho; categoría notofila (25,55 cm²); proporción 2,5:1. Ápice no preservado. Base redondeada, ángulo agudo (83,58°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado a grueso (1,44-2,18%); curso ligeramente recurvado. Patrón de venación secundaria con tendencia a eucamptodromo; venas secundarias divergiendo en ángulos variables entre 35,58° y 68,56°, ángulo más agudo en el hemilimbo derecho; venas sub-opuestas hacia la base hasta alternas en la zona media y apical; espaciamento de las venas aumentando hacia el ápice. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; venas de curso sinuoso, fuertes; ángulo con relación a la vena primaria obtuso (113,14-128,78°), variable inconsistentemente a lo largo de la lámina,

menos obtuso hacia la zona marginal de ambos hemilimbos. Venación de cuarta categoría opuesto-alterno-percurrente; venas delgadas con curso ortogonal.

Morfoespecie 40. Lámina 3, fotografía B; Anexo 2, fig.25.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 59.2-A, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 59.1.

Descripción: Impresión de una lámina oblonga-lorada, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 8,16 cm de largo x 1,3 cm de ancho; categoría microfila, área foliar 7,07 cm²; proporción de la lámina 6:1. Márgenes paralelos a lo largo de todo el limbo, exceptuando la región apical y basal. Ápice agudo (34,49°). Base asimétrica, cuneada, ángulo agudo (28,92°). Patrón de venación primaria pinnado: vena media de calibre grueso (3,84%) en la región intercostal de la lámina adelgazando hacia el ápice; curso recto a ligeramente sinuoso. Patrón de venación secundaria craspedodroma simple, con tendencia a eucamptodromo. Número de venas preservadas 14, distribuidas en 7 pares. Venas secundarias emergen en ángulo agudo (41,98° y 65,04°), menor en uno de los hemilimbos; curso de las venas recto, espaciamiento uniforme (0,8 cm); disposición subopuestas hacia la base pasando a ser alternas distalmente. Venación terciaria y rangos superiores no preservados.

Aff. *Ocotea* Aubl. Pl. Gui. II. 780. t. 310. 1775.

Morfoespecie 16. Lámina 3, fotografía D; Anexo 2, pag. 26.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 87.2-D.

Descripción: Compresión de una lámina elíptica, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 5,94 cm de largo x 3,57 cm de ancho; categoría microfila (14,13 cm²); proporción 1,5:1. Ápice ausente. Base redondeada-truncada, ángulo obtuso (99,11°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,62%); curso de la vena recto. Venación secundaria craspedodroma simple. Número de venas 17, distribuidas en 8 pares alternos. Las dos primeras venas secundarias parten de la vena primaria formando un ángulo de casi 90°, luego el ángulo se agudiza hacia la zona apical variando desde 72,75° hasta alcanzar 40°; las venas secundarias se arquean hacia el ápice a partir del tercer par. Espaciamiento entre las venas secundarias regular (0,8 cm), más cercano hacia la base (0,3). Venación terciaria alterno percurrente; curso de las venas sinuoso; relación angular con la vena

primaria de $117,3^\circ$, perpendicular a las venas secundarias, ángulos constantes a lo largo de la lámina.

Morfoespecie 22. Lámina 3, fotografía C; Anexo 2, pag. 27.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 173.1.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja con cutícula preservada. Lámina simple, elíptico-estrecha, simétrica. Margen entero. Longitud de la porción preservada 10,56 cm x 3,57 cm de ancho; categoría notofila ($25,13 \text{ cm}^2$); proporción 4:1. Ápice acuminado formando un ángulo de $43,54^\circ$. Base no preservada. Patrón de venación pinnado; calibre de la vena media débil (0,98%), curso recto. Venación secundaria inapreciable, sin embargo se observa el ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre $41,02^\circ$ y $64,89^\circ$. Venación de órdenes superiores no preservados.

Aff. *Persea* Mill., Gard. Dict. Abr. ed. 4. 1754.

Cf. *Persea coriaceae* Engelhardt, Abh. Senck. naturf. Gesell. 19: 26, 1985.

Morfoespecie 20. Lámina 4, fotografía C; Anexo 2, pag. 28-30.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 60-A, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 20-B, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 120-B.

Descripción: Impresión y compresiones foliares. Lámina elíptica, simétrica. Margen entero. Dimensiones de la porción preservada 8,83-11,28 cm de largo x 2,85-4,92 cm de ancho; categoría notofila-mesofila ($20,42\text{-}36,99 \text{ cm}^2$); proporción 2,5-3,5:1. Ápice acuminado formando un ángulo entre $50\text{-}60^\circ$. Base no preservada. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado a grueso (1,5-2%); curso de la vena recto. Venación secundaria eucamptodroma; ángulo de divergencia de las venas secundarias irregular a lo largo de la lámina variando entre $36,09^\circ$ y $70,51^\circ$; venas alternas con un espaciamiento irregular; venas intersecundarias débiles. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; curso de las venas terciarias recto; cercanas (distancia menor a 0,5 cm), venas divergiendo en ángulo obtuso con respecto a la vena primaria ($120,33^\circ$). Rangos superiores de venación no preservados.

Discusión

Ocho morfoespecies dentro de la taoflora en estudio se consideraron afines morfológicamente con elementos de la familia Lauraceae. Según Gentry (1993) y van der Werff & Rohwer (1999) la familia Lauraceae resulta relativamente fácil de diferenciar en especímenes modernos a partir de caracteres vegetativos como olor, filotaxis y ramificación. Una diferenciación con base en la morfología foliar resulta más complicada ya que las hojas presentan el arquetipo de la morfología foliar en los bosques lluviosos caracterizado por láminas elípticas, ápice acuminado, base cuneada/decurrente, tamaño mediano (categoría mesofila) y margen entero (Gentry op. cit.). Sin embargo, Hickey & Wolfe (1975) proponen como rasgos característicos de las lauráceas las láminas simples, glabras, un patrón de venación pinnado con venas secundarias formando un patrón broquidodromo débil, formato elíptico, margen entero y textura papirácea.

Con respecto a la ubicación de especies fósiles dentro de la familia Lauraceae, Pole (1993) y Hill (1986) destacan la importancia del uso del órgano-género *Lauraphyllum* Goeppert 1853, para todas aquellas impresiones foliares fósiles de margen entero, cuya anatomía foliar confirma su ubicación dentro de la familia Lauraceae. Sin embargo, el mismo Pole (op. cit.) señala que no siempre es necesaria la utilización de rasgos anatómicos para la ubicación de especímenes en ciertos géneros de lauráceas pese a que en muchos casos el patrón de venación parece atravesar los límites taxonómicos aceptados. Pole observó en bosques modernos de Australia y Papua Nueva Guinea, que la arquitectura foliar caracterizada por un margen entero, venación eucamptodroma o “extrenodroma”, y una venación subsiguiente percurrente y bien notoria, parece estar limitado a elementos de la familia Lauraceae. De esta forma, dicho autor asocia impresiones foliares a la familia Lauraceae de una flora miocénica de Nueva Zelanda con base en el margen entero, nerviación eucamptodroma, una nervadura de tercer orden fuertemente percurrente, areolas isodiamétricas, estomas del tipo hipostomáticos y paracíticos, y escamas cuticulares.

Por su parte, Teodoridis (2003) asigna algunas impresiones foliares del Mioceno de la Republica Checa al género *Laurophyllum* proponiendo dos morfotipos que podrían corresponder con la familia Lauraceae: un primer morfotipo con hojas oblongo-elípticas, ápice atenuado, base cuneada, pecíolo grueso; y un segundo morfotipo relativo a formas foliares amplio elíptico-ovadas con una base cuneada igualmente amplia.

La dificultad en la separación de géneros dentro de las Lauraceae ha sido ampliamente discutida (Bernardi, 1962; Gentry, 1993), sin embargo una breve revisión morfológica realizada con base en ejemplares del herbario MER, la obra de Bernardi (1962) y la consulta de algunos ejemplares de herbario en línea, parece indicar que dicha diferenciación es posible basándose especialmente en las características de la venación, cuando esta se analiza en detalle. A partir de dichas observaciones se encontró que los géneros *Persea*, *Aniba*, y *Nectandra* presentan un arqueamiento marcado de las venas secundarias en sentido acrópeto desde la base de la lámina, formando el característico patrón eucamptodromo y un número bajo de pares de venas secundarias (entre cuatro a seis pares). Adicionalmente, Gentry (1993) comenta que en *Nectandra* las venas terciarias son más prominentes que en otros géneros de lauráceas.

Por su parte, *Ocotea* posee algunos taxa ovados a obovados, además la base de la lámina puede llegar a ser obtusa-truncada, formas no comunes en *Persea* o *Nectandra*. Un rasgo característico en *Ocotea* parece ser una mayor densidad de venas secundarias (entre 8 a 10 pares), un patrón craspedodromo a broquidodromo débil, y un arqueamiento de las venas secundaria más pronunciado hacia la zona apical de la lámina. En algunos casos, la disposición de las venas secundarias en algunas especies de *Ocotea* parecería corresponder a la observada en ejemplares de *Trichanthera* sp. (Acanthaceae), siendo muy distanciadas en esta última familia y formando un patrón broquidodromo. También es en el género *Ocotea* donde se observa un mayor número de especies con láminas lanceoladas (ej. *Ocotea guianensis*), con una venación secundaria inconspicua, rasgo observado en la Morfoespecie 22.

Otra característica llamativa en *Ocotea* es la perpendicularidad de las venas secundarias basales, rasgo que también se observa en Anacardiaceae (*Anarcadium*, *Swintonia*, *Tapirira*) y Dilleniaceae (*Davilla*). El ejemplar MERC/Pal/87.2-D (Morfoespecie 16) parece afín a la especie moderna *Davilla kunthii* St.Hill (Dilleniaceae) y a la especie fósil *Davilla destituta* Duarte descrita para el Mioceno de Brasil (Duarte, 2004), sin embargo un mayor distanciamiento entre las venas secundarias y el arqueamiento hacia la región apical en el ejemplar, característica no presente en los géneros mencionados anteriormente, permitió asociar morfológicamente esta morfoespecie al género *Ocotea*, siendo especialmente muy semejante a la especie actual *Ocotea macropoda*.

Particularmente la Morfoespecie 40 presenta algunas analogías con *Nectandra* sp. descrita por Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004), para el Paleógeno de Brasil, específicamente en cuanto a la forma de la lámina y proporciones, ya que dicho autor describe un tipo de venación broquidodromo, no observado en nuestro ejemplar fósil. Berry (1937c) menciona el género *Nectandra* para el Mioceno en Norte América y Trinidad (Berry, 1925a).

Comparaciones realizadas con la impronta ilustrada por Berry (1936a) e identificada como *Persea coriaceae* Engelhard para el Terciario de Colombia, conlleva a ubicar la Morfoespecie 20 bajo este taxón, y también por su analogía morfológica foliar con algunas especies modernas vistas en MER y descritas en Bernardi (1962) (ej. *Persea hexanthera*, *Persea ferrugínea*). Específicamente el arqueamiento de las venas secundarias en sentido acrópeto conformando un patrón de venación tipo caspedodromo-eucamptodromo sugiere una correspondencia con este género. Formas asociadas a *Persea* también han sido reportadas por Berry (1936b) para los estados Falcón y Zulia, sin embargo no se tiene el registro gráfico de ellos para su verificación y comparación con nuestros ejemplares.

Por último, el ejemplar MER CPA/1761A (Morfoespecie 19) se podría considerar morfológicamente análogo con el espécimen publicado por Pole (1993) como *Lauraceae* sp. B-Parataxon MANU-3 (ver Pole, 1993, figura 5), específicamente similares en el espesor y desarrollo de la vena media, el arqueamiento de las venas secundarias y la perurrencia y notoriedad de las venas terciarias.

La familia Lauraceae posee unas 2.500 especies distribuidas en la región tropical y subtropical, llegando a las zonas templadas de ambos hemisferios. Muchos de los géneros representan importantes componentes en las selvas tropicales lluviosas tanto del paleotrópico como del neotrópico (Ricardi, 1992). Hasta 1990 se conocían para Venezuela alrededor de 12 géneros y 200 unas especies (Ricardi, 1992). *Ocotea* y *Nectandra* son los géneros con mayores representantes para la región neotropical, siendo *Ocotea* común en la Amazonia y *Nectandra* en Centro América y los Andes; *Persea* es mayormente montana con hojas bien coriáceas (Gentry, 1993).

Orden Magnoliales
Aff. Annonaceae Juss. (1789)
Aff. *Annona* L., Sp. Pl. 536. 1753.

Morfoespecie 26. Lámina 2, fotografía A; Anexo 2, pag. 10-12.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 169.2, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Wijninga 198, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 97-B.

Descripción: Impresiones y compresiones carbonosas de una lámina elíptica, asimétrica. Margen entero. Pecíolo marginal, longitud 0,3 cm de largo, espesor de 0,12 cm. Dimensión máxima 8,73 cm x 4,31 cm de ancho; categoría notofila (23,04 cm²); proporción estimada 2:1. Ápice no preservado. Base asimétrica, ángulo agudo (82°-95°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre débil (~1,5%); curso recto. Venación secundaria broquidodroma débil; ángulo de divergencia de las venas secundarias variable entre 51,61° y 72,56° más agudo hacia un lado de la lámina; preservados 11 pares de venas dispuestas de manera alterna; el espaciamiento entre las venas varía a lo largo de la lámina entre 0,7 cm y 1 cm. Venas intersecundarias débiles, simples, opuestas y alternas. En la base de la lámina se observan dos venitas de igual calibre que las venas secundarias pero con longitud menor, sin prolongarse hacia el margen. Venación terciaria aleatoriamente reticulada; patrón reticulado ortogonal; ángulo con respecto a la vena primaria variando inconsistentemente desde la base hacia la porción apical, ángulos desde agudos (33°) hasta obtusos (+100°); curso de las venas curvo. Venación de cuarto orden con un patrón reticulado-aleatorio, las areolas tetragonales, isomorfas (Ø >1 mm).

Morfoespecie 27. Anexo 2, pag. 13.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 30-A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 97-C.

Descripción: Impresión de una lámina oblonga, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 8,83 cm de largo x 4,42 cm de ancho, categoría notofila (26,01 cm²); proporción estimada 2,5:1. Ápice no preservado. Base redondeada, ángulo agudo (78-85°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre débil a grueso (0,97-2,05%); curso recto. Venación secundaria broquidodroma débil; venas secundarias divergiendo en ángulos que varían entre 44,88° y 76,59°, más agudo hacia un lado de la lámina; venas alternas, espaciamiento variable a lo largo de la lámina, aumentando hacia el ápice desde 0,6 cm en la porción basal hasta 1,7 cm en la porción apical. Venación terciaria parcialmente preservada; patrón reticulado formando polígonos de tamaño variable; ángulo de inserción de las venas

terciarias variando inconsistentemente a lo largo de la lámina tendiendo a obtuso (145°); venas de curso sinuoso. Areolas pobremente desarrolladas.

Discusión

La inclusión de estos ejemplares dentro de la familia Annonaceae responde a la morfología general atribuida a esta familia como lo son una lámina elíptica a oblonga, porción basal redondeada, venación secundaria broquidodroma no muy prominente, y venación terciaria inconspicua (Rainer, 1995; Gentry, 1993). Entre los géneros que presentan este patrón foliar *Annona* L. parece afín a las improntas foliares, especialmente *Annona sericea*, *Annona glabra* y *Annona montana* (Lámina 2, fotografía B). Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004), quienes describen *Annona* sp. en una formación del Eoceno-Oligoceno al suroeste de Brasil, destacan el típico patrón pinnado broquidodromo y hojas de categoría mesofila en especies del género *Annona*.

Annona L. fue referido por Berry (1921, 1936) para el Mioceno en la localidad de Betijoque, estado Trujillo. El ejemplar atribuido a *Annona sphaerocarpoides* Berry muestra correspondencia con los caracteres foliares descritos para esta familia, algo no observado en el ejemplar identificado por dicho autor como *Annona guppyi* Berry, cuyo fracturamiento no permite hacer comparaciones con las muestras aquí estudiadas. Una diferencia específica entre esos ejemplares y los descritos en este trabajo lo conforma la base de la lámina, la cual es cuneada y estrictamente aguda según las observaciones realizadas sobre los ejemplares tipo. En el ejemplar MERC/Pal/198 se observaron rasgos de herbivoría (también mencionados por Berry [1921] para *Annona*).

Lorente (1986) en su trabajo sobre palinología del Terciario para Venezuela asocia el morfotaxa *Proxarpetites tertiaria* con *Crematosperma novogranatense* Fries, de la familia Annonaceae.

Las Annonaceae poseen una distribución pantropical, estando su mayor concentración en el paleotrópico. Para Venezuela se conocen 26 géneros y unas 150 especies (Ricardi, 1992). El género *Annona* cuenta con más de 12 especies neotropicales (Gentry, 1993). Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004), mencionaron la heterofilia en algunas especies actuales de *Annona*, la cual se manifiesta en una marcada diferenciación entre las hojas mesofilas y microfilas: las mesofilas son de formato elíptico estrecho a oblongo, con

patrón de venación pinnado, broquidodromo, mientras que las microfilas poseen una forma elíptico-obovada y un patrón de venación actinodromo. Algunas especies dentro de este género presentan tricomas sobre la lámina foliar, rasgo que no fue posible confirmar en el fósil.

Grupo Eudicots
Orden Caryophyllales
Aff. Familia Polygonaceae Juss (1789)
Aff. *Coccoloba* P. Browne ex L. Syst. Nat. ed. 10, 1007, 1367. 1759, nom. cons.

Morfoespecie 15. Lámina 4, fotografía D; Anexo 2, pag. 31.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 91.A (positivo), MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 91.B-A (negativo).

Descripción: Impresión y contraimpresión de una lámina orbicular, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 2,67 cm de largo x 2,86 cm de ancho; categoría microfila, área foliar 5 cm²; proporción 1:1. Ápice no preservado. Base redondeada? (126,89°). Patrón de venación pinnado; vena media recurvada manteniendo un espesor grueso y constante a lo largo de la hoja (2,99%). Venación secundaria braquidodroma simple; 3 pares de venas secundarias opuestas divergiendo en ángulos que varían entre 54,78° y 79,82°, más agudos en un lado de la lámina; espaciamiento entre las venas uniforme (0,3 cm); las venas no llegan al margen. Se observan dos venas secundarias que parten muy cerca de la base, sin alcanzar la misma longitud que las venas superiores. Venas intersecundarias presentes, fuertes. Venación terciaria en apariencia opuesto-percurrente.

Morfoespecie 30. Lámina 5, fotografía A; Anexo 2, pag. 32.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 88, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 131.

Descripción: Impresión foliar de una hoja obovada, simétrica. Margen entero. Longitud 19,89 cm x 13,49 cm de ancho; categoría macrofila (178,87 cm²); proporción 1,5:1. Ápice y base no preservados. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,79%), muy prominente; curso ligeramente arqueado. Venación secundaria broquidodroma débil; ángulo de inserción variable entre 60,24° y 82,82°; ángulo más agudo en uno de los hemilimbos; número de venas preservadas 22, distribuidas en 10 pares alternos, uniformemente espaciadas (~2 cm), más cercanas hacia la base de la lámina (~1,5

cm). Venación terciaria variable entre opuesto y alterno percurrente; venas de curso sinuoso; patrón reticulado de manera aleatoria; espaciamiento entre las venas más o menos distante (0,71 cm); relación angular con la vena primaria obtuso ($\sim 152,28^\circ$), ángulo variable uniformemente a lo largo de la lámina. Venación de cuarta categoría reticulada-poligonal; venas de curso aleatorio. Areolas de desarrollo perfecto, de arreglo aleatorio, tetra a pentagonales, de tamaño promedio grandes ($\varnothing$ 2-3 mm).

Discusión

Para el norte de Suramérica apenas se ha citado un registro fósil de la familia Polygonaceae, probablemente por el hecho de ser una familia cuyos géneros se concentran en las zonas templadas del hemisferio norte (Aymard & Howard, 2004; Ricardi, 1992). Berry (1935) describe la especie *Coccolobis preuvifera* en el Neógeno de Brasil, la cual también menciona para Norte América (Berry, 1937c), señalando como caracteres diagnósticos una lámina orbicular a elíptica, una vena primaria y secundarias prominentes, y textura coriácea.

En nuestro caso, la forma orbicular de la lámina en la Morfoespecie 15 permite que este fósil sea comparable en su estructura general con algunas especies del género *Coccoloba*. En particular, *Coccoloba uvifera* y *Coccoloba dugandiana* poseen láminas orbiculares muy similares a la observada en la impronta fósil aunque difieren en sus mayores dimensiones y en la venación secundaria la cual tiende a ser broquidodroma, a diferencia de la impronta (MERC/Pal/91.A) donde parece ser craspedodroma. Algunos géneros en la familia Chrysobalanaceae (*Chrysobalanus*, *Licania*) y Clusiaceae (*Clusia* sp.) también muestran una orbicularidad de sus hojas bien marcada y similar a la muestra fósil en dimensiones y forma, sin embargo el patrón de venación secundaria, distanciamiento y disposición de las venas difiere considerablemente de éste. Formas similares a la observada en estas improntas fueron descritas por Wijninga (1996) en sedimentos del Neógeno de la planicie de Bogotá (T259, pag. 211 y 355) donde el autor solo reconoce la afinidad taxonómica con Dicotyledonae.

Por su parte, el ejemplar MERC/Pal/88, el cual constituye la impronta de mayor tamaño dentro de la colección de fósiles, fue asociado al mismo género *Coccoloba* el cual tiene representantes, específicamente reportados para la flora de la Guayana, cuya configuración

foliar permite establecer cierta correspondencia morfológica. Características relativas a dimensiones, forma, textura (coriácea principalmente) y patrón de venación de la impronta foliar parecen afines a las especies modernas *Coccoloba ascendens*, *C. spruceana*, *C. gymnorrhachis*. Lamentablemente la pérdida de información por la ausencia del ápice y la base en el fósil no permite hacer una aseveración concreta acerca de la relación morfológica entre ambas hojas, moderna y fósil. Este ejemplar muestra una impresión cauliforme sobrepuesta a la impresión de la lámina foliar.

La familia Polygonaceae esta conformada por unos 45 géneros y 1000 especies; 8 géneros y 60 especies presentes en Venezuela, 6 géneros y 45 especies presentes en la flora de la Guayana (Aymard & Howard, 1995). Unas 41 especies de *Coccoloba* están presentes en el país, introducidas o nativas. Pueden ocupar una gran variedad de ecosistemas: bosques de galerías, siempreverdes, bosques montanos, límites de sabanas y bosques semidecíduos desde unos pocos metros sobre el nivel del mar hasta unos 1000 metros (Aymard & Howard, op. cit).

www.bdigital.ula.ve
 Orden Malvinales
 Aff. Familia Clusiaceae Tardl (1836)
 Aff. Clusia L., Sp. Pl. 509. 1753.

Morfoespecie 1. Lámina 5, fotografía B, C; Anexo 2, fig. 15-17.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 43-B, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 69-B, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 97-D.

Descripción: Fragmentos de impresiones foliares. Lámina obovada, con tendencia a espatulada; asimétrica. Margen entero. Dimensiones 4,35 cm de longitud y 3,44 cm de ancho; categoría microfila; área 9,54 cm²; proporción 2:1. Ápice no preservado. Base asimétrica, con un ángulo máximo de 83,73° y mínimo de 63,40°. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso a masivo (2,78-5,41%), más ancha en la base y adelgazándose hacia la zona distal; curso recto a ligeramente curvo. Venación secundaria craspedodroma simple aunque inconspicua; venas opuestas divergiendo en ángulos que varían entre 35,81° y 79,89°, ángulos más agudos hacia la base. Venación terciaria y órdenes superiores no preservados.

Discusión

Algunas especies de familias pertenecientes a los órdenes Theales (Clusiaceae, Ochnaceae, Theaceae), Geraniales (Linaceae) y Ebenales (Sapotaceae, género *Micropholis*) presentan características morfológicas foliares muy similares en cuanto al aspecto de la venación secundaria. Esta es regularmente inconspicua, llegando a ser hifodroma en muchos casos, con el desarrollo de una vena media prominente y un pecíolo grueso prolongándose hacia la lámina, tal y como se evidencia en la Morfoespecie 1. Un margen crenado o serrado en la mayoría de los géneros de la familia Linaceae y Theaceae y una base marcadamente asimétrica en esta última (Gentry, 1993) condujo a descartar una posible relación taxonómica con las improntas fósiles.

Muchas de las especies en Clusiaceae presentan una venación secundaria caracterizada por un número elevado de venas secundarias que corren muy cercanas y paralelas entre sí, perpendiculares a la vena media, aunque específicamente en el género *Clusia* la venación secundaria tiende a ser poco notoria (Ulloa & Jørgensen, 1993). De esta manera los ejemplares agrupados en la Morfoespecie 1 presentan gran analogía con *Clusia criuva* Cambes, especie común en la vegetación tipo “restinga” en Brasil (Couto & Cordeiro, 2005), cuya hoja presenta la típica forma de espátula. No obstante, los especímenes MERC/Pal/43-B, y MERC/Pal/97-D muestran lo que podría considerarse la base de unos nervios secundarios con una muy mala preservación, tornándose muy difícil apreciar la identificación de estas venas con respecto a la vena central.

Berry (1925a) asocia impresiones foliares a *Clusia vera* Hollick provenientes de una localidad en la isla Trinidad (Mioceno?), siendo dichas impresiones de mayores dimensiones (longitud: 10-20 cm, ancho: 8-13 cm) que las descritas para la Formación Palmar y con una alta densidad de venas secundarias prominentes. Lorente (1986) reseña la especie polen *Pachydermites diderixi* en los sedimentos de la Formación Palmar, y la asocia taxonómicamente con *Symphonia globulifera* de la familia Clusiaceae.

Cabe destacar que esta morfoespecie se encuentra preservada en diferentes litologías, tanto de grano fino como de grano grueso, preservando la cutícula específicamente en las lutitas. La familia Clusiaceae tiene una amplia distribución en el trópico y en las zonas templadas. En Venezuela están presentes unos 23 géneros y 140 especies, siendo *Clusia* el género mayor representado.

Orden Fabales

Morfoespecie 38. Lámina 7, fotografía C; Anexo 2. pag. 35.

Material examinado: MERC/Pal/Gonzalez 210, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 163-B, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 30-D.

Descripción: Impresiones de folíolos oblongo-obovados, asimétricos. Margen entero, sésiles. Longitud 1,13 -0,91 cm x 0,53 cm de ancho; categoría nanofila (0,35 cm²); proporción 2:1. Ápice redondeado, ligeramente mucronado, formando un ángulo de ~80°. Base simétrica, redondeada (~80°). Patrón de venación primaria pinnado; vena media de calibre grueso a masivo (2,59-5,19%); curso recto. Venación de rangos superiores no preservados.

Morfoespecie 39. Lámina 7, fotografía A y B; Anexo 2. pag. 34.

Material examinado: MERC/Pal/Gonzalez & Laya 214, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 130.

Descripción: Impresiones y compresiones carbonosas de un folíolo obovado, asimétrico. Margen entero. Dimensiones variables entre 2,02-4,11 cm de largo x 1,32-1,77 cm de ancho; categoría microfila, área 2,3-4,84 cm², proporción de la lámina 2:1. Base aguda, asimétrica, formando un ángulo de 66,25°. Ápice agudo (69°), mucronado. Venación primaria pinnada, vena media de calibre moderado (1,5%); ligeramente engrosada hacia la base, curso curvo. Patrón de venación secundaria craspedodroma simple; ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre 35,91° y 76,21°, más agudo en uno de los hemilimbos; curso curvo; venas ligeramente cóncavas hacia el ápice. Venación terciaria y órdenes superiores no preservados.

Aff. Familia Fabaceae Lindl. (1836)

Aff. *Machaerium* Pers., Syn. Pl. 2: 276. 1807, nom. cons.

Morfoespecie 13. Lámina 7, fotografía D; Anexo 2. pag. 36-38.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 30-C, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 126, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 102.

Descripción: Compresiones e impresiones de láminas ovadas, simétricas. Margen entero. Longitud entre 5,09 a 11,11 cm x 1,51 a 3,18 cm de ancho; categoría microfila hasta

notofila; área foliar entre 5,86-23,55 cm²; proporción 2,5-4:1. Ápice acuminado, ángulo 40°. Base de aguda a redondeada con ángulo variable de 40,41° hasta 74,5°. Patrón de venación pinnado, vena media de calibre moderado (1,60%); curso recto. Venación secundaria craspedodroma simple; ángulo de divergencia variable entre 38,01° a 68,85°; venas espaciadas uniformemente. Venas intersecundarias presentes. Venación terciaria poligonal-reticulada; curso de las venas sinuoso; cercanas (1-2 mm); ángulo de inserción en promedio de 132,7° variando inconsistentemente a lo largo de la lámina.

Discusión

La preservación aislada de los folíolos descritos en las morfoespecies 38 y 39 no permite precisar con exactitud la especie actual correlativa debido a que los detalles morfológicos y de venación son insuficientes para establecer relación alguna. Adicionalmente, estas morfoespecies presentan similitudes con muchas de las especies del orden Fabales. Especialmente, la asimetría observada en los ejemplares incluidos en la Morfoespecie 38 permite interpretar estos especímenes como folíolos de una hoja compuesta. Gentry (1991) destaca como uno de los caracteres vegetativos más importantes para reconocer un elemento correspondiente al grupo de la leguminosas, la ocurrencia de un peciolulo completamente cilíndrico y pulvinado, rasgo no preservado en los fósiles estudiados.

Estas morfoespecies se encuentran preservadas tanto en las areniscas de grano fino como en las lutitas, preservando restos de cutículas en estas últimas.

Con respecto a la Morfoespecie 13, asociada al género *Machaerium*, esta se encontró afín morfológicamente a la especie *Macherium cultratum* Pittier (Lámina 7, fotografía e). Cinco especies de *Machaerium* aparecen en el bosque submontano que se desarrolla en la actualidad en el área de estudio: *Machaerium aculeatum*, *Machaerium cultratum*, *Machaerium rectipes*, *Machaerium robiniaefolium* y *Machaerium towarensense*.

Lorente (1986) reporta en la Formación Palmar la ocurrencia de polen afín a las especies actuales *Caesalpinia bonduc*, *Caesalpinia coriaria*, *Crudia sp.*, *Anthonota sp.* y *Acacia sp.* de las familias Caesalpinaceae, Fabaceae, y Mimosaceae (*Striatricolpites catatumbus*, *Margocolporites vanwijhei*).

Igualmente, algunas impresiones foliares e impresiones de semillas descritas por Berry para el norte de Suramérica (Venezuela: Berry, 1920; 1921; 1936b; Brasil: Berry, 1935; Trinidad: Berry, 1925a) las incluye en las familias de las leguminosas: Venezuela: *Cassia longifolia*, *Cassia zuliana*, *Cassia* sp., *Leguminosites entadaformis*, *Leguminosites venezuelensis*, *Leguminous pod*, *Sophora manara*, *Sophora salvadorana*, *Entada boweni* e *Inga* sp.; Brasil: *Caesalpinia echinatifomis*, *Cassia adumbrata*, *Cassia fonsecana*, *Cassia otustafolia*, *Mimosa calodendrum*, *Shizolobium excelsum*, *Triptolrmaea tertiaria*; Trinidad: *Pithecolobium tenuifolium*, *Inga kugleri*, *Cassia longifolia*, *Cassia leptocarpoides*, *Cassia kugleri*, *Cassia zuliana*, *Cassia sipariensis*, *Canavalia miocenica*, *Leguminosites silvensis*, *Leguminosites canavaliformis* y *Leguminosites trinitensis*.

Existen registros fósiles, principalmente de polen, que señalan el primer registro del orden Fabales para el Cretácico tardío (Ricardi, 1992). Polhil *et al.* (1981) consideran que las leguminosas estuvieron bien establecidas para el Eoceno a través del registro de algunos órganos dispersos como hojas, caules y semillas. El grupo de las Leguminosae, dividido en tres subfamilias, comprende uno 650 géneros y unas 18000 especies (Polhil *et al.* op.cit), siendo uno de los grupos más grandes de angiospermas, con una distribución cosmopolita. Para la flora de Venezuela se han mencionado unos 160 géneros y cerca de 800 especie.

Orden Malvales

Morfoespecie 34. Lámina 6, fotografía D; Anexo 2, pag.41.
Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 52.1-A.

Descripción: Compresión foliar de una lámina oblonga; simétrica. Margen entero. Pecíolo marginal, normal de 0,52 cm de largo x 0,2 cm de ancho. Dimensiones de la lámina 5,98 cm de longitud x 2,59 cm de ancho; categoría microfila (18 cm²); proporción 2:1. Ápice no preservado. Base simétrica, redondeada (83,08°). Patrón de venación actinodromo basal perfecto; 3 venas basales; ángulo de las venas primarias laterales con respecto a la vena central 34°; vena media de espesor moderado (1,81%); curso recto, las venas laterales curvándose ligeramente hacia la zona apical. Venación secundaria en apariencia broquidodroma; primer par de venas secundarias originándose a 2,5 cm de la base; preservados 3 pares de venas alternas divergiendo en ángulos variables entre 46° y 56°, ángulos más agudos hacia la base, espaciamiento entre las venas incrementando igualmente

hacia la base de la lámina. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; curso de las venas sinuoso; ángulo de inserción perpendicular a la vena primaria ($88,5^\circ$), venas cercanas (0,25 cm); formación de retículos rectangulares a partir de las venas terciarias. Venación de cuarto orden alterno-percurrente; curso de las venas recto, ortogonal a las venas terciarias. Presencia de venas agróficas simples; curso en sentido convexo a la base.

Morfoespecie 35. Lámina 6, fotografías A y B; Anexo 2, pag.39-40.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 137.1 (positivo), MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 137.2 (negativo), MERC/Pal/Ricardi & Adamo 55-C.

Descripción: Compresiones carbonosas de láminas oblongas; simétricas. Margen entero. Pecíolo marginal, inflado? de 0,54 cm de largo x 0,31 cm de ancho. Dimensiones de la lámina variable entre 8,1-10,81 cm de longitud x 3,61-3,91 cm de ancho; categoría notofila ($20-28 \text{ cm}^2$); proporción 2,5:1. Ápice no preservado. Base cordada formando un ángulo agudo $83,64^\circ$. Patrón de venación actinodromo basal perfecto; 3 venas basales; vena media con un espesor moderado (1,6%); curso recto; transición del pecíolo a la vena primaria más o menos de forma rombédrica. Ángulo de las venas primarias laterales con respecto a la vena central de 34° , tornándose subparalela al margen a partir del tercio basal. Venación secundaria craspedodroma simple; primer par de venas secundarias emergiendo a 3.6 cm de la base, venas alternas, 2 a 3 pares preservados divergiendo en ángulos variables entre 30° y 74° , ángulos más agudos hacia la base. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; venas notorias, curso recurvado; ángulo de inserción perpendicular a la vena primaria (75° y $88,5^\circ$), variabilidad en el ángulo uniforme; venas guardando una distancia promedio de 0,25 cm (cercanas). A partir de las venas terciarias se forman retículos rectangulares que corren paralelos a lo largo de la lámina. Venación de cuarto orden alterno-percurrente; curso de las venas recto, ortogonal a las venas terciarias, formando un retículo menor pentagonal o cuadrangular. Venas agróficas simples presentes.

Morfoespecie 36. Lámina 6, fotografía C; Anexo 2, fig. 42.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 2.3-A.

Descripción: Impresión foliar de una lámina en apariencia obovada, asimétrica. Margen entero. Pecíolo marginal, inflado de 1,2 cm de largo x 0,32 cm de ancho. Dimensiones de la porción preservada 6,07 cm de longitud x 6,68 cm de ancho; categoría notofila (27 cm^2).

Ápice no preservado. Base levemente cordada, simétrica, formando un ángulo de $97,38^\circ$. Patrón de venación actinodromo basal perfecto; 3 venas basales; vena media de calibre moderado (1,57%); curso curvo; ángulo de las venas primarias laterales con respecto a la vena central de 32° . Venación secundaria no observable. Primer par de venas secundarias partiendo a 5 cm de la base. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; curso de las venas cóncavo entre la vena media y las venas primarias laterales; convexo entre las primarias laterales y el margen; ángulo de inserción perpendicular a la vena primaria ($88,53^\circ$), variabilidad en el ángulo uniforme; espaciamiento de las venas 0,25 cm (cercanas); retículos rectangulares, grandes. Venación de cuarto orden alterno-percurrente; curso de las venas recto, ortogonal a las venas terciarias. Venas agróficas simples presentes.

Morfoespecie 37. Lámina 6, fotografías E y F; Anexo 2, fig. 43-45.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 87.2-A, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Wijninga 237-A, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 30-B, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 163, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 67, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 62.1, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 62.2, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 79.A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 79.B, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 81, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 83.A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 83.B, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 112, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 120.A, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Wijninga 225.A.

Descripción: Compresiones e impresiones foliares de láminas oblongo-obovadas; asimétricas. Margen entero. Dimensiones de la lámina entre 9 a 13 cm de longitud x 6,4 a 8,3 cm de ancho; categoría notofila-mesofila ($40-70 \text{ cm}^2$); proporción 1,5:1. Ápice no preservado. Base simétrica, cordada, ángulo 85° en promedio. Patrón de venación actinodromo basal perfecto; 3 venas basales; vena media con un calibre débil a moderado (0,8-1,6%); curso curvo; el ángulo de las venas primarias laterales con respecto a la vena central varía entre $35-40^\circ$. Venación secundaria craspedodroma simple; primer par de venas secundarias partiendo de 2,5 a 3 cm de la base; se observan de 4-6 pares de venas secundarias alternas u opuestas aleatoriamente, divergiendo de la vena media en ángulos variables entre 43° y 78° ; espaciamiento entre las venas disminuyendo hacia el ápice. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; venas conspicuas de curso sinuoso; ángulo de inserción a la vena primaria de 70° , ángulo variando uniformemente a lo largo de lámina; espaciamiento entre las venas $\sim 0,4$ cm (cercanas). Las venas terciarias forman

retículos rectangulares que corren paralelos a lo largo de la lámina. Venación de cuarto orden alterno-percurrente; curso de las venas recto formando un retículo menor tetra o pentagonal. Venas agróficas simples presentes; curso en sentido convexo a la base.

Discusión

De acuerdo a Hickey & Wolfe (1974) más de 10 órdenes de plantas podrían mostrar entre sus especies un patrón de venación actinodromo: Apiales, Cornales, Celastrales, Fagales, Gentianales, Geraniales, Haloragales, Hammamelidales, Malvales, Piperales, Polygonales, Ranunculales, Rhamnales, Rosales, Sapindales, Scrophulariales, Solanales, Urticales y Violales. Ricardi (1992) nombra, además de algunos de los órdenes anteriores, otros órdenes adicionales que dentro de las familias de dicotiledóneas de Venezuela podrían mostrar el patrón actinodromo: Laurales (familia Hernandiaceae), Euphorbiales, Santalales, Dipsacales y Aristolochiales.

Debido a esta gran complejidad y con base en la revisión de los listados florísticos que sirvieron de plataforma para el establecimiento de las familias potenciales presentes en la tafiora, solo se revisó en el herbario MEB aquellas familias pertenecientes al orden Malvales: Elaeocarpaceae, Tiliaceae, Sterculiaceae, Bombacaceae y Malvaceae, y la familia Hernandiaceae. Con este esbozo y con la ayuda de bibliografía específica se puede deducir que ciertos caracteres específicos en las diferentes familias permiten acercarse a una entidad taxonómica a través de la fisionomía foliar.

Por ejemplo, con respecto al hábito de la planta y forma de la lámina, estas cinco familias presentan diferencias bien notorias. Malvaceae tiene mayores representantes herbáceos, con láminas lobadas, hojas amplias ovadas y márgenes serrados. Elaeocarpaceae, tiene representantes arbóreos o arbustivos, hojas con márgenes enteros o dentados, y el patrón de venación en muchos de sus géneros es pinnado. En Tiliaceae las láminas tienden a ser más elípticas. Las hojas en Bombacaceae son mayormente palmaticompuestas y el hábito tiende a ser casi exclusivamente arborescente. En Sterculiaceae los géneros arbóreos presentan márgenes enteros y los arbustivos serrados. Caso contrario en Tiliaceae donde las especies arbóreas presentan hojas serradas y las arbustivas un margen lobado o entero (Gentry, 1993; Ricardi, 1992).

El pecíolo inflado o el ápice del pecíolo pulvinular es un carácter diagnóstico en el orden Malvales siendo conspicuo en unos géneros y estando ausente en otros (Gentry, 1993). Particularmente Elaeocarpaceae no presenta pulvinulo y Tiliaceae tiene un engrozamiento pulvinular del pecíolo más pronunciado que en Sterculiaceae. En Malvaceae el pulvinulo es poco desarrollado.

Pese a encontrarse una diferenciación superficial útil para la separación entre estas familias, una aseveración acerca de la inclusión de las morfoespecies descritas en algunas de las familias, es hasta este punto, sumamente difícil. No obstante, al analizar en conjunto las características observadas en los macrofósiles asociados a este orden, las familias Malvaceae, Elaeocarpaceae, Tiliaceae y Bombacaceae, parecen no corresponder con los morfotaxa descritos, principalmente por las diferencias en el tipo de margen y forma de la lámina. De esta manera, Sterculiaceae parecería acercarse apropiadamente a las características foliares descritas, aunque siendo imposible una determinación genérica.

Las morfoespecies incluidas en este orden presentan caracteres comunes en cuanto al tipo de venación primaria y secundaria. Se diferencian principalmente por la forma de la base, el ángulo y el espaciamiento de las venas terciarias y altura de la divergencia del primer par de venas secundarias. Cuando el pecíolo está preservado, la presencia de lo que podría considerarse un pecíolo engrosado pudo reconocerse en el ejemplar MERC/Pal/137.1 (Lámina 6, fotografía B). Particularmente este espécimen muestra características similares con el actual género *Apeiba* (Tiliaceae), aunque de tratarse de un pecíolo corto podría guardar relación con *Theobroma* (Sterculiaceae), representando un pecíolo pulvinular (Gentry, 1993).

Formas similares a la Morfoespecie 37 han sido descritas para el Mioceno de Colombia y Venezuela (Berry, 1936a, 1936b), asignadas a la familia Hernandiaceae, bajo la especie *Hernandia tongi* Berry. Sin embargo dicho autor describe en sus ejemplares que el origen de las venas primarias laterales está por encima de la base de la lámina, formando un patrón actinodromo suprabasal, a diferencia de lo observado en los ejemplares de la Formación Palmar cuyas venas laterales se originan en la base de la lámina (rasgo preservado solo en algunos ejemplares). Berry a su vez hace mención sobre la semejanza morfológica con la familia Sterculiaceae.

Igualmente, Berry (1939c) describe *Theobroma tertiaria* como nueva especie de la familia Sterculiaceae en una sección pliocénica en el oriente de Venezuela (estado Anzoátegui), y menciona que ejemplares asociados a esta forma parecen ser los más abundantes dentro de su colección. Cabe mencionar que el mayor número de hojas fósiles dentro de la colección de la Formación Palmar pertenecen al orden Malvales, representando aproximadamente un 15% del total. También Berry describe otros especímenes que asigna a la familia Sterculiaceae: *Sterculia patagonica* en el Mioceno de Argentina (Berry, 1925b), *Guazuma tertiaria* del Neógeno (sin diferenciar) de Perú (Berry, 1925c), y *Buettneria* sp. del Mioceno en Colombia (Berry, 1936a).

Con respecto al componente palinológico de la Formación Palmar, Lorente (1986) asocia varios de los granos descritos a las familias Malvaceae, Bombacaceae, Tiliaceae y Sterculiaceae (*Bombacacidites baculatus*, *B. baumfalki*, *B. bellus*, *B. ciriloensis*, *Bzuatensis*, *Echiperiporites estelae*, *E. maristellae*, *Janduforia scamrogiformis*, *Retistephanoporites crassiannulatus*, *Retitricolporites guianensis*), y señala que dicha asociación, conjuntamente con otros palinomorfos, representa ambientes aluviales a llanuras costeras.

El orden Malvales incluye familias de distribución pantropical y subtropical, estando muy bien representada en los trópicos (Ricardi, 1992).

Orden Sapindales
Aff. Familia Anacardiaceae R. Br. (1818)
Aff. *Spondias* L., Sp. Pl. 371. 1753.

Morfoespecie 21. Lámina 8, fotografía B y C; Anexo 2, pag.7-9.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 71-A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 97-A, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 90-A.

Descripción: Impresiones foliares de láminas elípticas, asimétricas. Margen entero. Dimensiones de la porción preservada 11 cm de largo x 5 cm de ancho; categoría notofila (25-30 cm²); proporción ~3,5:1. Ápice acuminado, ángulo promedio de 47,22°, arqueado hacia uno de los hemilimbos. Base simétrica hasta asimétrica, aguda (52,62°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre débil (1,19%), curso marcadamente arqueado hacia el ápice. Venación secundaria broquidodroma; las venas secundarias divergiendo en ángulos que varían desde 41,46° hasta 89,98°, más agudos hacia la zona apical de la

lámina; venas curvándose antes de llegar al margen; alternas, espaciadas uniformemente (~1 cm). Venas intersecundarias fuertes. Venación terciaria poligonal reticulada; ángulo con respecto a la vena primaria inconsistente a lo largo de la lámina; curso sinuoso. Venación de cuarto orden poligonal reticulada; polígonos de forma y tamaño similar ($\varnothing$ 1 mm); areolas bien desarrolladas, pentagonales. Venillas libres, ramificadas.

Discusión

El patrón de venación en los ejemplares MERC/Pal/97-A y MERC/Pal/90-A es semejante a los encontrados en algunas especies de los géneros *Spondias* y *Tapirira* de la familia Anacardiaceae. Dicha comparación pudo establecerse especialmente a partir de la excelente preservación de la venación superior y detalle de las areolas, siendo el orden de venación más alto el sexto. Algunos de los rasgos morfológicos descritos para esta morfoespecie muestran correspondencia con los descritos por Martínez-Millán & Cevallos-Ferris (2005) para algunas especies de *Spondias* y en forma general para el género *Tapirira*. La mayor diferencia se relaciona con la proporción largo/ancho la cual en los fósiles supera 3:1 y la descrita en nuestros ejemplares para estos géneros varía entre 2:1 y 2.91:1. Según Martínez-Millán & Cevallos-Ferris (op. cit.) el tipo de hoja en *Spondias* y *Tapirira* es compuesta, por lo cual estaríamos observando la impresión de foliolos y no de una hoja simple. Particularmente, dichos autores señalan que en *Spondias* algunas especies pueden mostrar un borde dentado, rasgo no observado en los fósiles bajo estudio. El tipo de venación intramarginal señalado para algunas especies de *Spondias*, referido a la presencia de una vena marginal colectante, tampoco fue observado, más si el desarrollo de arcos prominentes como en *Spondias purpurea* y *Tapirira*. Un marcado ápice convexo se observa en *S. purpurea*, *S. mombin* y *Tapirira guianensis*.

Con respecto a la familia Anacardiaceae, Berry (1936b) describe para Venezuela las especies *Tapirira lanceolata* y *Tapirira trinitana*. Los ejemplares utilizados en dichas descripciones fueron observados directamente en el NMNH, evidenciándose que estos fueron fosilizados en una litología de matriz muy gruesa por lo cual probablemente no preservaron un detallado patrón de nervaduras, como el observado en los especímenes de la Formación Palmar. En nuestros ejemplares la preservación de rasgos foliares no varía con

la litología, observando la misma calidad de detalle en la muestra MERC/Pal/90-A, preservada en una lutita y MERC/Pal/97-A observada en una arenisca de grano fino.

Adicionalmente, Berry (1936a) describe *Tapirira lanceolata* para Colombia, *Anacardium peruvianum* para Ecuador (Berry, 1929) y *Metopium prenuntium* para Cuba (Berry, 1939a). Dicho autor hace mención de la ocurrencia del género *Tapirira* en el Mioceno y Plioceno de Colombia, Ecuador, Perú, Trinidad y Venezuela.

Lorente (1986) asocia la especie *Striatricolporites tenuissimus* a la familia Anacardiaceae, pero hace la acotación que este tipo de polen también podría estar presente en las familias Caesalpiniaceae y Campanulaceae.

La familia Anacardiaceae está integrada por unos 80 géneros y 600 especies distribuidas en las regiones tropicales y subtropicales de los hemisferios norte y sur. Para la flora de Venezuela se conocen 11 géneros y 35 especies (Ricardi, 1992).

Orden Ericales

Aff. Familia Sapotaceae Juss (1789)

Aff. *Pouteria* Aubl. Pl. Guiane 85, pl. 33 (excl. fruct.) 1775.

Morfoespecie 51. Lámina 5, fotografía D, Anexo 2, pag. 53.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 24.

Descripción: Contraimpresión de una hoja ovobada, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 12,66 cm de largo x 6,74 cm de ancho; categoría mesofila (56,88 cm²); proporción 2:1. Base decurrente, ángulo agudo (57,6°). Ápice no preservado. Patrón de venación de pinnado; vena media gruesa (2,37%), curso recto. Venación secundaria broquidodroma débil (?); venas secundarias parecen arquearse levemente antes de llegar al margen; ángulo de inserción variable entre 52,51° y 88,52°, menor en uno de los hemilimbos; curso de las venas recto, ligeramente cóncavas hacia la zona apical; preservados de 9-10 pares de venas secundarias alternas, espaciadas uniformemente hacia la zona media y distal de la lámina (~1,3 cm), mas cercanas hacia la base (0,7 cm). Venación terciaria y rangos superiores no preservados.

Discusión

Dentro del universo de familias potenciales delimitadas para la taoflora y la posible analogía morfológica foliar con alguno de estos elementos, esta impronta se consideró asociada a la familia Sapotaceae, específicamente a los géneros *Pouteria* y *Chrysophyllum*. Ambos géneros se consideran los más numerosos dentro de dicha familia (Gentry, 1993). Para Venezuela se conocen 23 géneros y unas 80 especies (Ricardi, 1992).

Aunque se carece de uno de los principales rasgos en estos géneros, el cual consiste en la presencia de unas venas terciarias conspicuas, cercanas y paralelas a la vena media (Gentry, 1993), rasgos como la base decurrente y la relación angular de las venas secundarias con la vena media permitió comparar este ejemplar con *Pouteria*. Este ejemplar en principio se consideró morfológicamente análogo a *Anacardium excelsum* (Anacardiaceae) sin embargo una base con ángulo más amplio (81,5°) descrita para dicha especie (Martínez-Millán & Cevallos-Ferris, 2005) así como unas venas secundarias que guardan un ángulo más perpendicular con la vena media, llevó a descartar dicha asociación.

Lobry (1983) menciona la presencia de polen análogo por *Chrysophyllum argenteum* (*Psilatricolporites maculosus*) para los sedimentos de la Formación Palmar, por lo cual no se descarta la presencia la familia Sapotaceae en el registro microfósil. Igualmente Berry (1936b) describe como elementos pertenecientes a la familia Sapotaceae las especies *Chrysophyllum preoliviforme* Berry, *Chrysobalanus venezuelensis* Berry y *Achras calcicolafolia* Berry, para el Mioceno y Eoceno en el occidente de Venezuela, aunque ninguno de estos ejemplares son análogos morfológicamente con el ejemplar aquí estudiado. También Berry describe algunos especímenes como pertenecientes a la familia Sapotaceae en el Eoceno de Brasil (*Labatia fonsecana*; Berry, 1935); y en el Terciario de Trinidad (*Bumelia trinitense*, *Sideroxylum mastichodendroides*, *Mimusops miocenica*, *Mimusosp anomala*; Berry, 1925a).

Orden Aquifoliales
Aff. Familia Aquifoliaceae Bercht. & J. Presl (1825)
Aff. *Ilex* L., Sp. Pl. 125. 1753.

Morfoespecie 12. Lámina 8, fotografía A; Anexo 2, pag.14.
Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 58-C.

Descripción: Impresión de una hoja obovada, simétrica. Margen entero. Pecíolo marginal; longitud de 0,34 cm x 0,1 cm de ancho. Longitud 2,68 cm x 1,42 cm de ancho; categoría microfila (2,53 cm²); proporción 2:1. Ápice emarginado (?). Base aguda decurrente, asimétrica, ángulo agudo (66,7°). Patrón de venación pinnado, vena media gruesa (2,11%), con curso recurvado. Venación secundaria craspedodroma simple; venas secundarias divergiendo en ángulos que varían entre 41,78° y 62,97°. Se observan cinco pares de venas alternas con un espaciamiento uniforme. Venación terciaria imperceptible.

Discusión

Las dimensiones, forma de la lámina, pecíolo y forma del ápice permitieron asociar esta morfoespecie con el género *Ilex*, en particular con la especie *Ilex guianensis*. Esta morfoespecie está apenas representada por un solo ejemplar, lo cual impide analizar posibles variaciones morfológicas y una mejor confrontación con especímenes actuales.

Ilex es un género cosmopolita, conformado por aproximadamente 400 especies, de mayor ocurrencia en Suramérica, 72 en Venezuela, apareciendo 69 de estas en la Guayana venezolana (Seymour & Berry, 1995). Normalmente aparece en bosques montanos, aunque también en bosques riparios, en un gradiente altitudinal que va desde los 100-200 m.s.n.m. hasta los 1000-1200 m.s.n.m.

Según Lorente (1986) los tipos polínicos descritos como *Ilexpollenites iliacus* y *Ilexpollenites margaritatus* en la Formación Palmar, están presentes en algunas especies actuales de *Ilex*.

El género fue mencionado por Berry (1939) para el Mioceno de la isla de Cuba, probablemente representado por improntas foliares, más no se cuenta con ilustraciones o fotografías para su comparación. También *Ilex* es reportado para el Mioceno de Colombia (Wijninga, 1996)

INCERTAE SEDIS

Los ejemplares en esta sección presentan, cuando preservado, un patrón de venación típico de angiospermas dicotiledóneas. Sin embargo factores como fractura mecánica y la posterior pérdida de información relativa a dimensiones de la lámina, forma del ápice y/o

base y demás detalles morfológicos, como la carencia de detalles en el patrón de venación superiores al primer orden, no permitieron una categorización taxonómica. Algunos ejemplares (MER/Pal/90-B, MER/Pal/41, MER/Pal/2.3, MER/Pal/43-A, MER/Pal/123, MER/Pal/162) preservaron un excelente detalle de sus nervaduras, no obstante la posible afinidad con una infinita variedad de especies, igualmente impidió su inclusión dentro de alguna familia actual.

Adicionalmente, se incluyen como ejemplares indeterminados las impresiones de lo que podría corresponder con dos endocarpos leñosos y el fruto de una leguminosa.

Morfoespecie 2. Anexo 2, pag. 47.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 139-C.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja en apariencia elíptica; asimétrica. Margen entero. Longitud máxima preservada 3,52 cm x 3,05 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 7,15 cm²; proporción estimada 2:1. Ápice no preservado. Base asimétrica, redondeada, formando un ángulo de 100°. Patrón de venación pinnado; espesor de la vena media grueso (2,98%); curso recto. La porción basal de la vena media muestra un engrosamiento pronunciado. Venación secundaria craspedodroma simple; venas secundarias partiendo en ángulo agudo variando entre 66,56° y 72,06°; alternas; espaciamiento uniforme. Venación de órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 3. Lámina 9, fotografía A; Anexo 2, pag. 48.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 87.2-E.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja obovada, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 4,85 cm x 3,36 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 10,86 cm²; proporción estimada 2:1. Ápice no preservado. Base asimétrica, aguda, formando un ángulo de 88,73°. Patrón de venación pinnado; espesor de la vena media grueso (3,2%); curso recto. Venación secundaria broquidodroma; venas secundarias divergiendo en ángulos variantes entre 43,46° y 80,15°; disposición alternas; espaciamiento irregular. Venas intersecundarias presentes, fuertes y rectas. Venación de órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 4. Anexo 2, pag. 49.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 164.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja en apariencia elíptica; simétrica. Margen entero. Longitud máxima preservada 4,64 cm x 3,98 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 12,31 cm²; proporción estimada 2:1. Ápice ausente por fracturamiento de la roca. Base redondeada, ángulo agudo (86,42°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso (2,86%), engrosada hacia la base; curso recto. Venación secundaria broquidodroma débil; las venas secundarias muestran asimetría en los ángulos de origen variando desde 51,18° hasta 75,74°, más agudo hacia un lado de la lámina; venas alternas con espaciamiento uniforme; las venas se curvan gradualmente hacia el margen manteniendo una distancia de 2-3 mm de este. Venas intersecundarias visibles. Venación terciaria alterno-percurrente formando un ángulo agudo con la vena primaria (50°); ángulo uniforme a lo largo de la lámina; curso recto.

Morfoespecie 5. Lámina 9, fotografía B; Anexo 2. pag. 50.

Material examinado: MERC/Pal/Picardi & Adamo 12.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja ovada, equilateral. Margen entero. Pecíolo marginal, inflado y corto, de 0,21 cm de largo x 0,18 cm de ancho. Dimensiones 7,5 cm de longitud x 2,4 cm de ancho; categoría microfila; área 12,02 cm²; proporción 3:1. Ápice acuminado, ángulo agudo (45,78°). Base redondeada, simétrica, formando un ángulo de 69,12°. El tercio basal de la lámina es ampliamente subredondeado. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre grueso (2,4%), curso recto. Venación secundaria inconspicua (hifodroma?).

Morfoespecie 7. Anexo 2, pag. 51.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 52.1-C.

Descripción: Impresión de una hoja ovada, simétrica. Margen entero. Dimensiones 6,2 cm de longitud x 3,74 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 15,45 cm²; proporción estimada 1,5:1. Ápice ligeramente acuminado; ángulo agudo (63,81°). Base no preservada por fracturamiento. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,33%); curso de la vena recto. Venación secundaria eucamptodroma; las venas secundarias

divergen en ángulos entre $47,79^\circ$ y $64,36^\circ$, para luego curvarse hacia el margen hasta desvanecerse; venas alternas, con espaciamiento variable a lo largo de la lámina (0,9 y 1,5 cm). Venas intersecundarias débiles. Venación terciaria opuesto-percurrente; curso recto; ángulo con respecto a la vena primaria obtuso (117°).

Morfoespecie 8. Lámina 9, fotografía C; Anexo 2, pag. 52.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 90-B.

Descripción: Compresión de una lámina oblonga, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 7,8 cm de largo x 4,39 cm de ancho; categoría notofila, área foliar $22,82 \text{ cm}^2$; proporción 2:1. Ápice no preservado por fracturamiento. Base en apariencia truncada, obtusa, fragmentada en uno de los hemilimbos. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,57%), curso recto. Venación secundaria broquidodroma; el ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre $63,6^\circ$ y $83,81^\circ$, más agudo hacia uno de los hemilimbos; venas de curso recto, uniformemente alternas ($\sim 0,8 \text{ cm}$). Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; relación angular con la vena primaria obtusa ($126,08^\circ$); venas cercanas ($>5 \text{ mm}$), de curso sinuoso.

Morfoespecie 9. Anexo 2, pag. 53.

Material examinado: MERC/Pal/González 211-A.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja ovobada, simétrica. Margen entero. Dimensiones 6,06 cm de largo x 3,51 cm de ancho; categoría microfila; área foliar $14,18 \text{ cm}^2$; proporción de la lámina 2:1. Ápice redondeado, formando un ángulo obtuso. Base no preservada, aparentemente aguda. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre débil (1,16 %); curso recto. Patrón de venación secundaria imperceptible. Ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre $64,85^\circ$ y $87,86^\circ$, más agudo en un lado de la lámina; número de venas visibles 9, distribuidas en 4 pares alternos con un espaciamiento uniforme (0,7 cm). Venación de órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 11. Lámina 10, fotografía A; Anexo 2, pag. 54.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 41.

Descripción: Compresión carbonosa de una lámina orbicular, simétrica. Margen entero. Dimensiones 4,31 cm de largo x 4,97 cm de ancho; categoría microfila, área 14,28 cm²; proporción aproximada de 1,5:1. Ápice no preservado por fracturamiento de la roca. Base redondeada, ángulo 92,57°. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,6%); curso recto. Venación secundaria cladodroma; venas secundarias en 5-6 pares alternos, ramificadas antes de llegar al margen a una distancia de ~0,7 cm; ángulo de divergencia variable entre 65,63° y 82,92°, ángulo más agudo en uno de los hemilimbos. Venas intersecundarias fuertes. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; el curso de las venas sinuoso, muy cercanas (1-2 mm); perpendiculares a la vena primaria, corriendo paralelas a las venas secundarias.

Morfoespecie 14. Anexo 2, pag. 55-57.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 43-C, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 58-B, MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 74, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 176.1-B.

Descripción: Impresiones y compresiones carbonosas de láminas elípticas, simétricas. Margen entero. Dimensiones entre 5-9 cm de largo x 1,1-2,2 cm de ancho; categoría microfila, área entre 4-13,15 cm²; proporción 3,5-4:1. Ápice acuminado, ángulo promedio 38,35°. Base aguda (78,26°). Patrón de venación pinnado, vena media gruesa (~3%); curso recto. Venación secundaria imperceptible sin embargo se aprecia el ángulo de inserción de las venas secundarias variable aleatoriamente a lo largo de la lámina entre 40-60°. Venación terciaria y órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 17. Lámina 10, fotografía C; Anexo 2, pag. 59.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 8.1, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 105.

Descripción: Compresiones carbonosas de una lámina oblongo-elíptica, simétrica. Margen entero. Dimensiones 3-6,96 cm de largo x 1,66-2,43 cm de ancho; categoría microfila, área foliar variable entre 4,33-11,27 cm²; proporción 3:1. Ápice no preservado. Base redondeada (68,19°). Patrón de venación pinnado, vena media de calibre moderado a grueso (1,85-3%); curso recto. Venación secundaria camptodroma, broquidodroma débil; ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre 48,51° y 75,85°; ángulo más

agudo en uno de los hemilimbos; venas de subopuestas hasta alternas; espaciamiento uniforme en la zona media de la lámina (0,9 cm), decreciente hacia la base (0,4 cm). Venación terciaria alterno-percurrente; curso de las venas recto; cercanas; ángulo de inserción obtuso 126,27°.

Morfoespecie 18. Anexo 2, pag. 60-61.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 17, MERC/Pal/ Ricardi & Adamo 29-A.

Descripción: Compresiones carbonosas de láminas obovadas, simétricas. Margen entero. Longitud 3,55-5,55cm x 1,72-2 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 6 cm²; proporción 2-3:1. Ápice no preservado. Base aguda, formando un ángulo de 60°. Venación primaria pinnada; espesor de la vena media de calibre grueso a masivo (3,3%); curso recto. Venación secundaria y órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 19. Lámina 10, fotografía B; Anexo 2, pag. 62-64.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 172, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 132, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 48-B.

Descripción: Impresiones y compresiones de una lámina elíptica-lanceolada simétrica. Margen entero. Dimensiones 7,5 cm de largo x 3,5-4 cm de ancho; categoría notofila (18-20 cm²); proporción 2:1. Ápice agudo (78.64°). Base de aguda a redondeada. Patrón de venación pinnado; calibre de la vena media moderado a grueso (1,79-2,43%); curso de la vena recto. Patrón de venación secundaria inconspicua, venas secundarias, cuando preservadas, divergiendo en ángulos agudos variando entre 54,76° a 85,55°; ángulo más agudo hacia la base. Venación de órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 23. Anexo 2, pag. 65.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 87.2-G.

Descripción: Compresión carbonosa de una lámina oblonga, inequilátera. Margen entero. Dimensiones 7,61 cm de largo x 2,26 cm de ancho; categoría microfila (11,46 cm²); proporción 3,5:1. Los márgenes aproximadamente paralelos a lo largo de todo el limbo, excepto en la región apical y basal. Base asimétrica y aguda (51,27°). Ápice no observado por fractura mecánica de la roca. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,41%); curso recto. Venación secundaria camptodroma. Venas secundarias

muy finas, inconspicuas, ángulo de inserción variable entre 45,47° y 59,24°; ángulo más agudo en el hemilimbo más delgado; venas opuestas, espaciamiento uniforme. Venación terciaria u órdenes superiores no preservados.

Comentarios: Por su marcada asimetría este espécimen podría ser considerado el foliolo de una hoja compuesta.

Morfoespecie 24. Lámina 10, fotografía D; Anexo 2, pag. 66.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 2.3-B.

Descripción: Impresión de una lámina obovada, asimétrica. Margen entero. Pecíolo marginal, grueso, longitud de 0,49 x 0,13 cm de ancho. Longitud de la lámina en la porción preservada de 6,11 cm x 2,98 cm de ancho; categoría microfila (12,13 cm²); proporción 4:1. Ápice no preservado. Base marcadamente asimétrica, aguda (57,04°). Patrón de venación pinnado; calibre de la vena media masivo (4,3%); constante a lo largo de toda la lámina; curso de la vena recto. Venación secundaria craspedodroma simple; el ángulo de inserción de las venas secundaria entre 48,18° y 67,43°, más amplio hacia la base; venas opuestas a subopuestas espaciadas uniformemente a una distancia de 0,6 cm, más distante apicalmente (0,8 cm). Venación terciaria opuesto-alterno percurrente; curso de las venas sinuoso; cercanas (0,1 cm); ángulo con respecto a la vena primaria obtuso (122,5°).

Morfoespecie 25. Lámina 11, fotografías A y B; Anexo 2, pag. 67.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 43-A.

Descripción: Impresión de una lámina oblonga, asimétrica. Margen entero. Dimensiones 5,03 cm x 2,78 cm; categoría microfila (9,32 cm²); proporción 2,5:1. Ápice redondeado (retuso?), ángulo 73°. Base fracturada. Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (~1,25%); curso recto. Venación secundaria camptodromo-reticulodroma; venas secundarias divergiendo en ángulos variables entre 47,11° y 58,2°; venas uniformemente espaciadas (~1 cm). Venas intersecundarias apreciables más no fuertes. Venación terciaria con un patrón reticulado poligonal; curso de las venas sinuoso; ángulo inconsistente con respecto a la vena primaria. Venación de cuarto orden con un patrón reticulado-aleatorio; areolas bien desarrolladas tetra a pentagonales, polígonos de forma y tamaño similar (Ø 1,5 mm).

Morfoespecie 28. Anexo 2, pag. 68-70.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 123, MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 167, MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 99.

Descripción: Impresiones y compresiones carbonosas de hojas elíptico-ovadas, simétricas. Margen entero. Dimensiones promedio 8 cm de largo x 3,32 cm de ancho; categoría microfila (11-17,57 cm²); proporción 2.5:1. Ápice no preservado. Base redondeada (74-81,98°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado a grueso (1,14-2,64%); curso de la vena recto. Venación secundaria broquidodroma débil, parcialmente preservada. Ángulo de divergencia de las venas secundarias variable a lo largo de la lámina en 54° y 76,47°; venas opuestas con un espaciamiento uniforme (1 cm); venas intersecundarias presentes. Venación terciaria reticulada aleatoriamente; variabilidad en el ángulo de inserción de las venas con respecto a la vena primaria inconsistente. Venación marginal recurvada. Areolas de desarrollo imperfecto, comúnmente tetragonales (Ø 1 a 2 mm).

Morfoespecie 32. Anexo 2, pag. 71.

Material examinado: MERC/Pal/Odreman, Gaviria & Ricardi 162.

Descripción: Compresión carbonosa de una hoja elíptica, simétrica. Margen entero. Dimensiones 17,19 cm de longitud x 8,47 cm de ancho, categoría mesofila (97,06 cm²); proporción estimada 3:1. Ápice no preservado, en apariencia agudo. Base no preservada. Patrón de venación pinnado; vena media débil (0,7%); curso recto. Venación secundaria craspedodroma simple, venas secundarias divergiendo en ángulos irregulares a lo largo de la lámina entre 38,89° y 60,12°; alternas, con un espaciamiento mayor hacia la base (~4 cm) disminuyendo hacia el ápice (~2 cm). Venación terciaria alerno-percurrente; curso recto, venas distantes entre sí (5 mm); ángulo con respecto a la vena primaria agudo (76,46°), más obtuso hacia la base. Rangos superiores de venación no preservados.

Morfoespecie 41. Anexo 2, pag. 72.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 91.b-B.

Descripción: Compresión carbonosa de un foliolo oblongo, simétrico. Margen entero. Pecíolo marginal, engrosado de 0,27 cm de largo x 0,6 cm de ancho. Longitud de la

porción preservada 1,28 cm x 0,83 cm de ancho; categoría nanofila; área foliar 0,7 cm²; proporción de la lámina 2:1. Ápice no preservado. Base redondeada, ángulo obtuso (104,41°). Venación primaria pinnada; vena media masiva (6,02%) engrosada hacia la base en continuidad con el pecíolo; curso curvo. Venación secundaria en apariencia craspedodroma simple. Rangos superiores de venación imperceptibles.

Morfoespecie 42. Lámina 11, fotografías D; Anexo 2, pag. 73.

Material examinado: MERC/Pal/González 212.

Descripción: Compresión carbonosa fragmentada. Lámina orbicular, simétrica. Margen entero. Dimensiones parciales 3,14 cm de longitud x 3,55 cm de ancho; categoría microfila; área foliar 7,43 cm²; proporción 1:1. Ápice no preservado. Base fracturada en apariencia redondeada, ángulo obtuso (114,89°). Patrón de venación pinnado; vena media de calibre moderado (1,69%); curso recto. Venación secundaria no apreciable (cladodroma?); ángulo de divergencia variable entre 40,83° y 66,27°, más agudo hacia un lado de la lámina e irregular a lo largo de esta; venas espaciadas uniformemente (~0,7 cm), opuestas, desvaneciéndose antes de llegar al margen. Venas intersecundarias débiles. Venación terciaria y órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 43. Lámina 11, fotografías C; Anexo 2, pag. 74.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 4.2.

Descripción: Impresión de una hoja elíptica, lanceolada, simétrica. Margen entero. Dimensiones de la porción preservada 14,21 cm de largo x 2,27 cm de ancho; categoría microfila (21,5 cm²); proporción 6:1. Ápice agudo (26,59°). Base aguda con un ángulo de 44,38°. Venación primaria pinnada; vena central de calibre moderado (1,98%); curso de la vena recto. Venación de órdenes superiores no preservados.

Morfoespecie 44. Lámina 12, fotografías A y B; Anexo 2, pag. 75.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria, Ricardi & Adamo 71-B, MERC/Pal/gaviria & Ricardi 87.2-F.

Descripción: Impresión y compresión de laminas en apariencia elípticas, asimétricas. Margen entero. Dimensiones 3,27 cm de largo x 2,5 cm de ancho; categoría microfila (13,12 cm²); proporción estimada 1,5:1. Base redondeada. Ápice no preservado. Patrón de

venación pinnado; espesor de la vena media moderado (1,58%); curso recto. Venación secundaria craspedodroma simple; ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre 57,48° y 70,71°; ángulo más agudo hacia la base; venas opuestas. Venación y órdenes superiores imperceptibles.

Morfoespecie 45. Lámina 12, fotografías C; Anexo 2, pag. 76.
Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 48-A.

Descripción: Impresión de un hemilimbo fragmentado. Lámina en apariencia ovada. Margen entero. Dimensiones de la porción preservada 7,96 cm de largo x 3,0 cm de ancho; categoría microfila (15,92 cm²); proporción estimada 2,5:1. Base y ápice no preservados; ápice tendiente a agudo. Patrón de venación pinnado?; curso de la vena media recto. Venación secundaria broquidodroma; ángulo de inserción de las venas secundarias variable entre 53° y 45°; más agudo hacia el tercio apical. Venación terciaria opuesto-alterno percurrente, venas de curso sinuoso, ángulo con respecto a la vena primaria disminuyendo apicalmente variando desde 120° en la base hasta 65° en el ápice. Venación de cuarta categoría reticulada, formando polígonos grandes (Ø 0,5 cm). Venación de quinto orden formando areolas bien desarrolladas, tetra a pentagonales, de tamaño promedio grandes (Ø 2-3 mm), sin orientación específica.

Morfoespecie 46. Lámina 12, fotografía D; Anexo 2, pag. 77.
Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 78.

Descripción: Impresión foliar de una lámina de forma y simetría inapreciables. Margen entero. Dimensiones parciales de 10,3 cm x 3,94 cm, categoría notofila, área de 27,05 cm². Venación primaria pinnada, espesor de la vena central moderado: curso en apariencia recto. Venación secundaria broquidodroma débil; ángulo de inserción de las venas secundarias uniforme variando entre 46,66° y 50,89°; venas alternas con un espaciamiento uniforme. Venación terciaria alterno-percurrente; curso sinuoso; espaciamiento entre las venas de 3-4 mm; ángulo con respecto a la vena primaria obtuso (129,87°), variación uniforme. Rangos superiores de venación no preservados.

FRUTOS INDETERMINADOS

?Endocarpo 1, indeterminado. Lámina 13, fotografía A; Anexo 2, pag. 79.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 9.

Descripción: Impresión de un endocarpo, de formato elíptico. Margen entero. Dimensiones 2,7 cm de largo x 1,4 cm. Ápice y base redondeados. Superficie rugosa con surcos pronunciados sin orientación específica. Textura rugosa. Pedúnculo de 0,2 cm; triangular.

?Endocarpo 2, indeterminado. Lámina 13, fotografías B y C; Anexo 2, pag. 80.

Material examinado: MERC/Pal/Ricardi & Adamo 37.1, MERC/Pal/Ricardi & Adamo 37.2.

Descripción: Impresión y contraimpresión de un endocarpo orbicular. Margen entero. Dimensiones 3,1 x 2,7, alrededor de 3 cm de diámetro. Superficie rugosa con surcos no muy pronunciados sin orientación específica. Textura rugosa.

Leguminocarpon sp. Lámina 13, fotografía D; Anexo 2, pag. 81.

Material examinado: MERC/Pal/Gaviria & Ricardi 86.

Descripción: Impresión incompleta de un carbelo de leguminosa. Dimensión 4,8 cm de largo x 1,4 cm de ancho. Extremo basal de 1 cm de ancho, base aguda. Forma de la base y ápice no preservados. Sutura ventral prominente (0,3 cm) mostrando estrías paralelas. Margen entero, uno recto y el otro presentando constricciones cada centímetro. Articulación transversal al eje mayor mostrando cuatro cámaras bien desarrolladas. Cámaras cuadrangulares (0,9 cm²), hendidas, con superficie rugosa.

Discusión:

Las esculturaciones presentes en la superficie del ejemplar MER/Pal/9, menos prominentes en MER/Pal/37.1 y MER/Pal/37.2, podrían tratarse de aquellas observadas en endocarpos lignificados (“hueso”), característico de frutos formados por gineceos sincárpicos. Esto hace suponer la ocurrencia de una drupa, cuya parte carnosa externa o mesocarpo (y exocarpo) fue descompuesta por factores ambientales o consumida por la fauna que habitaba en la región.

En el extremo distal de MER/Pal/9 se preservó un pequeño apéndice que podría corresponder al pedúnculo. En los otros dos fósiles no se preservó algún apéndice que podría indicar alguna orientación con respecto al resto del fruto.

Con respecto a la muestra MERC/Pal/86 esta parece corresponder al fruto o vaina de una leguminosa que por prioridad nomenclatural debe nombrarse como *Leguminocarpon* sp. para aquellas legumbres no identificadas. Herendeen (1992) comenta que estrías paralelas en un fruto fósil de leguminosas pueden tomarse como evidencia de una legumbre dehiscente con valvas recurvadas. Asimismo las hendiduras podrían corresponder a pequeñas constricciones dorsiventrales comunes en algunos géneros de leguminosas, principalmente de las familias Mimosaceae y Caesalpiniaceae.

Las drupas y legumbres se asocian a frutos unicarpelares (Roth, 1980). Las leguminosas, aunque presentan una distribución geográfica muy amplia y aparecen en una gran variedad de hábitats, predominan en localidades de condiciones áridas. Todas estas impresiones fueron preservadas en una matriz lutítica.

Para Venezuela apenas se conocen dos registros fósiles de órganos reproductivos de angiospermas correspondientes a una semilla y un fruto. Berry (1920, 1921) describe como nueva especie *Entada boweni* Berry e interpreta su paleoecología, asociada con el género actual *Entada* de la familia Mimosaceae. Dicho autor hace énfasis en el modo de dispersión de esta semilla, transportada por corrientes marinas durante el Mioceno, contrastante con la proveniencia del ejemplar fósil de una localidad ubicada en el estado Trujillo, de los Andes de Venezuela.

Otro de los órganos fósiles no vegetativos (para angiospermas) reportados en Venezuela corresponde al fruto descrito por Sanchez-Villagra *et al.* (2000) quienes describen el molde de un fruto perteneciente a la familia Arecaceae, dudosamente asociado al género *Attalea*. El ejemplar proviene del norte del estado Falcón, y es asignado al Mioceno temprano.



Lámina 1. A-C. Aff. *Blechnum* sp., MERC/Pal/77.A. B. MERC/Pal/Akirov 512.1. C. MERC/Pal/Akirov 512.2. Detalle de la venación marginal. Escala = 5 mm.



Lámina 2. A-B. Aff. Familia Annonaceae, Aff. *Annona* sp. A. MERC/Pal/198. B. Aff. *Annona* sp. MERC/Pal/97.B. C. Ejemplar moderno de *Annona montana*, Ruiz Terán & Marciano Berti 1225 (MER).



Lámina 3. Variedad morfológica foliar en la familia Lauraceae. A. Aff. Lauraceae, MERC/Pal/77A-A. B. Aff. *Nectandra* sp., MERC/Pal/59.2-A. C. Aff. *Ocotea* sp., MERC/Pal/173.1. D. Aff. *Ocotea* sp. MERC/Pal/87.2-D.



Lámina 4. A-C. Variedad morfológica foliar en la familia Lauraceae (cont): A. Aff. Lauraceae, MERC/Pal/58-A1. B. Aff. *Nectandra* sp., MERC/Pal/87.2-C. C. Aff. *Persea* sp., MERC/Pal/69-A. D. Aff. *Coccoloba* sp. MERC/Pal/91-A.



Lámina 5. A. Aff. *Coccoloba* sp, MERC/Pal/88. B. Aff. *Clusia* sp., MERC/Pal/69-B.
C. Aff. *Clusia* sp., MERC/Pal/43-B. D. Aff. *Poueria* sp., MERC/Pal/24.



Lámina 6. A-F. Orden Malvales. A. MERC/Pal/137.1. B. Detalle del peciolo engrosado (pulvinulo?) en MERC/Pal/137.1. C. MERC/Pal/2.3. D. MERC/Pal/52.1-A. E. MERC/Pal/62.1. F. MERC/Pal/237.A.

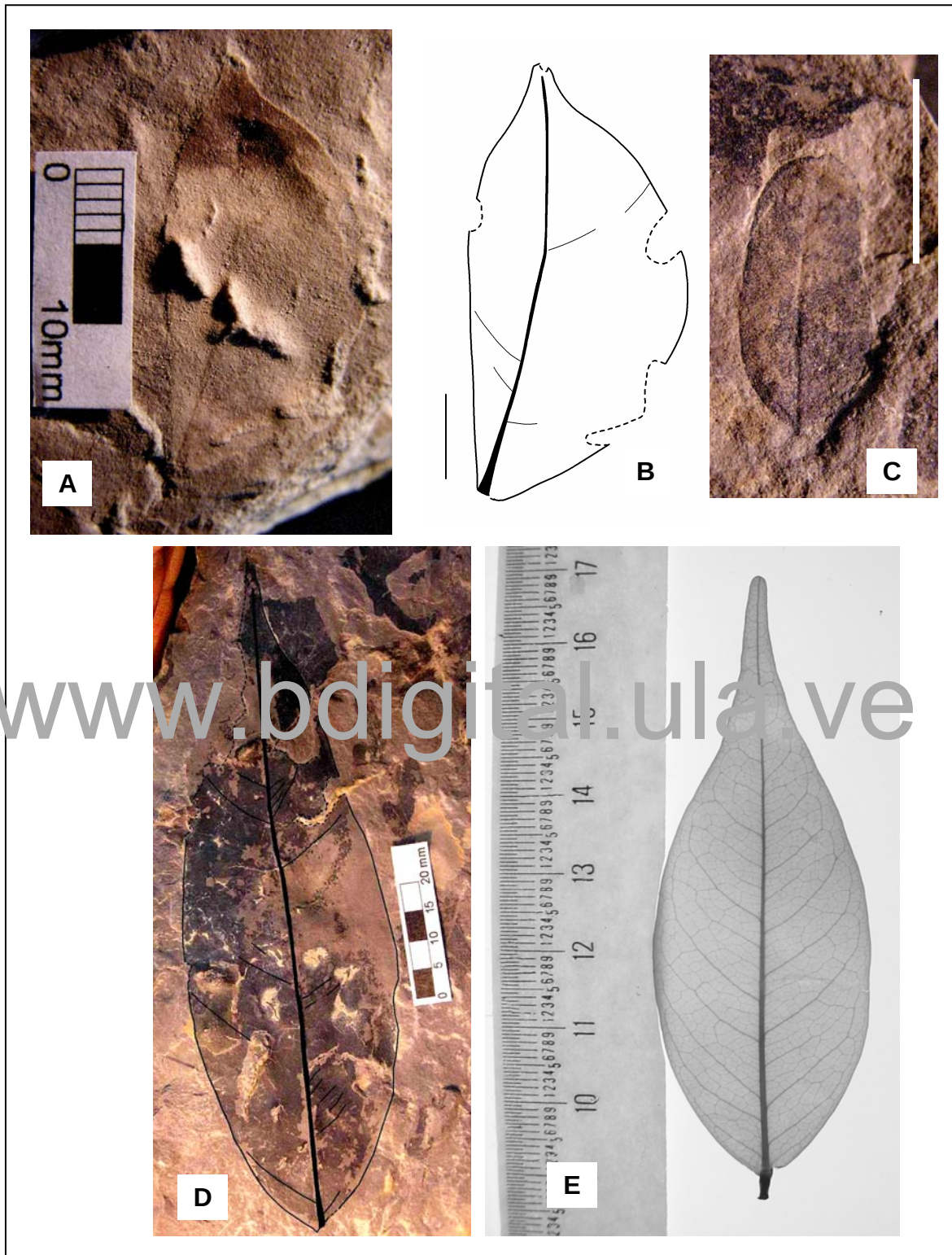


Lámina 7. A-E. Orden Fabales. A. MERC/Pal/214. B. Contorno en MERC/Pal/214, escala= 5 mm. C. Impresión de un foliolo, MERC/Pal/210, escala= 5 mm. D. Aff. *Machaerium*, MERC/Pal/126. E. Hoja diafanizada *Machaerium cultratum*, MERC, colección de hojas diafanizadas AM 1293.

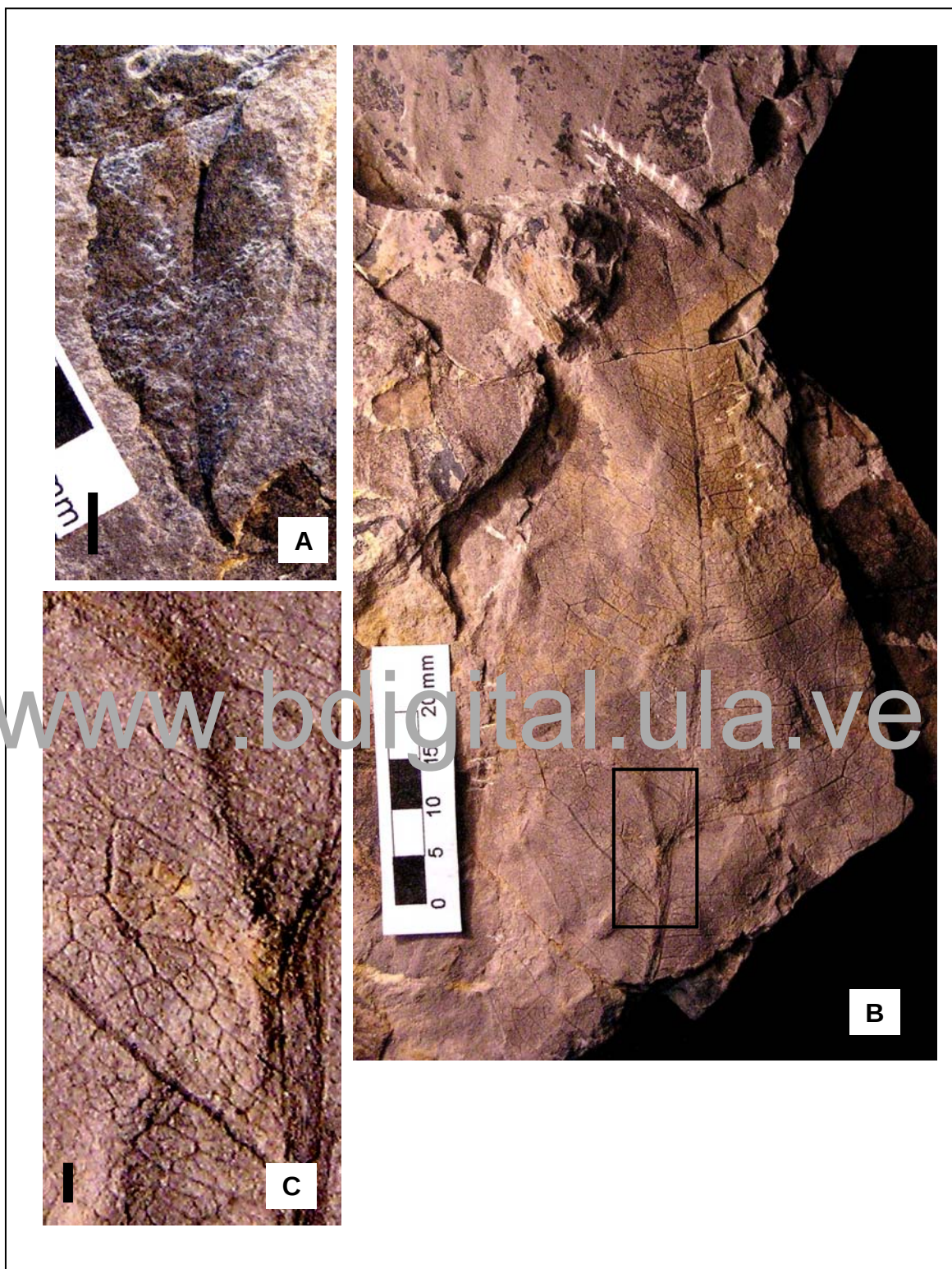


Lámina 8. A. Aff. *Ilex* sp. MERC/Pal/58-C, escala= 5 mm. B. Aff. *Spondias* sp. MERC/Pal/214. C. Detalle de las areolas en MERC/Pal/90-A. Escala de la barra: 1 mm.



Lámina 9. *Incertae sedis*: A. Morfoespecie 3, MERC/Pal/87.2-E. B. Morfoespecie 5, MERC/Pal/12. C. Morfoespecie 8, MERC/Pal/90-B.



Lámina 10. *Incertae sedis*. A. Morfoespecie 11, MERC/Pal/41. B. Morfoespecie 19, MERC/Pal/172. C. Morfoespecie 18, MERC/Pal/105. D. Morfoespecie 24, MERC/Pal/2.3.



Lámina 11. *Incertae sedis*. A Morfoespecie 25, MERC/Pal/43-A. B. Detalle de las areolas en MERC/Pal/43-A. Escala de la barra= 5 mm. C. Morfoespecie 42, MERC/Pal/212. D. Morfoespecie 43, MERC/Pal/4.2, Escala de la barra= 1 cm.



Lámina 12. *Incertae sedis*. A Morfoespecie 44, MERC/Pal/71-B, B. MERC/Pal/87.2-F. C. Morfoespecie 45, MERC/Pal/48-A. Morfoespecie 46, MERC/Pal/78.

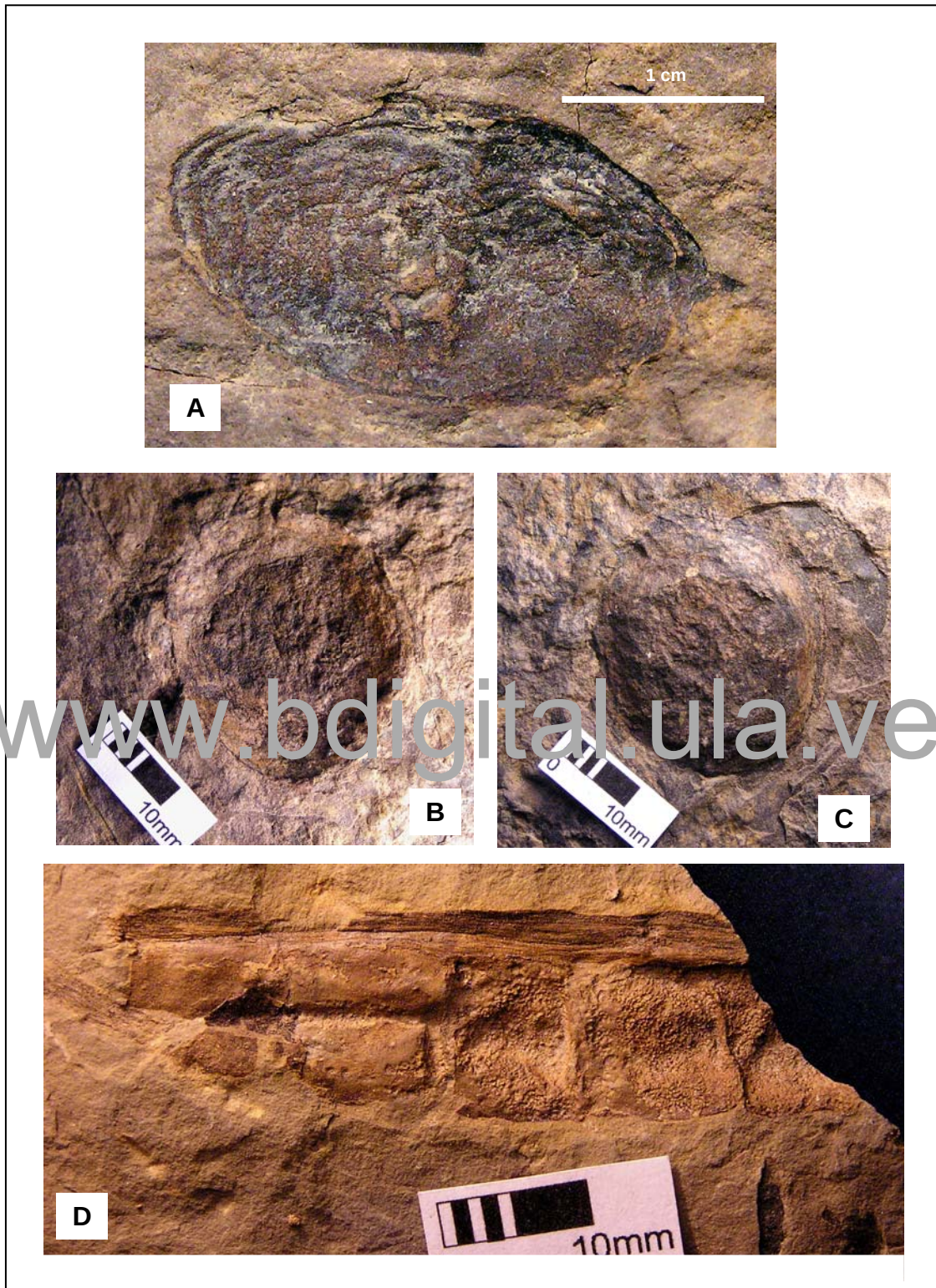


Lámina 13. Frutos indeterminados. A. Endocarpo 1, MERC/Pal/9. B-C. Endocarpo 2, impresión y contraimpresión, MERC/Pal/37.1 y MERC/Pal/37.2. D. *Leguminocarpon* sp. MERC/Pal/86.

5.2. MORFOLOGÍA FOLIAR Y PALEOCLIMA

El estudio de las improntas foliares en rocas de la Formación Palmar mostró un importante elemento de interpretación del clima durante el Mioceno para la región. Una vez conocida la correlación existente entre los rasgos morfológicos foliares y las variables climáticas sustentada en las relaciones modernas encontradas entre el clima y la vegetación, la estimación de los valores de temperatura y precipitación en la taoflora se realizó empleando las ecuaciones sugeridas y validadas por Jacobs (1999, 2002), Jacobs & Herendeen (2004), Kowalski (2002) y Wilf *et al.* (1998) en el cálculo de estos parámetros climáticos en floras tropicales.

Uno de los aspectos que se considera problemático en las reconstrucciones paleoclimáticas en la región tropical, basado en elementos paleobotánicos, lo conforma la alta fitodiversidad que caracteriza al neotrópico. En este sentido, Burnham *et al.* (2005) realizaron diferentes experimentos sobre la riqueza de especies en bosques tropicales modernos de tierras bajas y su relación con las condiciones climáticas. Tomando en cuenta, por una parte el 50% del total de especies de las floras modernas y por otra parte las 25 especies dominantes en dicha flora y calculando los valores de temperatura actuales con base en ecuaciones preestablecidas, encontraron que este valor es concordante con el valor real. Con ello demostraron que la alta diversidad vegetal en el neotrópico no afecta el cálculo de variables climáticas a partir de la morfología foliar. Esto sugiere que el número de morfotaxa encontrados en este trabajo (46 en total) es suficiente y no afecta los resultados obtenidos en el cálculo de las variables paleoclimáticas. Incluso, Wolfe (1993), Wilf (1997) y Burnham *et al.* (2001) sustentan que el cálculo de temperatura puede realizarse sobre la base de una asociación fosilífera, o moderna, con al menos 20 especies, donde la medición de una hoja por especie es suficiente para obtener una predicción confiable de las temperaturas medias (Dana *et al.* 2005; Wilf *et al.* 2005).

Como se señaló anteriormente, la presente investigación no pretende proponer nuevos modelos estadísticos para la predicción del paleoclima, más si se persigue la aplicación de ecuaciones para ofrecer una interpretación de la paleotemperatura del área.

5.2.a. Estimación del paleoclima en el área de estudio

Estimación de la Paleotemperatura

Los valores morfológicos foliares extraídos de la tafoflora y de las floras modernas empleadas en la verificación de la aplicabilidad de las ecuaciones para la predicción de la temperatura, se presentan en la Tabla VI. Los caracteres morfológicos que se incluyen corresponden a algunos de los caracteres foliares propuestos originalmente por Wolfe (1993) para la predicción del clima. A diferencia del conjunto de datos presentado por dicho autor, aquí sólo se incluyen aquellos datos requeridos en las ecuaciones seleccionadas (ver Tabla II, Métodos): porcentaje de hojas con margen entero, porcentaje de ocurrencia en las diferentes categorías del área foliar y forma de la base.

Tabla VI. Caracteres foliares, expresado en porcentaje de ocurrencia, para las diferentes floras estudiadas.

Caracter	Bosque tropofilo ¹ na= 119	Bosque sub-montano ² na= 85	Límite Bosque-Páramo ³ n=60	Bosque montano alto ⁴ n= 139	Fm. Palmar n=46
Margen entero	84.87	78.82	63	69.33	100
Margen dentado	15.13	21.18	37	30.67	0
Macrofila	1.40	7.06	0	8.00	0.97
Mesofila	32.77	34.12	0	25.67	0.8
Microfila	32.25	34.12	0	0	21.56
Microfila	23.53	17.65	51	39.33	57.28
Nanofila	2.52	2.35	37	27.00	8.74
Leptofila	2.52	4.71	7	2.00	0
Base redondeada	32.77	42.50	-	-	23.33

na= número de especies arbóreas extraídas de los listados florísticos, n=total especies descritas por los autores. En la flora fósil n indica el número de morfotaxa descritos. 1. Guevara (2001), 2. Meléndez (1995), 3. Tirado (1997), 4. Abele (2000).

Una de las características más resaltantes en las improntas foliares de la paleofitoasociación lo constituye el predominio de hojas de borde entero en un 100%. Sin embargo, la ausencia de improntas con el borde dentado en esta tafoflora probablemente esté controlada por un sesgo en el muestreo y no necesariamente indique que las plantas en esta comunidad vegetal carecían de este tipo de complejidad en el margen. Según observaciones de Gamez (2007, Facultad de Ciencias Forestales, ULA, com. personal) especies con el margen serrado tienden a predominar en el estrato correspondiente al sotobosque. Hojas con márgenes dentados son más propensas a crecer en comunidades vegetales microtérnicas o en regímenes de bajas temperaturas (Stewart & Rothwell, 1993),

aumentando su ocurrencia a medida que aumenta la altitud (Schneider *et al.* 2003), y estando asociadas principalmente a especies deciduas (Jacobs, 1999).

El alto porcentaje de hojas de borde entero en la taoflora podría estar reflejando un predominio del componente arbóreo local preservado en el sedimento, así como la fosilización de hojas de textura mesomórfica (consistencia papirácea, cartácea, coriácea o esclerofila) rasgo que ya ha sido observado en floras fósiles (Ferguson 1985, 2005). A este respecto, Bailey & Sinnott (1916) también señalaron que tanto hojas como foliolos de margen entero normalmente están sobre-representados en bosques tropicales de tierras bajas, mientras que las hojas de margen dentado predominan en bosques templados o con bajas temperaturas.

Por su parte, Kowalski (2002) argumenta que la alta proporción de especies con márgenes enteros en muchas de las floras tropicales de Suramérica puede estar relacionado con su historia filogenética y el levantamiento de los Andes del Norte. Al ser este evento relativamente reciente, en términos geológicos, probablemente el poco tiempo transcurrido desde la creación de zonas de mayor elevación con la consecuente aparición de regiones de bajas temperaturas, no ha sido suficiente para la migración y el abrecimiento de un gran número de elementos florísticos de zonas templadas, donde predominan especies con hojas de márgenes dentados. La heterogeneidad del clima tropical caracterizado por altas temperaturas y condiciones de humedad elevada previo al levantamiento de los Andes, favoreció la evolución de linajes con este tipo de margen reprimiendo en parte la evolución y migración de elementos de zonas templadas. Esta idea también fue planteada por van der Hammen & Cleef (1986) quienes mencionaron que la paleoflora de los Andes hacia el comienzo del Paleógeno fue dominada por taxa de tierras bajas, con un bajo número de especies con margen dentado.

El porcentaje de láminas con borde entero observado en las floras modernas tomadas en consideración en este trabajo, combinado con los diferentes modelos para la predicción de la temperatura, arrojaron valores de temperaturas medias no muy distantes a los mencionados en la literatura. Excluyendo las localidades de mayor elevación, las ecuaciones seleccionadas parecen predecir con cierto nivel de confianza los valores de temperatura a partir de la morfología foliar en las floras de bosques bajos, considerándose que los rangos de error publicados para estos modelos pueden llegar hasta 12° C por

encima del valor esperado (ver Tabla I, Métodos). De esta forma, el error promedio para la vegetación de localidades bajas (140-800 m snm) encontrado varía entre 2.45° C y 0.35° C (Tabla VII).

De manera contraria, los valores obtenidos para los bosques montanos (entre 2.500 y 3.450 m snm), están muy por encima del valor real (Figura 8). Esto se explica probablemente por el gradiente altotérmico, que implica una reducción gradual de la temperatura con la altura, rasgo que no se considera en los modelos de regresión empleados. Gregory-Wodzicki (2000) en su ensayo para la predicción de la temperatura en floras modernas de Bolivia, enfatiza la sobreestimación en el cálculo de la temperatura para aquellos lugares con temperaturas medias menores a los 21° C. Básicamente este error lo imprimen los mismos modelos estadísticos planteados para la predicción del clima en la región tropical debido a que las ecuaciones han sido derivadas tomando como base localidades con características ecológicas muy diferentes a aquellas encontradas en el neotrópico.

Tabla VII. Estimación de la temperatura media anual en floras modernas y en la taoflora estudiada.

	Bosque tropofilo	Error	Bosque Sub-montano	Error	Límite Bosque Páramo	Error	Bosque Montano alto	Error	Fm. Palmar
TMA real	26,4° C		25° C		7° C		10-12° C		-
Eq (1)	24.43	-1.97	23.29	-1.71	18.06	11.06	19.90	9.9-7.9	28.83
Eq (2)	23.95	-2.45	23.00	-2	18.62	11.02	20.16	10.16-8.16	27.65
Eq (3)	26.75	0.35	25.52	0.52	19.84	12.84	21.84	11.84-9.84	31.54
Eq (4)	24.85	-1.55	23.04	-1.96	-	-	-	-	26.47

TMA real= Temperatura medial anual según bibliografía. Eq= Ecuaciones según Tabla II en Métodos. Error= TMA estimada-TMA real

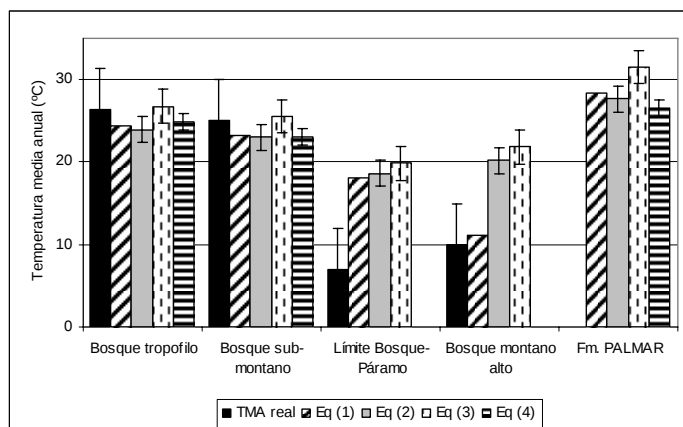


Figura 8. Valores de temperatura media anual calculados según los modelos de regresión en cuatro bosques modernos y en la taoflora de la Formación Palmar. Nótese el mayor contraste entre el valor actual y el calculado en los bosques de mayor altura. Las barras indican el error standard.

Tomando en consideración la ecuación planteada por Gregory-Wodzocki (2000), la cual generó los valores con menor desviación en comparación con la temperatura actual (Tabla VI), y aplicando este modelo en la estimación de la paleotemperatura en la Formación Palmar se consigue un valor relativamente alto (31.54° C) en contraste con el registrado en la actualidad en el área de estudio. Igualmente, el resto de los modelos empleados proporcionan una temperatura más elevada que la actual (entre 26 y 28° C), lo que sugiere un descenso en la temperatura desde el Mioceno hasta el presente en el norte de la cordillera andina. De hecho, Kowalski & Dilcher (2003) estimaron que las paleotemperaturas calculadas para muchas de las floras fósiles a nivel mundial son aun mayores que aquellas obtenidas por los diferentes modelos matemáticos. Hooghiemstra *et al.* (2000) también enfatizan que durante el Neógeno el clima fue más cálido que el actual. Posteriormente, Hooghiemstra *et al.* (2006) asumen que las temperaturas del Neógeno en las montañas ecuatoriales de Suramérica fueron aproximadamente 3° C más altas que el presente.

Esta estimación de una paleotemperatura superior a la actual en la taoflora soporta el modelo de calentamiento durante el Mioceno, como lo menciona Irtzede-Vinent (2005) donde a partir de curvas de isótopos de oxígeno se identifica un máximo relativo de calentamiento en el Mioceno Medio (17 a 14 Ma), tanto en el Atlántico como en el Pacífico, alcanzándose un óptimo climático durante el Cenozoico (Potts & Behrensmeyer, 1992; Zachos *et al.* 2001) lo cual probablemente contribuyó a un incremento en la diversidad de la flora tropical (Jaramillo, 2006).

Estimación de la Paleoprecipitación

Las ecuaciones derivadas por Jacobs & Herendeen (2004) y Wilf *et al.* (1998) permitieron estimar la precipitación media anual (MAP) de las localidades modernas y la comunidad fósil. De acuerdo a estos modelos, la proporción de los tamaños foliares se calcula según los límites propuestos por Raunkier-Webb lo que permite posteriormente calcular los montos de precipitación media (Tabla VIII).

La aplicación de ambas ecuaciones arrojó medias de precipitación contrastantes con los valores medios registrados en la actualidad para los bosques modernos (Tabla IX, Figura 9), a excepción de la ecuación propuesta por Wilf *et al.* (1998), la cual predice valores de

precipitación muy cercanos a los montos observados en el bosque tropófilo representado por la Reserva Forestal Caparo.

Tabla VIII. Proporción del área foliar para las floras estudiadas. Categorías según Raunkier (1934) modificado por Webb (1959). LnMAP calculados según ecuaciones 5 y 6 en Tabla II.

Categoría foliar	p_i Tropofilo	p_i Sub- montano	p_i Bosque- páramo	p_i Montano alto	p_i Fm. Palmar	a_i	MlnA Tropofilo	MlnA Sub- montano	MlnA Bosque- páramo	MlnA Montano alto	MlnA Fm. Palmar
Leptofila	0.0252	0.0471	0.0700	0.0200	0	2.12	0.05	0.10	0.15	0.04	0.00
Nanofila	0.0252	0.0235	0.3700	0.2700	0.0882	4.32	0.11	0.10	1.60	1.17	0.38
Microfila	0.2353	0.1765	0.5100	0.3933	0.5784	6.51	1.53	1.15	3.32	2.54	3.73
Notofila	0.3109	0.3412	0.0000	0.0000	0.2156	8.01	2.49	2.73	0.00	0.00	1.71
Mesofila	0.3193	0.3412	0.0500	0.2366	0.1078	9.11	2.91	3.11	0.46	2.19	0.97
Macrofila	0.0840	0.0706	0.0000	0.0800	0.0098	10.9	0.92	0.77	0.00	0.87	0.11
Megafila	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000	13.1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
$\Sigma a_i p_i$							8.01	7.96	5.52	6.80	6.90
Eq (5)LnMAP							5.04109	5.02564	4.27168	4.66672	4.71664
Ln inverso (cm)							154.7	152.4	71.7	106.5	111.9
Eq (6)LnMAP							5.15748	5.13008	3.79296	4.4944	4.58208
Ln inverso (cm)							173.8	169.2	44.4	89.6	97.8

p_i = proporción de especies en cada categoría foliar. a_i = medias del logaritmo natural de las categoría foliares según Raunkier (1934)y Webb (1959). MlnA= producto de la proporción de las especies por el logaritmo natural de cada categoría. $\Sigma a_i p_i$ = sumatoria de las medias logarítmicas para cada tipo de vegetación.

Tabla IX. Precipitación media anual estimada en las floras modernas y fósil.

	Bosque tropofilo	Error	Bosque sub- montano	Error	Límite Bosque- Páramo	Error	Montano alto	Error	Fm. Palmar
PMA real	1760 mm		1364 mm		1782 mm		544 mm		-
Eq. (5)	1547,35	212,65	1523,62	159,62	716,86	-1065,13	1064,65	520,65	1118,61 mm
Eq. (6)	1738,48	-21,52	1691,50	327,5	444,18	-1337,82	895,77	351,77	977,86 mm

PMA real= Precipitación medial anual según bibliografía. Eq= Ecuaciones según Tabla II en Métodos. Error= PMA estimada-PMA real.

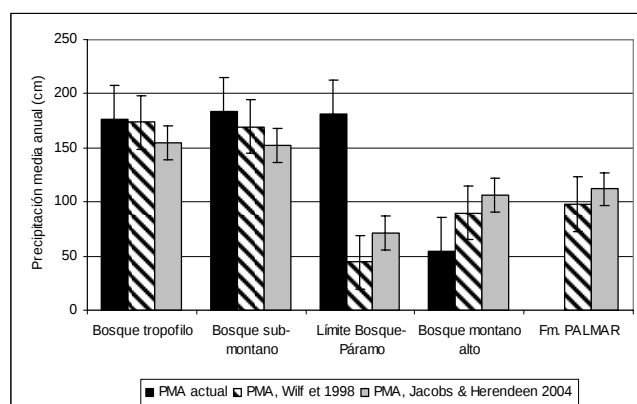


Figura 9. Valores de precipitación calculados en cuatro bosques modernos y en la tafoflora de la Formación Palmar. Nótese el mayor contraste entre el valor actual y el calculado en los bosques de mayor altura. Las barras indican el error standard.

Los mayores contrastes entre los valores calculados y los montos reales se observan para aquellos bosques localizados a mayor altura donde las ecuaciones sobreestiman o arrojan valores de precipitación inferiores a los registros climatológicos existentes para estas localidades. A este respecto, Burnham & Johnson (2004) habían mencionado la gran irregularidad existente en el cálculo de estos valores para el neotrópico, donde los errores pueden llegar hasta 400 mm. En el caso de los bosques ubicados a alturas superiores a 1.000 metros, factores como la exposición de las vertientes, suelos, altitud, circulación de vientos, composición florística, etc., pueden ser muy influyentes imprimiendo una pluviometría particularmente compleja en las regiones montañosas (Foguin, 2002).

Las diferencias encontradas entre los valores calculados y los valores señalados en la literatura pueden ser resultado de la inconsistencia en el muestreo de plantas entre los diferentes autores. Por ejemplo, Wilf *et al.* (1998), para derivar su ecuación, incluyó aquellas especies con un diámetro mayor a 10 cm, rasgo que no pudo precisarse en los trabajos de Abele (2000) ni en Tirado (1997), donde las proporciones de especies incluidas en cada categoría foliar no se discriminan entre árboles, arbustos o hierbas. En el caso de los bosques de tierras bajas, no se logró extraer los datos morfológicos foliares para las especies arbóreas a partir de los listados proporcionados por Meléndez (1995) y Guevara *et al.* (2005), por lo cual el margen de error manejado es menor.

En cuanto a la comunidad fósil, ambas ecuaciones (Eq. 5 = Jacobs & Herendeen, 2004; Eq. 6= Wilf *et al.* 1998) arrojan montos de precipitación cercanos a los 1.000 mm anuales, estando por debajo de los montos registrados en la actualidad para el área de estudio, si se toma en cuenta como montos locales aquellos señalados por Andressen y Ponte (1973) tanto para la estación La Palmita (1.364 mm anuales) como para la estación El Vigía (1.839 mm anuales). Esto sugiere condiciones más secas durante el Mioceno en el área de estudio.

Considerando una media de 1.000 mm como valor promedio de precipitación en la taoflora y una temperatura media anual de 30° C, y aplicando el diagrama de clasificación de zonas de vida de Holdridge (1967), el tipo de vegetación para la paleoflora correspondería al *bosque seco tropical*.

Según el criterio de Holdridge, los ecosistemas de bosques secos, se desarrollan en áreas con una biotemperatura media anual superior a los 17° C y una precipitación media anual entre 250 y 2.000 mm. En el trópico, los bosques secos se asocian a bosques

caducifolios y a comunidades arbóreas siempreverdes afectadas por un periodo prolongado de sequía, presentándose cierto grado de deciduidad dentro de su masa leñosa. Dicha periodicidad de las lluvias constituye el factor ecológico más importante sobre la vegetación (Veillon, 1997). En Venezuela esta zona de vida tiene una amplia distribución ocupando casi 38% del territorio (González Boscan, 2003) cuyos bosques están localizados en varias regiones: norte y noreste de los Andes y Cordillera de la Costa, Llanos occidentales, centrales y orientales, y sur y sureste del Orinoco (Veillon, 1997).

5.2.b. Diversidad Foliar de Vareschi

Otro de los enfoques empleados para el análisis fisionómico de la asociación fitofosilífera consistió en el cálculo del *índice o coeficiente de diversidad (Cd)* de Vareschi (1992). La metodología propuesta por Vareschi (1992) fue fundamentada en el estudio de la morfología foliar en diversas comunidades boscosas localizadas principalmente en Venezuela. Este coeficiente depende proporcionalmente del número de especies descritas en un inventario florístico, así un menor número de especies dará como resultado un índice menor. Evidentemente el número de especies descritas para la taflorea está controlando el índice obtenido, el cual debe ser muy superior al encontrado si se toma en cuenta que una asociación fosilífera podría estar representando un bajo porcentaje de la vegetación que crecía en el lugar. Lamentablemente, este modelo no ha sido empleado en floras fósiles por lo que su aplicabilidad y autenticidad en este estudio no cuentan con datos para comparación.

De acuerdo a la clasificación sugerida por Vareschi (1992) para la interpretación de una comunidad vegetal en términos de la morfología foliar, se encontraron nueve categorías de hojas. Estas se distribuyen en cuatro categorías de tamaño, una categoría de ápice, y cuatro categorías de formas (Tabla X).

El tamaño de la hoja constituye un importante criterio en el análisis fisionómico de la vegetación, estando controlado por factores como la temperatura, humedad, intensidad de luz y tipo de suelo. En los bosques tropicales de tierras bajas se observa una reducción general del tamaño predominante de las hojas en una comunidad vegetal asociado a la disminución en las condiciones de humedad (Jacobs, 1999). El tamaño de hoja predominante en la taflorea corresponde a la categoría microfila (57.84%), seguido por la

categoría mesofila (32.35%) lo que sugiere condiciones de baja humedad en la comunidad paleovegetal.

Tabla X. Categoría de hojas en la paleofitoasociación según criterios de Vareschi (1992).

Nro	CATEGORÍA	PORCENTAJE
<i>Tamaño</i>		
2	Macrofila	0.98
3	Mesofila	32.35
4	Microfila	57.84
5	Nanofila	8.82
9	Ápice gotero	15
<i>Forma</i>		
10	Hoja Normal	51.51
11	Hoja pluvial	20.20
12	Hoja alargada	7.07
16	Hoja ancha	5.05

Índice de diversidad: 414 (n =46)

Tanto Vareschi (1992) como Jacobs (1999) encontraron en sus descripciones de algunos bosques tropicales del neotrópico y paleotrópico que aquellos lugares más húmedos tienen una mayor proporción de hojas mesofilas (45, (0-182,25 cm²), mientras que en lugares más secos predominan hojas nanofilas (20,25-45,00 cm²) y microfilas (2,25-20,25 cm²). Las hojas grandes se desarrollan generalmente en lugares cerrados como el sotobosque donde existe una elevada disponibilidad de humedad, altas temperaturas, baja insolación, alta disponibilidad de nutrientes y una mayor productividad del ecosistema (Wolfe, 1993). Las hojas pequeñas se asocian con ambientes secos, soleados o en lugares donde existe pérdida de nutrientes en el suelo. En el trópico las hojas micrófilas normalmente se asocian con el descenso de la temperatura por la altitud y con una disminución en la duración de la estación de crecimiento, asociada a su vez a la estación lluviosa (Dolph & Dilcher, 1980; Wolfe, 1993).

Tafonómicamente el predominio de improntas incluidas en las categorías microfilas (57.28%) es una de las características más resaltante en la tafoflora. De acuerdo a Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004) y Greenwood (1991) el predominio de hojas pequeñas parece ser una evidencia de la mayor participación de elementos emergentes del dosel en la comunidad fosilífera. Apenas se encontró un ejemplar (Morfoespecie 30, MER/Pal/88) que entra en la categoría macrofila con un área foliar aproximada de 180 cm².

A este respecto, Ferguson (1985) notó que hojas más livianas y pequeñas provenientes de árboles altos tienden a caer a mayores distancias del árbol de origen mientras que hojas más pesadas y de mayores tamaños o provenientes de árboles bajos y arbustos ubicados debajo del dosel, se concentran cercanas a la planta que las originó, este podría ser el caso del espécimen MER/Pal/88.

Independiente de estas relaciones, si se toma en cuenta los aspectos tafonómicos en la formación de los depósitos de hojas, que posteriormente podrían ser sometidos al proceso de fosilización, son las hojas pequeñas las que poseen un potencial de preservación mayor siendo sometidas a un menor fracturamiento en comparación con hojas grandes. Florísticamente, Scheihing & Pfefferkorn (1984), en su evaluación taxonómica en ambientes del Delta del Orinoco, encontraron que las hojas microfilas predominantes en los diferentes depósitos correspondían a dicotiledóneas arborescentes del dosel superior del bosque.

La predominancia de este carácter en una comunidad ubicada a baja altitud, como se infiere lo es la paleofitoasociación, sugiere un tipo de vegetación abierta, ya que una mayor ocurrencia de hojas de mayor tamaño se asocia con una reducción en los valores de insolación común en bosques cerrados o en los estratos inferiores en una vegetación boscosa (sotobosque y dosel inferior).

En cuanto a la categoría tipo de ápice, Vareschi (1992) define la presencia del ápice “punta de gotero” en aquellas hojas con ápices acuminados, recalcando que esta característica en las hojas podría estar representando una estructura *idioforme*, donde este ápice no tiene valor de selección, o bien una estructura *conforme* cuando varias especies lignificadas de diversas familias en el mismo hábitat tienen hojas con los ápices alargados, es decir, ápices con puntas de gotero condicionados por su medio ambiente. La presencia de ápices acuminados es un carácter común en el trópico (Richards, 1998) observándose especialmente en los bosques tropicales lluviosos un alto porcentaje de especies (25 a 75%) con hojas desarrollando este tipo de configuración (Burnham & Johnson, 2004), que facilita el desagüe de la película de agua en la hoja en hábitats sometidos a altas precipitaciones.

En los fragmentos foliares analizados se encontró aproximadamente un 15% de morfoespecies con ápices acuminados lo cual sugiere condiciones húmedas en el área de

depósito. De hecho, este porcentaje podría ser mayor estando condicionado por la fragmentación de muchos de los fósiles donde un 65% de las improntas presentan un ápice fracturado o no preservado. En el diagrama de hojas correspondiente a la sección estratigráfica estudiada (Figura 11) se aprecia que las morfoespecies 14, 13, 5, 22, 10, 21, 20 y 33 poseen ápices acuminados, aunque estos parecen no indicar una gran extensión de la porción apical de la lámina como el observado en comunidades con un régimen de humedad alto. Indudablemente, si el valor funcional o no de este tipo de ápices es difícil de precisar en una comunidad vegetal moderna, es prácticamente improbable conocer su valor en una comunidad fósil ya que la atenuación o no del ápice dependerá de la caducidad de una especie (siempreverde o decidua), del régimen climático del área (micro, meso o megatérmico; Wolfe, 1993) y del desarrollo morfogenético de la hoja.

Con respecto a la categoría correspondiente a la forma de las hojas, se observó que el 51% entran en la categoría “hoja “normal”, término planteado por Vareschi (1992) para describir aquellas formas foliares elípticas, ovadas y obovadas. Esta hoja “normal” se considera la forma de mayor selección evolutiva en ambientes de condiciones templadas y tropicales constituyendo prácticamente el último escalón en la evolución morfogenética de la hoja, rasgo interpretado a partir de las primeras formas asimilatorias de una planta encontradas en el registro paleontológico (Stewart & Rothwell 1993; Vareschi, 1992; Willis & McElwain, 2002).

Por otra parte, los términos “hoja pluvial”, “hoja larga” y “hoja ancha” se refieren a láminas con formas oblongas (frecuentes en selvas pluviales), láminas cuyo ancho está comprendido entre un 10-25% de la longitud total (proporción $>4:1$) y láminas con una amplitud de $\pm 50\%$ del largo, respectivamente. En el caso de la hoja ancha, se trata, primordialmente, de hojas orbiculares con una proporción $1:1$, la cual apenas está representada por un 5% del total de las improntas fósiles.

Las proporciones predominantes en la taoflora corresponden a las relaciones largo/ancho entre $1.5:1$ a $3:1$ (Figura 10). Wolfe (1993) interpreta aquellas proporciones foliares comprendidas entre $2:1$ a $3:1$ como dominantes en ambientes húmedos a mésicos, bosques megatérmicos, y bosques cálidos mesotérmicos. Hojas con elongaciones mayores de la lámina guardando una relación largo/ancho superior a $4:1$, normalmente ocurren en ambientes con déficit hídrico como medida adaptativa para evitar un sobrecalentamiento de

la superficie foliar. Aunque apenas un 7% de las improntas foliares presentan una relación largo/ancho superior a 4:1, su presencia podría estar indicando tanto condiciones secas como la ocurrencia de especies que son comunes a ambientes riparios, específicamente plantas ubicadas sobre bancos asociadas a corrientes de agua con sustrato móvil (Stewart & Rothweel, 1993).

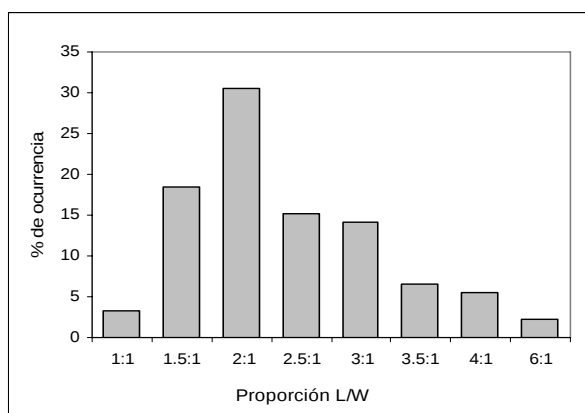


Figura 10. Proporciones largo/ancho en las improntas reconocidas en la taoflora estudiada.

La interpretación de los porcentajes con respecto a la forma de la hoja y la relación largo/ancho en la taoflora está condicionada por el potencial de preservación de las improntas foliares, donde en un 25% no pudo distinguirse la forma de la impresión foliar.

Finalmente, el valor obtenido como índice de diversidad ($Cd= 414$) para la taoflora se relaciona con los valores que Vareschi (1992) sugiere para comunidades con cierto déficit hídrico o bien en aquellas comunidades vegetales con baja diversidad florística y una baja complejidad ambiental. Hay que destacar que el modelo planteado por dicho autor considera que un índice de diversidad foliar alto cualquier una comunidad vegetal está relacionado con la cercanía al “óptimo ecológico” indicando la ocurrencia de un medio favorable para la ocupación de variados nichos ecológicos. En una comunidad fósil, el cálculo de este índice está enormemente condicionado por el número de muestras analizadas y por el tipo e intensidad de muestro, aspectos que afectan la cuantificación de la diversidad florística en la paleocomunidad.



Figura 11. Diagrama de hojas para la Formación Palmar. 1-2. Orden Fabales, morfoespecie 38 (MER/Pal/210) y 39 (MER/Pal/214). 3. *Incertae sedis*, morfoespecie 41 (MER/Pal/5.2-D). 4. Aff. *Ilex* sp., morfoespecie 12 (MER/Pal/58). 5. *Incertae sedis*, morfoespecie 18 (MER/Pal/17). 6. Aff. *Coccoloba* sp., morfoespecie 15 (MER/Pal/91.A). 7. *Incertae sedis*, morfoespecie 42 (MER/Pal/212). 8. Aff. *Clusia* sp., morfoespecie 1 (MER/Pal/69-B). 9. *Incertae sedis*, morfoespecie 2 (MER/Pal/58). 10. *Incertae sedis*, morfoespecie 44 (MER/Pal/71-B). 11. Aff. *Nectandra* sp., morfoespecie 6 (MER/Pal/87.2-C). 12. *Incertae sedis*, morfoespecie 4 (MER/Pal/164). 13. *Incertae sedis*, morfoespecie 9 (MER/Pal/211-A). 14. *Incertae sedis*, morfoespecie 14 (MER/Pal/74). 15. *Incertae sedis*, morfoespecie 25 (MER/Pal/43-A). 16. *Incertae sedis*, morfoespecie 3 (MER/Pal/87.2-E). 17. *Incertae sedis*, morfoespecie 11 (MER/Pal/41). 18. *Incertae sedis*, morfoespecie 2 (MER/Pal/58). 19. *Incertae sedis*, morfoespecie 24 (MER/Pal/2.3). 19. *Incertae sedis*, morfoespecie 7 (MER/Pal/52.1-C). 20. Aff. *Ocotea* sp., morfoespecie 16 (MER/Pal/87.2-D). 21. Orden Malvales, morfoespecie 34 (MER/Pal/52.1-A). 22. *Incertae sedis*, morfoespecie 8 (MER/Pal/90-B). 23. Aff. *Annona* sp., morfoespecie 26 (MER/Pal/198). 24. *Incertae sedis*, morfoespecie 17 (MER/Pal/105). 25. *Incertae sedis*, morfoespecie 28 (MER/Pal/123). 26. *Incertae sedis*, morfoespecie 19 (MER/Pal/172). 27. Orden Malvales, morfoespecie 35 (MER/Pal/137-2). 28. Aff. *Nectandra* sp., morfoespecie 29 (MER/Pal/176.1-A). 29. Aff. *Annona* sp., morfoespecie 27 (MER/Pal/30-A). 30. Aff. *Machaerium* sp., morfoespecie 13 (MER/Pal/126). 31. *Incertae sedis*, morfoespecie 5 (MER/Pal/12). 32. *Incertae sedis*, morfoespecie 23 (MER/Pal/87.2-G). 33. Aff. *Nectandra* sp., morfoespecie 40 (MER/Pal/59.2-A). 34. *Incertae sedis*, morfoespecie 43 (MER/Pal/4.2). 35. Aff. *Ocotea* sp., morfoespecie 22 (MER/Pal/173.1). 36. Aff. Lauraceae, morfoespecie 10 (MER/Pal/77A-A). 37. Aff. *Spondias* sp., morfoespecie 21 (MER/Pal/90-A). 38. Aff. *Persea* sp., morfoespecie 20 (MER/Pal/69-A). 39. Orden Malvales, morfoespecie 36 (MER/Pal/2.3-A). 40. *Incertae sedis*, morfoespecie 45 (MER/Pal/48). 41. Orden Malvales, morfoespecie 31 (MER/Pal/62.1). 42. *Incertae sedis*, morfoespecie 32 (MER/Pal/162). 43. Aff. *Porteria* sp., morfoespecie 31 (MER/Pal/24). 44. Aff. Lauraceae, morfoespecie 33 (MER/Pal/53-A). 45. *Incertae sedis*, morfoespecie 46 (MER/Pal/8). 46. Aff. *Coccoloba* sp., morfoespecie 30 (MER/Pal/88).

5.3. ASPECTOS PALEOFLORÍSTICOS Y PALEOECOLÓGICOS

5.3.a. Interpretaciones paleoclimáticas según la composición florística

La composición florística en el afloramiento estudiado está conformada por morfoespecies afines a las familias Annonaceae, Anacardiaceae, Aquifoliaceae, Clusiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Polygonaceae, Sapotaceae y a los órdenes Fabales y Malvales. Todas estas familias tienen una amplia distribución y se presentan en una gran variedad de hábitats (Tabla XI). Algunas de estas familias (Annonaceae, Lauraceae, Polygonaceae, Clusiaceae, Sapotaceae y Aquifoliaceae) aunque presentes en toda la región tropical y en una diversidad de ambientes, son más bien representativas de bosques húmedos (Gentry, 1988). Igualmente, cuatro de los diez géneros establecidos en la taoflora presentan un follaje siempreverde *Pouteria*, *Nectandra*, *Ocotea* y *Clusia* (según Veillon, 1997).

Esto conlleva a pensar que la paleoflora de la Formación Palmar, estuvo sometida a un clima tropical húmedo en contraste con el resultado obtenido a partir del análisis morfológico el cual sugiere una flora desarrollándose en un bosque seco tropical, cuya composición florística difiere en parte de la encontrada en la taoflora.

Pennington & Dick (2004b) sugiere que florísticamente los bosques secos tropicales presentan una menor diversidad de especies que los bosques húmedos tropicales aunque algunos poseen un relativo alto endemismo. Las familias dominantes son Mimosaceae, Fabaceae, Caesalpiniaceae, Bignoniaceae, Anacardiaceae, Burseraceae, Myrtaceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Euphorbiaceae, Flacourtiaceae, Capparidaceae y en algunas regiones se encuentran representantes de las Cactaceae. Por su parte, Veillon (1997) menciona que las especies dominantes en la selva de Ticoporo, descrita como un bosque climax de los bosques secos tropicales, son *Attalea butyracea* (Arecaceae), *Pouteria anibaefolia* (Sapotaceae), *Pachira quinata* (Bombacaceae) y *Terminalia amazonia* (Combretaceae).

A excepción del grupo de las leguminosas y las familias Anacardiaceae y Sapotaceae, ninguna de las afinidades taxonómicas encontradas en este trabajo fueron asociadas a las familias dominantes en los bosques secos.

El grupo de las leguminosas que caracterizan las comunidades boscosas en las llamadas selvas veraneras o bosques secos de Venezuela (González Boscán, 2003), no parecen ser un componente significativo en la paleoflora, encontrándose apenas representada por un

6% de los fitofósiles analizados, incluyendo impresiones foliares y un fruto. En la flórmula moderna descrita por Meléndez (1995) para la localidad de estudio las familias Fabaceae, Mimosaceae y Caesalpiniaceae se incluyen entre las más representativas con un 5%, 7% y 3% de ocurrencia, sobre un total de 75 familias identificadas.

Tabla XI. Aspectos fitogeográficos y ecológicos de las familias asignadas en la tafoflora.

Familia	Distribución fitogeográfica	Hábito	Ecología
Annonaceae	Pantropical ³	Árboles, arbustos, lianas.	Sabanas, bosques semicaducifolios, siempreverdes, de galería, morichales y matorrales ⁴
Anacardiaceae	Pantropical ³	Árboles grandes, arbustos.	Bosques siempreverde, bosques de galería, bosques semidecuidos.
Aquifoliaceae	Cosmopolita	Árboles o arbustos.	Común en bosques montanos ⁵
Clusiaceae	Pantropical	Formas leñosas: árboles, arbustos, lianas, pocas hierbas.	Ecosistemas de selvas nubladas y bosques nublados ⁶
Lauraceae	Pantropical ^{1,2}	Arbustos, árboles altos.	Selvas pluviales y de montaña, bosques siempreverde, bosques de galería.
Polygonaceae	Pantropical, Holártico ³	Árboles, arbustos, hierbas, a veces lianas.	Bosques de galerías, siempreverdes, montanos, semidecuidos, límites de sabanas ⁷
Sapotaceae	Pantropical, Subtropical ³	Árboles o arbustos.	Bosques de tierras bajas ⁵
Orden Fabales	Cosmopolita	Árboles, arbustos, trepadoras, hierbas.	Vegetación abierta
Orden Malvales	Pantropical, Subtropical ³	Formas leñosas dominantes, pocas hierbas.	Bosques de galerías, siempreverdes, semidecuidos

1. Bernardi, 1962. 2. van der Werff & Rohwer, 1999. 3. Ricardi, 1992. 4. Wingfield, 2006. 5. Gentry, 1993. 6. Ataroff, 2001. 7. Aymard & Howard, 2004.

El bajo porcentaje de especies del orden Fabales encontradas en la tafoflora concuerda con lo comentado por Lorente (1986) quien reporta para núcleos de la Formación Palmar la ocurrencia de los palinomorfos *Striatricolpites catatumbus* y *Margocolporites vanwijhei*, asociados con géneros modernos del orden Fabales, siendo estos escasos dentro del registro estratigráfico para la cuenca del lago de Maracaibo durante el Mioceno.

Un mayor porcentaje de especímenes (11%) presentó semejanzas con la familia Lauraceae, donde ocho de las 46 morfoespecies descritas parecen ser afines con géneros de

esta familia. Lauraceae tiene una distribución pantropical, con muchas de sus especies creciendo en selvas tropicales lluviosas (Ricardi, 1992). Según Meléndez (1995) la única especie perteneciente a la familia Lauraceae en el bosque actual corresponde a *Nectandra glandulifolia*.

Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira (2004) argumentan que la presencia de los géneros *Annona* y *Nectandra* en una flora cenozoica de Brasil es indicativo de climas con alta pluviosidad y altas temperaturas durante el Mioceno. De hecho, *Annona*, presente en el Eoceno de Suramérica, se considera uno de los géneros de angiospermas potencialmente indicativos de bosques tropicales lluviosos (Burnham & Johnson, 2004).

En la taoflora se encontraron cuatro especímenes (morfoespecies 26 y 27) similares a este género. Así por ejemplo la especie *Annona jahnii* que aquí fue relacionada con la Morfoespecie 26, es una especie de distribución restringida a la cuenca del Orinoco, encontrándose únicamente en los llanos de Venezuela y Colombia y raramente en bosques deciduos de la Guayana (Guevara, 2001). En el bosque actual el género *Annona* no está reportado más si la familia Annonaceae Meléndez (1995). Evidentemente, la diversidad de morfoespecies asociadas a la familia Lauraceae y Annonaceae sugiere un clima tropical más bien húmedo en el área durante el Mioceno. Igualmente, familias pertenecientes al orden Malvales parecen estar bien representadas en bosques húmedos, siendo un componente significativo en bosques tropófilos y bosques estacionales inundables (Camaripano-Venero & Castillo, 2003; Díaz & Rosales, 2006).

La familia Sapotaceae, representada apenas por un solo ejemplar (Morfoespecie 31, MERC/Pal/24) asignado al género *Pouteria*, es otra de las familias señaladas por Burnham & Johnson (2004) como indicadoras de bosque lluviosos en el Eoceno.

El género *Spondias* (Anacardiaceae), y en particular la especie *Spondias mombin*, con la cual se encontraron analogías morfológicas en tres de los ejemplares de la taoflora (Morfoespecie 21), es una de las especies de mayor dominancia en los bosques de la Reserva Forestal Caparo, mostrando un alto rango de amplitud ecológica en las selvas de la región (Guevara, 2001).

Con respecto a la familia Aquifoliaceae, esta igualmente tiene una distribución geográfica muy amplia siendo más diversa en el paleocontinente de Laurasia (Raven & Axelrod, 1974) que en el de Gondwana. Según Graham (1999) *Ilex* parece representar uno

de los pocos elementos de regiones templadas que se encuentran en el Paleógeno y Neógeno del norte de Suramérica. En Venezuela el género *Ilex* crece en los bosques montanos bajos, bosques lluviosos (Lorente, 1986) páramos y bosque secos (Aymard, 2007, com. personal UNELLEZ), sin embargo esta especie no fue reportada por Meléndez (1995) en el área de estudio.

En el caso de la familia Polygonaceae, representada en la taoflora por el género *Coccoloba*, esta parece dominar en climas secos. Ricardi (1997) sugiere que taxa de la familia Polygonaceae, como el resto de las familias que conforman la subclase Caryophyllidae, han evolucionado hacia una adaptación a gradientes ambientales áridos y calurosos en zonas tropicales o extratropicales. Uno de los ejemplares analizados (Morfoespecie 15, MER/Pal/91) se asemeja a la especie *Coccoloba uvifera* la cual se distribuye en la franja tropical y subtropical ocupando ambientes muy secos (Holdridge, 1967).

Por otra parte, existe plasticidad en ciertos géneros para adaptarse a diferentes regímenes climáticos. Por ejemplo las formas arbóreas de *Clusia* se citan entre las especies vegetales más representativas para los ecosistemas de selva nublada y bosques nublados en la Cordillera de Mérida, Sierra de Perijá, Cordillera de La Costa, Sistema Guayanés, Cerro Santa Ana y Cerro Copey (Ataroff, 2001). Couto & Cordeiro (2005) señalan que el género *Clusia* es un indicador de los estados iniciales y avanzados de regeneración de bosques bajos primarios y muy común en la vegetación tipo restinga en Brasil.

Si bien las afinidades taxonómicas asignadas a la taoflora no parecen indicar que el bosque representa el biotipo seco, en la actualidad en el área comprendida al sur del lago de Maracaibo se extiende una zona caracterizada por comunidades vegetales cuya composición florística, temperatura y condiciones de sequía a lo largo del año indican la existencia de un bosque seco tropical (Veillon, 1997), condiciones que pudieron estar ya establecidas para el Mioceno. Según Pennington & Dick (2004b) los bosques secos estacionales del neotrópico, que en la actualidad presentan una distribución disjunta entre el sur y norte de Suramérica, pudieron haber tenido una mayor extensión antes del Plioceno. Estos bosques crecen en áreas con una fuerte estacionalidad de las precipitaciones, cuyos valores medios son inferiores a los 1600 mm anuales.

Tomando en cuenta la información extraída del análisis morfológico y las designaciones taxonómicas, la taoflora de la Formación Palmar podría estar representando la ocurrencia de una mezcla vegetacional conformada por elementos con una amplia distribución fitogeográfica y un rango ecológico también amplio, creciendo bajo condiciones cálidas y con una estacionalidad en las precipitaciones como la que se tiene en el presente en la misma región, aunque con una disponibilidad menor de agua que indudablemente ejerció un efecto decisivo en la configuración foliar hacia formas adaptables a la escasez hídrica.

Adicionalmente, las morfoespecies asignadas a taxones cuyos requerimientos actuales se asocian a condiciones húmedas pudieran estar indicando que los factores edáficos o incluso geomorfológicos locales jugaron un papel importante en la composición paleoflorística. Al estar la taoflora sometida a condiciones climáticas con cierto déficit de agua, el desarrollo de especies con requerimientos húmedos tuvo que haber estado restringido a zonas de mayor drenaje, mayor disponibilidad de nutrientes y mayor humedad.

Guevara (2011) concluyó que la vegetación en el bosque seco tropical donde se ubica actualmente la Reserva Forestal Caparo, está formada por un mosaico de ecosistemas en un gradiente de complejidad fisiográfica y edáfica, resultado de la dinámica geomorfológica de la llanura aluvial, condiciones que pueden extrapolarse a la taoflora.

Por otra parte, si se considera que la cordillera no había alcanzado su magnitud actual, probablemente estos espacios habrían sido importantes centros para la dispersión de especies. La región, al haberse encontrado bajo condiciones climáticas más secas a las actuales, probablemente constituyó una zona de refugio según las teorías sobre el papel de los bosques secos tropicales, especialmente los bosques de galería, en la biodiversidad del Neotrópico (Pennington & Dick, 2004b).

A pesar de los escasos registros fitofosilíferos del Paleógeno y Neógeno para la zona neotropical, se ha demostrado la existencia de una flora tropical en toda la región ecuatorial de América del Sur desde el Eoceno hasta el presente (Chaney, 1947), extendiéndose incluso hacia la zona más septentrional del continente durante el Neógeno (Argentina y Chile) donde se evidencia el desarrollo de una paleoflora subtropical neógena (Hinojosa, 2005). Algunos trabajos sobre taofloras miocénicas en el norte de Suramérica,

específicamente en localidades de Cuba (Berry, 1939a), Venezuela (Berry, 1921, 1936b, 1939b), Colombia (Berry, 1936a), Trinidad (Berry, 1925a) y Brasil (Duarte, 2004) soportan un clima tropical para la región representada por los género *Entada*, *Ficus*, *Annona*, *Coussopoa*, *Heliconia*, *Inga*, *Tapirira*, entre otros.

5.3.b. Interpretaciones paleoambientales.

Los aspectos fisionómicos de las improntas foliares, las interpretaciones tafonómicas y el contenido paleoflorístico del depósito fosilífero, sugiere que el ambiente general de depositación fue una llanura aluvial. La mezcla de elementos vegetales sugerida pudo haber sido respuesta de la ubicación del depósito fosilífero dentro de la misma llanura.

Tomando en consideración el análisis fisionómico de la tafoflora y en particular el carácter microfilo y el margen entero de las hojas esto sugiere un tipo de vegetación abierta con predominio de dicotiledóneas arborescentes del dosel superior del bosque. No obstante, el carácter siempreverde de los taxones con los cuales se encontró correspondencia morfológica así como su aparición actual en bosques húmedos, indica que el depósito de hojas se ubicó en una zona con agua (de transición) entre un río y la llanura aluvial. Probablemente la asociación fosilífera estuvo sujeta a condiciones estacionalmente húmedas como ocurre en el bosque estacional semidecíduo, lo cual propició la presencia de un bosque con tales características.

Otro de los aspectos que soporta la posible complejidad en la composición de la vegetación descrita, lo conforma la disposición de los fitofragmentos foliares en algunas muestras de rocas. Así, en muchos de los bloques extraídos de los afloramientos, se observó un gran número de hojas distribuidas aleatoriamente, en el mismo plano de estratificación y con diferentes grados de preservación, en ocasiones representado una hojarasca rica en especies. Particularmente el espécimen MER/Pal/87.2 muestra, en un área de 70 cm², unas ocho formas foliares probablemente provenientes de diferentes especies (Figura 12). En otras rocas se aprecia un conjunto de hojas orientadas en una misma dirección (MER/Pal/77-A), lo cual podría reflejar la influencia de una corriente de agua en la orientación de los fitofragmentos antes de ser incorporados al sedimento.

De acuerdo al estado de los ejemplares fósiles un 64% de las improntas foliares mostró evidencias de fractura mecánica lo cual refleja el transporte sufrido por las hojas desde el

momento en que cayeron al sustrato hasta el momento en que formaron parte del sedimento.

Otro de los aspectos tafonómicos importante asociados al depósito fitofosilífero lo constituye la relación planta-insecto, expresada principalmente por la degradación de las hojas por invertebrados y decaimiento por actividad de hongos y bacterias. En algunos ejemplares se observaron huellas de agallas (MER/Pal/198) y evidencias de alimentación en el margen de la hoja (MER/Pal/12, MER/Pal/43-A). Este bajo nivel en rasgos de herbivoría por insectos, encontrado en la taoflora podría estar sujeto a dos causas fundamentales: a) a una difícil fosilización de rasgos asociados a la interacción planta-insecto; b) a un bajo número de muestras analizadas, c) a que dicha relación es mayor en bosques lluviosos (Burnham & Johnson, 2004). La escasa evidencia de señales de herbivoría también sugiere una tasa de depositación alta donde el material fue inmediatamente cubierto por sedimentos, retardando su degradación.

Todas estas particularidades observadas en la taoflora permiten considerar que la asociación corresponde a un depósito paraautoctono caracterizado por el dominio de importantes fósiles de especies arbóreas, representando la comunidad vegetal que crecía en el área en un ambiente de probablemente de baja energía. Igualmente el análisis en conjunto de las características de la taoflora permite el reconocimiento de un sub-ambiente depositacional dentro de una gran llanura deltaica atendiendo a los modelos paleoambientales previamente señalados por autores como Lorente (1986) y Laya (2006), entre otros. Esto también conlleva a pensar que la taoflora representa un *ecotono*.

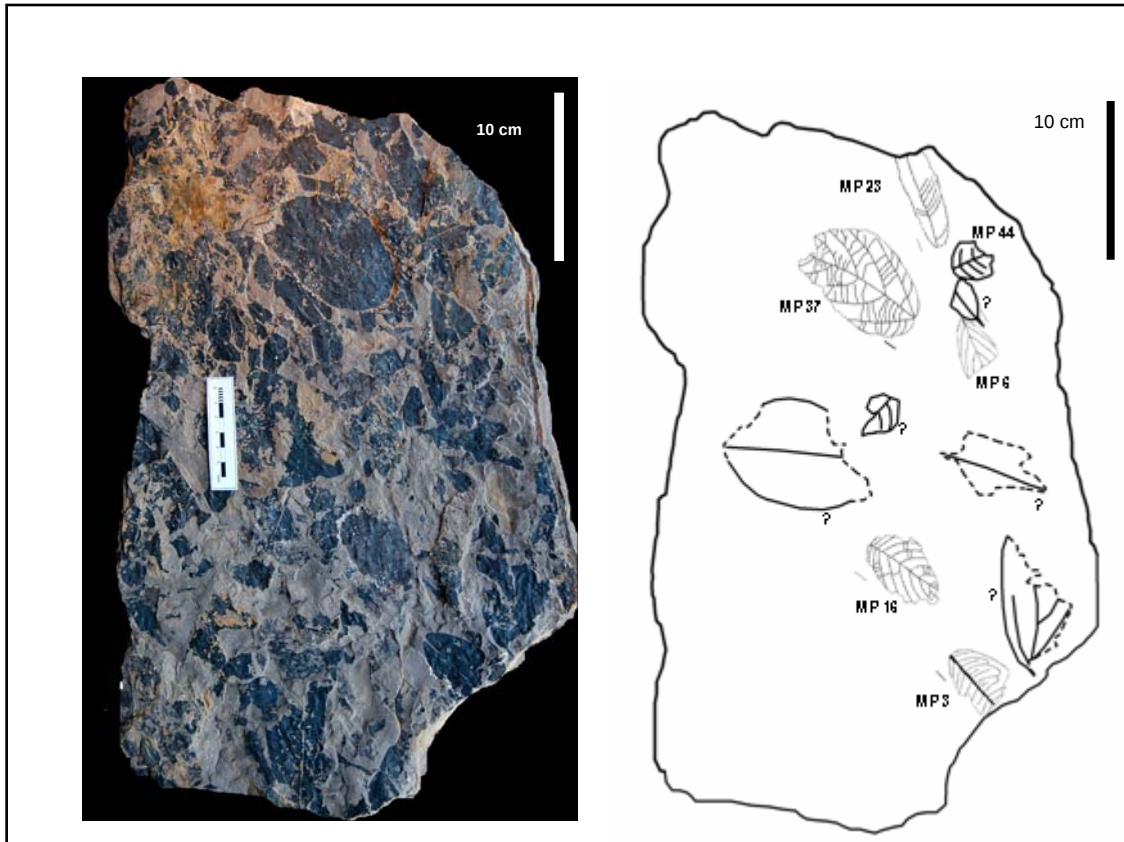


Figura 12. Diversidad de formas foliares en MFR/2al/87.2 donde fueron reconocidas las morfoespecies (MP) 3, 5, 15, 23, 37, 44 y otras formas no identificadas.

5.4. CONSIDERACIONES PALEOFITOGEOGRÁFICAS

Todas las familias asignadas en la taoflora con una historia filogenética que se remonta al Maastrichtiense y Paleoceno (Tabla XI), están presentes en el dominio pantropical lo cual indica el origen netamente tropical de la paleoflora en el depósito sedimentario. Muchos autores han señalado el origen gondwanico de la flora suramericana (Graham, 1999; Raven & Axelrod, 1974) la cual ha sufrido diferentes eventos de extinción, aislamiento, especiación y dispersión como consecuencia de la dinámica geológica y climática del continente (Wilf *et al.* 2003).

En particular, las subclases Magnolidae y Caryophyllidae, representadas en la taoflora por los órdenes Magnoliales (Annonaceae), Laurales (Lauraceae), Caryophyllales (Polygonaceae), Malpighiales (Clusiaceae), Ericales (Sapotaceae) y el orden Malvales, pudieron haberse originado y diversificado durante el Cenomaniense en el hemisferio norte y luego habrían migrado durante el Paleoceno desde África occidental por un océano más

estrecho que el actual océano Atlántico (Raven & Axerold, 1974). En el caso de la subclase Rosidae, cuya divergencia tuvo lugar a partir del grupo ancestral Magnoliidae (Ricardi, 1992) está representada por los órdenes Fabales, Aquifoliales y Sapindales los cuales igualmente se originaron en la Gondwana occidental donde condiciones de relativa aridez habrían favorecido la evolución de este grupo (Raven & Axerold, 1974).

Tabla XII. Aspectos estratigráficos y fitogeográficos de los morfotaxa descritos en la taoflora.

Familia	Primera aparición estratigráfica	Distribución geográfica	Géneros/distribución
Annonaceae	Cenomaniense ³	Pantropical ⁴	Annona= Pantropical
Anacardiaceae	Cenomaniense ³	Pantropical ⁴	Spondias= Neotropical?
Aquifoliaceae	Maastrichtiense ⁸	Pantropical	Ilex= tropical y subtropical
Clusiaceae	Maastrichtiense ⁹	Pantropical	Clusia = Neotropical
Lauraceae ^{1,2}	Cenomaniense ³	Pantropical	Nectandra, Ocotea, Persea= Pantropicales
Polygonaceae	Paleoceno ⁴	Pantropical, Holártico ⁴	Coccoloba=Neotropical?
Sapotaceae	Maastrichtiense ⁵	Pantropical, Subtropical ⁴	Pouteria = Pantropical
Orden Fabales	Cretácico temprano	Cosmopolita	Mahoe = Cosmopolita
Orden Malvales	Maastrichtiense ⁷	tropical, Subtropical ⁵	

1. Bernardi, 1962. 2. van der Werff & Rohwer, 1999. 3. Franco-Delgado & Bernardes-de-Oliveira, 2004. 4. Ricardi, 1992. 5. Raven & Axerold, 1974. 6. Herendeen *et al.* 1992. 7. Stewart & Rothwell, 1993.

Al analizar en detalle la distribución de los diferentes géneros asociados en la taoflora en las diferentes unidades fitogeográficas modernas, se observa que estos tienen una distribución amplia en la región tropical. También Hooghiemstra *et al.* (2006) interpretaron que la vegetación de la llanura de Bogotá durante el Mioceno tardío (con una paleoelevación ca. 700 m) estuvo dominada por taxa de tierras bajas de una amplia distribución tropical y neotropical que en la actualidad se encuentran en bosques tipo Varzea de la cuenca amazónica, caracterizando la vegetación “pre-levantamiento” de Los Andes, misma situación que se puede evidenciar en la taoflora de la Formación Palmar.

Al comparar el contenido paleoflorístico con algunos listados florísticos en bosques tropicales modernos de diferente ecología como bosques de *terra firme* (Aymard, 2000), vegetación tipo *Varzea* (Díaz & Rosales, 2006), *bosque seco tropical* (Guevara 2001; Veillon, 1997), *bosque inundable* del Amazonas (Camaripano-Venero & Castillo, 2003),

flora de Los Llanos (Duno de Stefano *et al.*, 2006), flora del sur del Lago de Maracaibo (Rondón, 1995) y bosque sub-montano (Meléndez, 1995) ocho de los géneros reconocidos en la taoflora *Coccoloba*, *Annona*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Pouteria*, *Clusia*, *Ilex* y *Machaerium* comparten su distribución específicamente con bosques de *terra firme*, bosque inundables del Amazonas y flora de Los Llanos. Con la flora del sur del Lago se comparten siete elementos, todos los anteriores a excepción de *Ilex* que no aparece reportado en el listado visto. Con el resto de los bosques se comparte un menor número de géneros: varzea (5 géneros) *Spondias*, *Coccoloba*, *Nectandra*, *Machaerium* y *Pouteria*; bosque seco tropical (5 géneros): *Annona*, *Ocotea*, *Coccoloba*, *Pouteria*, *Spondias*; sub-montano (4 géneros): *Spondias*, *Nectandra*, *Clusia*, *Machaerium*. En líneas generales, a nivel genérico hay pocos taxa comunes entre la taoflora y el bosque moderno que se ubica en la región de El Vigía, más si lo hay a nivel familia. De las nueve familias que se presume están presentes en la taoflora, seis están reportadas en la flora local con pocos representantes (Annonaceae, Fabaceae, Lauraceae, Polygonaceae, Anacardiaceae y Clusiaceae).

Algunas especies, como *Annona jahnii* que aquí fue asociada a dos de las morfoespecies descritas, es de distribución restringida a la región de Los Llanos y Orinoquía, lo cual sugiere la presencia de taxa de origen quizá amazónicos en el conjunto paleoflorístico.

De acuerdo al modelo paleogeográfico planteado por Hoorn *et al.* (1995) para el norte de Suramérica, hacia el Oligoceno y Mioceno temprano el sistema montañoso de Los Andes del norte no había alcanzando la altura que tiene en la actualidad, lo cual pudo haber favorecido la dispersión de las especies a través de una faja de vegetación continua desde el sur (Amazonía?) hasta el norte del continente.

Atendiendo a la distribución paleofitogeográfica de los diferentes grupos taxonómicos que pudieron haber conformado la paleoflora de la Formación Palmar la hipótesis sobre la existencia de un sistema fluvial en sentido sur-norte que desembocaba en el norte de Venezuela durante el Mioceno formando una gran planicie aluvial en las cuencas de Falcón y Maracaibo (Díaz de Gamero, 1996; Linares, 2004) puede ser sustentada en parte por la composición florística de la taoflora, aunque todos los elementos reconocidos tienen una amplia distribución en el neotrópico. No obstante, floras asociadas directamente a la

presencia de lo que fue un proto-Orinoco con la consecuente migración de elementos orinocenses deberán buscarse en sedimentos más antiguos quizás del Eoceno (p.ej. Formaciones Misoa, San Javier) y del Oligoceno (p. ej. Formación Carbonera) de Los Andes.

www.bdigital.ula.ve

VI. CONCLUSIONES

De las 46 morfoespecies descritas, 23 muestran afinidad con elementos modernos, distribuidos en diez géneros (*Annona*, *Nectandra*, *Ocotea*, *Persea*, *Coccoloba*, *Clusia*, *Pouteria*, *Machaerium*, *Ilex*, y *Spondias*), ocho familias (Annonaceae, Lauraceae, Polygonaceae, Clusiaceae, Sapotaceae, Fabaceae, Aquifoliaceae, Anacardiaceae) y nueve órdenes (Magnoliales, Laurales, Polygonales, Theales, Ebenales, Malvales, Fabales, Celastrales, Sapindales).

De acuerdo a los requerimientos ecológicos de los taxa actuales con los que se encontró cierta afinidad en la taoflora, sumado a la información morfológica aportada por los macrofitofósiles, se plantea que el conjunto paleoflorístico corresponde a un tipo de vegetación de bosques de tierras bajas. Específicamente, tomando en cuenta el componente taxonómico, tafonómico y fisionómico extraído del análisis de la taoflora se concluye que esta representa una mezcla de elementos provenientes de las zonas de vida *bosque húmedo tropical* y *bosque seco tropical*, donde hubo una gran influencia de elementos florísticos de amplia distribución tropical y neotropical.

De acuerdo a los parámetros climáticos calculados en la taoflora se plantea una precipitación alrededor de los 1.000 mm anuales y una temperatura media anual de 28° C +/-2, valores que evidentemente afectaron la morfología foliar y su adaptación a condiciones cálidas. Las estimaciones paleoclimáticas en la taoflora, donde se infieren temperaturas más elevadas que las actuales, además del desarrollo de una paleoflora de dominio tropical, soportan el modelo de calentamiento durante el Mioceno. Tanto el enfoque fisionómico como el florístico permiten inferir condiciones climáticas de tipo cálido.

Las características tanto fisionómicas como paleoflorística de la taoflora mostraron diferencias con la flora actual que crece en el área donde se exponen estas rocas, la cual ha sido descrita como propia de un bosque sub-montano.

La composición paleoflorística encontrada, asociada a una vegetación siempreverde y creciendo en condiciones húmedas, refleja el carácter localizado de la taoflora, correspondiendo a un depósito paraautoctono representado la comunidad vegetal que crecía en el área. No cabe duda que los diferentes fragmentos foliares descritos podrían

corresponder a una formación vegetal más compleja durante el Mioceno, teniéndose apenas representado una muestra de lo que fue un bosque más diversificado.

En líneas generales, las angiospermas aportan el mayor número de fósiles a la paleoasociación en la Formación Palmar tanto en el registro paleopalinológico (Lorente, 1986) como en el registro macrofósilífero (este trabajo), siendo este último dominado por componentes arbóreos, sugiriendo un biotipo boscoso.

La taoflora estuvo dominada por elementos florísticos de amplia distribución en la región tropical. La composición florística establecida refleja la filogenia y origen de la paleoflora dominada por un porcentaje significativo de grupos primitivos como lo es Magnoliidae. Probablemente, durante los últimos 20 millones de años los taxa reconocidos en la taoflora han conservado su presencia en los mismos nichos ecológicos, teniendo requerimientos climáticos similares a los del presente.

Limitaciones y Recomendaciones

Una de las mayores limitaciones en la ejecución de este trabajo fue la carencia de trabajos florísticos publicados para el neotrópico donde se describa en detalle parámetros morfológicos de la lámina foliar, especialmente para Venezuela. La selección de un modelo estadístico para la caracterización paleoclimática de la asociación fósil que mejor representase la predicción de la paleotemperatura y paleoprecipitación para la localidad, estuvo limitada a unos pocos trabajos debido principalmente al escaso número de investigaciones sobre la morfología foliar y su relación con las características climáticas tanto en una comunidad fósil o actual en el trópico de Suramérica.

Estudios paleobotánicos concentrados en rocas Cenozoicas son escasísimos en nuestro país. El desconocimiento de la composición paleoflorística, en el caso específico de las angiospermas, del Cenozoico y Mesozoico, impide hacer un seguimiento tanto filogenético como de la evolución de la vegetación en respuesta a cambios ambientales o climáticos. Evidentemente el reconocimiento de macrofósiles vegetales pertenecientes al Mesozoico brindaría importantes datos para la reconstrucción paleoflorística de los ambientes sedimentarios del norte de Suramérica.

Un factor que puede estar afectando la interpretación de la paleocomunidad vegetal lo constituye el componente que quedo sin identificar dentro de la paleoflora (21% de los ejemplares), cuya asociación con géneros modernos enriquecerían las interpretaciones paleoflorísticas. Adicionalmente, el estudio de una sección estratigráfica no es suficiente para una interpretación de carácter regional, por lo cual la inclusión de nuevas secciones estratigráficas aportará mayores datos para la interpretación de la paleovegetación.

Sin embargo, las observaciones generadas a partir del estudio de esta taoflora brindan un importante elemento de comparación para futuras investigaciones paleontológicas. De este modo, se considera relevante el desarrollo de estudios paleoclimáticos basados en criterios morfológicos foliares sobre todo ese componente paleobotánico inexplorado en muchas localidades fosilíferas de Venezuela.

www.bdigital.ula.ve

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abele G., A. 2000. Estudio florístico de un relicto de Bosque Montano Alto ubicado al sur de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela. Universidad de Los Andes. Tesis de Grado. Inédito. 153 p.
- Aguilera, O. A. 2004. Tesoros Paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad. Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda. Coro, Venezuela. 148 p.
- Andressen, R. & Ponte, R. 1973. Estudio Integral de la Cuenca Chama y Capazón. Subproyecto II. Climatología e Hidrología. Mérida, Universidad de Los Andes. Instituto de Geografía.
- APG II (Angiosperm Phylogenetic Group). 2003. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 399–436.
- Armiño, J.F. & G. Allen. 1990. Estratigrafía litológica y secuencial de la sección terciaria del Río Chama en el flanco norte de los Andes centrales. Venezuela. *Congreso Venezolano de Geofísica, Memorias V*, 244-251.
- Ataroff, M. 2001. Venezuela. En: Kapelle, M. & Brown (eds.). Bosques nublados del neotrópico. Ediciones Instituto Nacional de Biodiversidad. p 397-442.
- Ataroff, M. & Sarmiento, L. 2003. Diversidad de Los Andes de Venezuela. I Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida. CD-ROM, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE). Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Axelrod, D. & Bailey, H. 1969. Paleotemperature analysis of Tertiary Floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 6: 165-195.
- Aymard, G. & Howard, R. 2004. Polygonaceae. En: *Flora of the Venezuelan Guayana* (J.A. Steyermark, P.E. Berry y B.K. Holst, eds. gen.), Vol. 8: *Pteridophytes; Spermatophytes: Acanthaceae–Araceae* (P.E. Berry, B.K. Holst y K. Yatskievych, eds.), pp. 413–469. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Aymard, G. 2000. Estudio de la composición florística en bosques de Terra Firme del alto río Orinoco, Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 23(2): 123-156.
- Bailey, J. & E. Sinnott 1916. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves. *Amer. J. Botany*, 3: 24–39.
- Benedetto, G. A. & O. Odreman. 1977a. Bioestratigrafía de las unidades permocarbónicas aflorantes en el área de Carache-Agua de Obispo, Estado Trujillo, Venezuela. En: *Memorias V Congreso Geológico Venezolano, Caracas, M.E.M.-S.V.G.*, 1: 253-288.
- Benedetto, G. & O. Odreman. 1977b. Nuevas evidencias paleontológicas en la Formación La Quinta, su edad y correlación con las unidades aflorantes en la Sierra de Perijá y cordillera oriental de Colombia. En: *Memorias V Congreso Geológico Venezolano, Caracas, M.E.M.-S.V.G.*, 1: 87-106.

- Benedetto, G. & O. Odreman. 1977c. Paleontología y edad de la Formación Tinacoa, Sierra de Périja, Edo. Zulia, Venezuela. En: *Memorias V Congreso Geológico Venezolano, Caracas, M.E.M.-S.V.G.*, 1:15-32.
- Bernadi, L. 1962. Lauráceas. Universidad de Los Andes, Fac. Ciencias Forestales. Mérida, 355 p.
- Berry, C. M. 1994. First record of the Devonian Lycophyte *Leclerquia* from South America. *Geol. Mag.* 131(2): 269-272.
- Berry, C. M. 2000. A reconsideration of *Wattieza* Stockmans (here attributed to Cladoxylopsida) based on a new species from Devonian of Venezuela. *Rev. Palaeobotany and Palynology*, 112: 125-146.
- Berry, C. M. & D. Edwards. 1995. New species of the lycophyte *Colpodexylon* Banks from the Devonian of Venezuela. *Palaeontographica B*, 137: 59-74.
- Berry, C. M. & D. Edwards. 1996. *Anapaulia moodyi* gen. et sp. nov.: a probable iridopteridalean compression fossil from the Devonian of western Venezuela. *Rev. Palaeobotany and Palynology*, 93: 127-145.
- Berry, C. M. & D. Edwards. 1997. A new species of the lycopsid *Gilboaphyton* Arnold from the Devonian of Venezuela and New York with a revision of the closely related genus *Archaeosigilaria* Kidston. *Rev. Palaeobotany and Palynology*, 96: 47-70.
- Berry, C. M., Casas, J. F. & J. M. Moody. 1993. Diverse Devonian plant assemblages from Venezuela. *Doc. Lab. Geol. Fac. Sci. Lyon*, 125: 29-42.
- Berry, C. M. & W. E. Stein. 2000. A new iridopteridalean from Devonian of western Venezuela. *International J. Plants Sciences*, 161(5): 807-827.
- Berry, E. W. 1920. A Fossil Sea Bean from Venezuela. *American J. of Science*, Vol. L, 298: 310-313.
- Berry, E. W. 1921. Tertiary fossil plants from Venezuela. *U. S. Natural Museum Proceedings*, 59: 553-579.
- Berry, E.W. 1924. Fossil fruits from Eastern Andes of Colombia. *Bull. Torrey Botanical Club*, 51(2); 61-67.
- Berry, E.W. 1925a. The Tertiary flora of the Island of Trinidad, B.W.I. *The Johns Hopkins Univ. Studies in Geology*, 6: 71-160.
- Berry, E.W. 1925b. A Miocene flora from Patagonia. *The Johns Hopkins Univ. Studies in Geology*, 6: 183-251.
- Berry, E.W. 1925c. Tertiary fossil plants from Eastern Peru. *The Johns Hopkins Univ. Studies in Geology*, 6: 163-181.
- Berry, E. W. 1929. Tertiary fossil plants from Colombia, South America. *U. S. Natural Museum Proceedings*, 75, 4.
- Berry, E. W. 1929. Fossil fruits in the Ancon sandstone of Ecuador. *J. of Paleontology*, 3: 298-301.

- Berry, E. W. 1935. Tertiary Plants from Brazil. *Proc. American Philos. Soc.* 75(7): 565-590.
- Berry, E. W. 1936a. Miocene plants from Colombia, South America. *Bull. Torrey Botanical Club*, 63(2): 53-66.
- Berry, E. W. 1936b. Tertiary fossil plants from Venezuela. *U. S. Nat. Museum Proc.* 83: 335-360.
- Berry, E. W. 1937a. Lower cretaceous plants beneath the floodplain of the Orinoco. *The John Hopkins Univ. Studies in Geology*, 12: 107-110.
- Berry, E. W. 1937b. *Gyrocarpus* and other fossils plants from Cumarebo field in Venezuela. *J. Wash. Acad. Sc.* 27(12): 501-506.
- Berry, E. W. 1937c. Tertiary Floras of Eastern North America. *The Botanical Review*, 3: 31-46.
- Berry, E.W. 1939a. A Miocene flora from the Gorge of the Yumuri River, Matanzas, Cuba. *The John Hopkins Univ. Studies in Geology*, 13: 95-135.
- Berry, E. W. 1939b. Eocene plants from a well core in Venezuela. In: Contribution to the Paleobotany of Middle South America. *John Hopkins Univ. Studies in Geology*, 13: 157-161.
- Berry, E.W. 1939c. Fossil plants from the state of Anzoátegui: Venezuela. Contribution to the Paleobotany of Middle South America. *John Hopkins Univ. Studies in Geology*, 13: 137-155.
- Burnham, R. 1993. Reconstructing Richness in the Plant Fossil Record. *Palaios* 8, 376-384.
- Burnham, R. & Graham, A. 1999. The History of Neotropical vegetation: New Developments and Status. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 86: 546-589.
- Burnham, R., Pitman, N., Johnson, K., & P. Wilf. 2001. Habitat-related error in estimating temperatures from leaf margins in a humid tropical forest. *Am. J. Botany*, 88: 1096-1102.
- Burnham, R. & Johnson, K. 2004. South American Paleobotany and the origins of Neotropical rainforest. *Phil. Trans. Royal Soc. London B.* 359: 1595-1610.
- Burnham, R., Ellis, B. & K. Johnson. 2005. Modern Tropical Forest Taxonomy: Does High Biodiversity Affect Paleoclimatic Interpretations? *Palaios* 20, 439-451.
- Bruch, A.A., Utescher, T. Mosbrugger, V. Gabrielyan, I. & D.A. Ivanov. 2006. Late Miocene climate in the circum-Alpine realm—a quantitative analysis of terrestrial palaeofloras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238: 270-280.
- Camaripano-Venero, B. & Castillo, A. 2003. Catálogo de Espermatófitas del Bosque Estacionalmente Inundable del Río Sopapo. Estado Amazonas, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 26(2): 125-229.
- Castrillo D. J.T., Hervouet, Y., Bongiorno, F. & O. Odreman. 2006. Evolución Estructural del Flanco Nor-Occidental de Los Andes Venezolanos (Región de Valera). En: XIII Congreso Venezolano de Geofísica, Caracas. Libro de resúmenes.

- Chaloner, W. & Creber, G. 1990. Do fossil plants give a climatic signal? *J. Geological Soc. London* 147: 343-350.
- Chaney, R. 1947. Tertiary Centers and Migration Routes. *Ecological Monographs*, 17: 139-148.
- Cleal, C. J. 1986. Identifying plants fragments. In: Spicer, R.A. & Thomas, B.A. (eds.). *Systematic and Taxonomic Approaches in Paleobotany*. The Systematics Association, Special Vol. 31: 51-65.
- Collinson, M. 1986. Use of modern generic names for plant fossils. In: R.A. Spicer & B.A. Thomas (eds.). *Systematic and Taxonomic approaches in Palaeobotany*. The Systematics Association, Special Vol. 31: 91-104.
- Colinvaux, P.A. & P.E. De Oliveira. 2001. Amazon plant diversity and climate through the Cenozoic. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166: 51-63.
- Couto, O. S. & Cordeiro, R. M. S. 2005. Manual de Reconhecimento de Espécies Vegetais da restinga do Estado de São Paulo. Governo do Estado de São Paulo; Secretaria do Meio Ambiente, Departamento Estadual de Proteção de Recursos Naturais. DEPRN. São Paulo. 440 p.
- Cronquist, A. 1992. *An integrated system of classification of flowering plants*. 6th ed., Columbia University Press, New York.
- Dana, R., Wilf, P., Janesko, D., Kowalski, F. & D. Dilcher. 2005. Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape: potential proxies for the fossil record. *Amer. J. Botany*, 92(7): 1141-1151.
- Díaz, W. & Rosales, J. 2006. Análisis florístico y descripción de la vegetación inundable de varzeas orinoquenses en el bajo Río Orinoco, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 29(1): 39-68.
- Díaz de Gamero, M. L. & O. J. Linares. 1989. Estratigrafía y paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno tardío de Falcón noroccidental. *VII Congreso Geológico Venezolano*, Memoria I: 419-438.
- Díaz de Gamero, M. L. 1996. The changing course of the Orinoco River during the Neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123: 385-402.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of angiosperm leaves. *The Botanical Review* 40(1): 1-157.
- Dolph, G. & D. Dilcher. 1979. Foliar physiognomy as an aid in determining paleoclimate. *Palaeontographica Abt. B* 170: 151-172.
- Dolph, G. & D. Dilcher. 1980. Variation in leaf size with respect to climate in the tropics of the Western Hemisphere. *Bull. Torrey Botanical Club* 107: 154-162.
- Duarte, L. 2004. Paleoflora. In: O Neógeno da Amazônia Oriental, Rossetti, D. & Góes, A. (eds.). Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi. Brasil, 169-222.

- Duno de Stefano, R., Aymard, G. & O. Huber. 2006. Catálogo Anotado e Ilustrado de la Flora Vascular de Los Llanos de Venezuela. FUDENA – Fundación Polar – FIBV. Caracas.
- Edwards, D. & J. L. Benedetto. 1985. Two new species of herbaceous lycopods from the Devonian of Venezuela with comments on their taphonomy. *Paleontology*. 28: 599-618.
- Ferguson, D.K., 1985. The origin of leaf-assemblages—new light on an old problem. *Rev. Palaeobotany and Palynology*, (46):117–188.
- Ferguson, D.K., 2005. Plant taphonomy: ruminations on the past, the present, and the future. *Palaaios* (20): 418–428.
- Franco-Delgado, S.G & M.E. Bernardes-de-Oliveira. 2004. Annonaceae & Lauraceae da Formação Entre-Córregos (Paleogebo) na Bacia de Aiuruoca: Implicações Paleoclimáticas. *Rev. Brasileira de Paleontologia*, 7(2): 117-126.
- Fitipaldi, F.C., Simões, M.G., Giulietti, A.M. & J.R. Pirani. 1989. Fossil plants from the Itaquaquecetuba Formation (Cenozoic of the Sao Paulo Basin) and their possible climatic significant. *Bol. Instituto Geociências, Pub. Esp.* 7: 183-203.
- Foghin P. S. 2002. Tiempo y clima en Venezuela. Aproximación a una geografía climática del territorio venezolano. Colección Clase Magistral, Universidad Pedagógica Experimental Libertador. Caracas.
- Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America: Pleistocene climatic fluctuations or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Garden* 59: 557–593.
- Gentry, A. 1988. Changes in plant diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Garden* 75(1): 1-34.
- Gentry, A. 1993. A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú) with supplementary notes on herbaceous taxa. *Conservation International*, Washington, DC, 895 p.
- Ghosh, S.K. & O. Odreman. 1987. Estudio Sedimentológico-Paleoambiental del Terciario en la Zona del Valle de San Javier, Estado Mérida. *Bol. Soc. Venezolana Geol.*, 31: 36-46.
- González, E., J. Gaviria, & F. Ricardi. 2006. Colección Paleobotánica del Centro Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes. *IX Congreso Latinoamericano de Botánica*. República Dominicana, 18-22 Junio 2006. Libro de resúmenes; p 516.
- González Boscan, V. 2003. *Bosques secos*. En: Biodiversidad en Venezuela, Aguilera, M.; Azocar, A. & González Jiménez, E. (eds). Fundación Polar-FONACIT. Caracas. Cap. 45.
- González de Juana, C., Iturralde de Arozena, J. & X. Picard, 1980. *Geología de Venezuela y de sus cuencas petrolíferas*, Ediciones Foninves, Caracas, Tomo II, 1031 p.
- Graham, A. 1999. The Tertiary history of the northern temperate element in the northern Latin American biota. *Amer. J. Botany*. 86(1): 32-38.

- Greenwood, D.R., 1991. The taphonomy of plant macrofossils. In: S.K. Donovan (Ed.), *Fossilization: The Processes of Taphonomy*. Belhaven Press, London, pp.145-169.
- Greenwood, D.R. 1992. Taphonomic constraints on foliar physiognomic interpretations of late Cretaceous and Tertiary palaeoclimates. *Rev. Palynology and Paleobotany*, 71:149-190.
- Greenwood, D. 2001. Climate-wood and leaves, Section 4.3.6. In: Briggs, D.E., Crowther, P.R. (eds.). *Palaeobiology II*. Blackwell Scientific, London.
- Greenwood, D. 2005. Leaf form and the reconstruction of past climates. *Commentary. New Phytologist* 166: 355-357.
- Greenwood, D. & Wing, S.1995. Eocene continental climates and latitudinal gradients. *Geology* 23: 1040-1048.
- Greenwood, D., Wilf, P., Wing, S., & D. Christophel. 2004 Paleotemperature estimation using leaf-margin analysis: is Australia different? *Palaaios* 19:129–142.
- Gregory-Wodzicki, K.M., McIntosh, W.C. & K. Velazquez 1998. Paleoclimate and paleoelevation of the late Miocene Jakokkota flora, Bolivian Altiplano. *J. South Am. Earth Sci.* 11: 533-560.
- Gregory-Wodzicki, K.M. 2000. Relationships between leaf morphology and climate, Bolivia: implications for estimating paleoclimate from fossil floras. *Paleobiology* 26: 668–688.
- Guevara, J. R. 2001. Recursos filogenéticos y relaciones florísticas de la flórmula arbórea de las comunidades forestales en la Estación Experimental Caparo, Estado Barinas. Universidad Central de Venezuela. Tesis de Maestría. Inédito. 241 p.
- Guevara, J., Contreras, O., Hernández, C., Akirov, I., García, E., González, E. y M. F. Potentini. 2005. Lista Actualizada de Especies y Formas de Vida en la Reserva Forestal Caparo (Edo. Barinas, Venezuela. 1er curso Inventario de Vegetación y Flora. Postgrado en Botánica Taxonómica Neotropical, Fac. de Ciencias, Universidad de Los Andes. Inédito.
- Hammond, S. & C. Berry. 2005. A new species of Tetraxylopteris (Aneurophytales) from the Devonian of Venezuela. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148(3): 275-303.
- Herendeen, P. 1992. The Fossil history of the Leguminosae from the Eocene of southeastern North America. In: *Advances in Legume Systematics: Part 4, The Fossil record*. Herendeen, P. & Dilcher, D. (eds). The Royal Botanic Garden, Kew. 85-160.
- Herendeen, P., Crepet, W. & Dilcher, D. 1992. The Fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and Biogeographic implications. In: *Advances in Legume Systematics: Part 4, The Fossil record*. Herendeen, P. & Dilcher, D. (eds). The Royal Botanic Garden, Kew. 303-316.
- Herrera, F., Dilcher, D.L, Jaramillo, C. & S. L. Wing, S.L. 2007. Araceous fossil leaves from the Paleocene of Colombia, Northern South America. In: *Abstracts, 24th Annual Mid-Continent Paleobotanical Colloquium. Southern Methodist University, Marzo 16-18, 2007*.
- Hickey, L. J. 1973. Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *Amer. J. of Botany*, 60: 17–33.

- Hickey, L. J. & J. A. Wolfe. 1975. The bases of angiosperm phylogeny: vegetative morphology. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 62: 538-589.
- Hill, R. S. 1980. A numerical taxonomic approach to the study of angiosperms leaves. *Bot. Gaz.* 141: 213-229.
- Hill, R. S. 1986. Lauraceous leaves from the Eocene of Nerriga, New South Wales. *Alcheringa*, 10: 327-351.
- Hinojosa, L. F. 2005. Cambios climáticos y vegetacionales inferidos a partir de paleofloras cenozoicas del sur de Sudamérica. *Revista Geol. Chile*, 32(1): 95-115.
- Hinojosa, L. F. & C. Villagrán. 2005. Did South American Mixed Paleofloras evolve under thermal equability or in the absence of an effective Andean barrier during the Cenozoic? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 217:1-23.
- Hinojosa, L., Pesce, O., Yabe, A., Uemura, K. & H. Nishida. 2006. Physionomical Anaysis and Paleoclimate of the Ligorio Márquez Fossil Flora, Ligorio Márquez formation, 46°45'S, Chile. Nishida, H. (ed.) *Post-Cretaceous Floristic Changes in Southern Patagonia, Chile*, Chuo Univ., Tokyo, p. 45-55.
- Holdridge, L.R. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105: 367-368.
- Holdridge, L.R., 1967. Life Zone Ecology. Tropical Science Center, San Jose, Costa Rica, 206 pp.
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T. & A. Cleef. 2002. Evolution of forests in the northern Andes and Amazonian lowlands during the Tertiary and Quaternary. In: Ecology of neotropical rain forests/M. Guariguata. [S.l.], [s.n.]. http://www.botany.wisc.edu/courses/botany_430/Hooghiemstra.pdf. [Consultado: enero 2007].
- Hooghiemstra, H., Van der Hammen, T. & A. Cleef. 2002. Paleoeología de la flora boscosa. En: Guariguata, M. y G. Kattan, editores. Ecología y conservación de los bosques Neotropicales. Libro Universitario Regional, Costa Rica, p. 43-58.
- Hooghiemstra, H., Wijninga, V. & A. Cleef. 2006. The Paleobotanical Record of Colombia: Implications for Biogeography and Biodiversity. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 297-325.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A. & M.A. Lorente. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23(3):237-240.
- Huber, O. & R. Alarcón. 1988. Mapa de Vegetación de Venezuela, Escala 1: 2.000.000, MARNR & The Nature Conservancy. Caracas.
- International Code of Botanical Nomenclature. 1999. International Association for Plant Taxonomy. Saint Louis, Missouri. [Consultado: enero 2006. Última actualización: 20 IV, 2003].
- Iturralde-Vinent, M. 2005. La Paleogeografía del Caribe y sus implicaciones para la biogeografía histórica. *Rev. Jardín Botánico Nacional*, 25-26: 49-78.

- Jacobs, B. 1999. Estimation of rainfall variables from leaf characters in tropical Africa. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 145: 231–250.
- Jacobs, B. 2002. Estimation of low-latitude paleoclimates using fossil angiosperm leaves: examples from the Miocene Tugen Hills, Kenya. *Paleobiology*, 28: 399–421.
- Jacobs, B. & P. Herendeen. 2004. Eocene dry climate and woodland vegetation in tropical Africa reconstructed from fossil leaves from northern Tanzania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 213: 115–123.
- Jaramillo, C. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science* 311, 1893–1896.
- Karsten, H. 1853. Die geognostischen Verhältnisse der Ebenen Venezuelas. “*Karsten’s Archive für Mineralogie*”, 25: 433.
- Kowalski, E. 2002. Mean annual temperature estimation based on leaf morphology: a test from tropical South America. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 188: 141–165.
- Kowalski, E. & D. Dilcher 2003. Warmer paleotemperatures for terrestrial ecosystems. *Proc. National Academy of Sciences-USA*, 100: 167–170.
- Kuyl, O. P., J. Muller & H. Waterbolk, 1955. The application of palynology to oil geology with reference to western Venezuela. *Geol. en Mijnb., New Serie*, 17(3): 49–76.
- Laya, J.C. 2006. Modelo Diagenético y de Soterramiento de las Rocas de la Formación Palmar en el sector Misa Bolívar El Vigía, Estado Mérida. Trabajo presentado para optar a la categoría Prof. Asistente. Facultad de Ingeniería, ULA. Inédito.
- Leaf Architecture Working Group (LAWG) 1999. Manual of Leaf Architecture: Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. Smithsonian Institution, Washington, DC. 65 p.
- Léxico Estratigráfico de Venezuela. 1997. Tomo II. 3era ed. MEM, Dirección de Geología.
- Léxico Estratigráfico de Venezuela. 2000. <http://www.pdvsa.com/lexico> [Consultado: marzo 2006. Última actualización 2007]
- Linares, O. J. 2004. Bioestratigrafía de la Fauna de Mamíferos de las formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno medio- Plioceno temprano) de la región de Urumaco, Falcón, Venezuela. *Paleobiología Neotropical* Contribuciones Ocasionales, Laboratorio Paleobiología Univ. Simón Bolívar (Ed), Caracas. 1: 1–26.
- Lorente, M. A. 1986. Palynology and Palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela. *Dissertationes Botanicae*, 99. Tesis Doctoral. Univ. Amsterdam. J. Cramer, Berlin-Stuttgart, 225 p.
- Maraven. 1993. Cretaceous and Paleogene sedimentation in the Southwestern Venezuelan Andes. Field trip 4. AAPG – Soc. Venez. Geol. 67 p.
- Martínez-Millán, M. & S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Rev. Biodiversidad Mexicana*, 76(2): 137–190.

- Mata-García, L. B. 2004. Palaeobotany and palynology in Venezuela: an annotated bibliography. Barcelona, Venezuela. 64 p.
- Meléndez, P. 1995. Flórula Angiospermatofítica de un Bosque Submontano en el Estado Mérida. Universidad de Los Andes. Tesis de Grado. Inédito.
- Mendoza, R. H. 2001. Caracterización sedimentológica y diagenética de las areniscas de la Formación Palmar, en el sector Estanques-El Vigía, Estado Mérida. Universidad de Los Andes, Facultad de Ingeniería. Escuela de Ingeniería Geológica. Tesis de Grado. Inédito.
- Mora, J., Toro, R. & O. Guerrero. 2005. Caracterización sedimentológica de la Formación Palmar en la Localidad Tipo, sección Río Buena Vista. Estado Trujillo. I Simposio de Estratotipos de Venezuela. ULA, Mérida. Resúmenes.
- Mouton, J.A. 1966. Sur la systématique foliare en paléobotanique. *Bull. Soc. Bot. France*, 113(9): 492-502.
- Mouton, J.A. 1976. La biométrie du limbe: mise au point de nos connaissances. *Bull. Soc. Bot France*, 123(3-4): 145-158.
- Muller, J., Di Giacomo, E., & A. W. Van Erve. 1987. A palynological zonation for the Cretaceous, Tertiary, and Quaternary of northern South America. *American Association of Stratigraphic Palynologists. Contributions Series*, 19: 7-76.
- Mosbrugger, V. & Utescher, T. 1997. The coexistence approach - a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 131: 61-86.
- Mosbrugger, V. & Schilling, H. D. 1992. Terrestrial palaeoclimatology in the Tertiary: a methodological critique. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 99: 17-29.
- Myers, N., Mittermeier, R., Mittermeier, C., da Fonseca, G. & J. Kent. 2000. Biodiversity Hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Odreman, O. & F. Ricardi. 1992. Flora Paleozoica de la Región de Carache, Estado Trujillo, Venezuela. *Boletín Soc. Venezolana Geol*, 45: 33-41.
- Odreman, O. & R. Wagner. 1979. Precisiones sobre algunas floras carboníferas y pérmicas de los Andes venezolanos. *Bol. Geol. MEM*, Caracas, 13(25): 77-81.
- Ortega, J. F., A. Van Erve y Z. de Monroy, 1987. Formación Guafita: nueva unidad litoestratigráfica del Terciario en el subsuelo de la Cuenca Barinas-Apure, Venezuela suroccidental. *Bol. Soc. Venezolana Geol.*, 31: 9-35.
- Pennington, T. & C. Dick. 2004a. The role of immigrants in the assembly of the South American rainforest tree flora. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*.
- Pennington, T. & C. Dick. 2004b. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 359: 515-537.

- Pfefferkorn, H. W. 1977. Plants megafossils in Venezuela and their use in geology. *V. Cong. Geol. Venezolano*, M.E.M. I: 407-414.
- Pindell, J. L., Higgs, R. & O. Odreman. 1995. Mesozoic-Cenozoic Tectonics and Sedimentation in the Venezuelan Andes Region, and Implications for Petroleum Exploration. Guidebook, Field Trip nº 6, IX Congreso Latino-Americano de Geología. A.I.S.G.M.-M.E.M., Caracas, 79 p.
- Pindell, J. L. & J.F. Dewey. 1982. Permo-Triassic reconstruction of western Pangea and the evolution of the Gulf of Mexico/Caribbean. *Tectonics*, 1: 179-212.
- Polhill, R.M., Raven, P.H. & C.H. Stirton. 1982. Evolution and Systematics of the Leguminosae. In: *Advances in Legume Systematics*, R.M. Polhill & R.M. Raven (eds). Royal Botanical Garden, Kew, 1-26.
- Pole, M. 1993. Early Miocene of the Manuhirikia Grop, New Zeland. 6. Lauraceae. *J. of The Royal Society of New Zealand* 23(4): 303-312.
- Potter, P. E. 1997. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of South America: a natural history. *J. South Am. Earth Sci.*, 10(5-6): 331-344.
- Potts, R. & A. Behrensmeyer. 1992. Late Cenozoic Terrestrial Ecosystem. In A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, and S. L. Wing [eds.]. *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 419-541.
- Rainieri, H. 1993. Annonaceae. En: *Flora of the Venezuelan Guayana* (J. A. Steyermark, P.E. Berry y B.K. Holst eds.). Vol. 2: *Peridophytes - Gymnophytes - Acanthaceae - Gramineae* (P.E. Berry, B.K. Holst y K. Yatskievych, eds.), pp. 413-469. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Raven, P. H. & Axerold, D. L. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Garden*, 61: 539-673.
- Raunkier, C. 1934. The use of leaf size in biological plant geography. *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford, pp. 368- 378.
- Ricardi, F. 1994. Floras das Formações Carache e Palmarito (Neopaleozoico), na região de Carache, estado de Trujillo, Venezuela. Universidad de São Paulo, Brasil. Dissertação de Mestrado. Inédito. 149 p.
- Ricardi-Branco, F. & J.C. Fanton. (in press) Principais registros paleoflorísticos do Cenozóico brasileiro. In: I. S. Carvalho & R.C. T. Cassab. (eds.) *Paleontologia: Cenários da Vida*. Editora Interciência. ISBN 978-85-7193-184-8, Rio de Janeiro, p. 637-647.
- Ricardi, F., Rösler, O. & O. Odreman. 1999. Tafoflora de Delnortea (*Gigantopterideae*) de Loma de San Juan (Formación Palmarito, NO de Venezuela) y sus relaciones paleofitogeográficas en el Artinskiano (Neopaleozoico). *PlantULA*, 2(1-2): 73-86.
- Ricardi, F. & O. Rösler. 1994. Proposta de um Gondwana Tropical no Neopaleozóico. *Acta Geológica Leopoldensia*, 17(39/2):747-753.

- Ricardi, F., Rösler, O. & O. Odreman. 2005. La Flora Euroamericana de Carache (Carbonífero Tardío – Pérmico Temprano), Municipio de Carache, Noroeste de Venezuela. *PlantULA*, 3(3): 153-167.
- Ricardi, M. 1992. Familias de Dicotiledóneas venezolanas. Tomos I y II. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.
- Ricardi, M. 1996. Morfología de plántulas de bejucos de un bosque montano bajo. *PlántULA*, 1(1): 13-54.
- Ricardi, M. 1997. Algunas consideraciones sobre la flora xerofítica de la región de Lagunillas, Mérida, Venezuela. *Plántula*, 1(2): 167-170.
- Ricardi, M. 1999. Morfología de plántulas de árboles de un bosque montano bajo. *PlántULA*, 2(1-2): 1-72.
- Richards, P.W. 1998. The Tropical Rain Forest. 2nd ed. Cambridge Univ. Press. 575 p.
- Richter, M. 1991. Methoden der klimaindikation durch pflanzen morphologische Merkmale in den Kordilleren der Neotropis. *Dierde* 122: 267-289.
- Rondón, M. M. 1995. Arboretum Zona Sur del Lago de Maracaibo, fase I: Recopilación de información básica y establecimiento de la metodología de campo. Universidad de Los Andes. Tesis de Grado. Inédito.
- Frey, J. Gómez, J. 1960. Los vegetales de la Formación Barranquín, Cretácico Inferior, del estado Zulia. *Mem. I. Cong. Geol. Venez.* 1: 496-503.
- Roth, I. 1980. Organografía comparada de las plantas superiores. Ediciones de la Biblioteca UCV, 245 p.
- Rull, V. A. 2001. Quantitative Palynological Record from the Early Miocene of Western Venezuela, with emphasis on mangroves. *Palynology* 25, 109–126.
- Sánchez-Villagra, M., Burnham, R., Campbell, D., Feldmann, R., Gaffney, E., Kay, F., Lozsán, R., Purdy, R. & J. Thewissen. 2000. A new near-shore marine fauna and flora from the Early Neogene of northwestern Venezuela. *J. Paleontology*, 74(5): 957–968.
- Sarmiento, G., Monasterio, M., Azocar, A., Castellano, E. & J. Silva. 1971. Estudio Integral de la Cuenca Chama y Capazón. Subproyecto III. Vegetación Natural. Mérida, Universidad de Los Andes. Instituto de Geografía.
- Schaub, H. P., 1948. Outline of Sedimentation in Maracaibo Basin, Venezuela. *Amer. Assoc. Petrol. Geol., Bull.*, 32(2): 215-227.
- Scheihing, M. & H. Pfefferkorn. 1984. The Taphonomy of Land Plants in the Orinoco Delta: A model for the incorporation of plant parts in clastic sediments of Late Carboniferous age of Euroamerica. *Rev. Palaeobotany and Palynology*, 41: 205-240.
- Schlagintweit, O. 1919. Weichselia Mantelli im nordöstlichen Venezuela. *Centralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie.*, 19-20: 315-319.

- Schneider, J.V., Zipp, D., Gaviria, J. & G. Zizka. 2003. Successional and mature stands in an upper Andean rain forest transect of Venezuela: do leaf characteristics of woody species differ? *J. Tropical Ecology* 19: 251-259
- Smith, A. 1995. Blechnaceae. En: *Flora of the Venezuelan Guayana* (J.A. Steyermark, P.E. Berry y B.K. Holst, eds. gen.), Vol. 2: *Pteridophytes; Spermatophytes: Acanthaceae–Araceae* (P.E. Berry, B.K. Holst y K. Yatskievych, eds.), pp. 413–469. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Smith, R., Canadiego, J., Sanabria, M.E. & F. Yunez García. 1996. Clave para los árboles de Los Llanos de Venezuela basada en características vegetativas. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales. Caracas. 315 p.
- Spicer, R. 1988. Quantitative sampling of plant megafossil assemblages. In: DiMichele, W. & S. Wing (eds). Methods and applications of plant paleoecology. *The Paleontological Society*, Special Pub. 3, 29-49.
- Spicer, R., Herman, A. & Kennedy, E. 2005. The Sensitivity of CLAMP to Taphonomic Loss of Foliar Physiognomic Characters. *Palaos* 20, 429–438
- Steyermark, J. & O. Huber. 1978. Flora del Ávila. Soc. Venez. Cs. Nat. MARNR. Caracas. 971 p.
- Steyermark, J. & P. Berry. 1995. Aquifoliaceae. En: *Flora of the Venezuelan Guayana* (J.A. Steyermark, P.E. Berry, K. Yatskievych y B.K. Holst, eds. gen.), Vol. 2: *Pteridophyta-Araceae* (P.E. Berry, K. Yatskievych y B.K. Holst, eds.) pp. 406–428. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Sutton, F. A., 1946. Geology of Maracaibo Basin, Venezuela. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, 30(10): 1621-1741.
- Stewart, W. & O. Rothwell. 1993. Paleobotany and the evolution of plants. Cambridge Press University. New York. 560 p.
- Taylor, D.W. 1991. Paleobiogeographic relationships of Andean angiosperm of Cretaceous to Pliocene age. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 88: 69-84.
- Taylor, D.W. 1995. Cretaceous to Tertiary Geologic and Angiosperm Paleobiogeography History of the Andes. In: S. Churchill et al. (eds.), Biodiversity and Conservation of Neotropical Montane Forest. The New York Botanical Garden. p 3-9.
- Teodoridis, V. 2003. Tertiary flora and vegetation of the locality Záhoví near Žatec (Most Basin, Czech Republic). *Bull. of Geosciences*, 78(3): 261–276.
- Testamark, J. & H. Croes. 1988. Mapa Geológico-Estructural. Estudio de la región Estanques-El Vigía, Edo. Mérida. Escala 1:25.000. Ministerio de Energía y Minas, Venezuela.
- Tirado, C. 1997. Estudio florístico de una comunidad andina escandente. Universidad de Los Andes. Tesis de Grado. Inédito. 175 p.
- Traiser C, Klotz S, Uhl D, Mosbrugger V. 2005. Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European Vegetation. *New Phytologist* 166:465–484.

- Thomas, W. W. 1999 Conservation and monographic research on the flora of tropical America. *Biodiv. Conserv.* 8, 1007–1015.
- Trump, G. W. & A. Salvador. 1964. Guidebook the geology of western Táchira. Asoc. Venez. Geol. Min. y Petrol., p 25.
- Ulloa, C. U. & P. M. Jørgensen. 1993. Árboles y Arbustos de los Andes de Ecuador. AUU Reports 30. University of Aarhus, Denmark, p. 264.
- Van der Hammen, T. A. 1991. Palaecology of the Neotropics: An overview of the state of affairs. Bol. Instituto de Geociências-Universidade de São Paulo IG-USP, Publicação especial 8: 35-55.
- Van der Hammen, T. A. Cleef. 1983. Datos para una historia de la flora andina. *Rev. Chilena Hist. Natural*, 56: 97-107.
- Van der Hammen, T. A. Cleef. 1986. Development of the high Andean paramo flora and vegetation. In: Veuilleumier, F. & M. Monasterio (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, p. 153-200.
- Van der Werff, H. & J.G. Rohwer. 1999. Lauraceae. En: *Flora of the Venezuelan Guayana* (J.A. Steyermark, P.E. Berry, K. Yatskievych y B.K. Holst, eds. gen.), Vol. 5: *Eriocaulaceae–Lentibulariaceae* (P.E. Berry, K. Yatskievych y B.K. Holst, eds.), pp. 700–750. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Vareschi, W. 1992. Ecología de la Vegetación Tropical. Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales.
- Veillon, J. P. 1997. Los Bosques Naturales de Venezuela. Parte III: Los bosques tropófilos o veraneros de la zona de vida: Bosque Seco Tropical. Insituto Forestal Latinoamericano. Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones. Mérida, Venezuela.
- Webb, L. J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *J. of Ecology*, 47: 551–570.
- Wiemann M., Manchester S., Dilcher D., Hinojosa L. F. & E. Wheeler. 1998. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *Amer. J. Botany* 85: 1796–1802.
- Wijninga, V.M. 1996. Paleobotany and Palynology of Neogene sediments from the high plain of Bogotá (Colombia). Evolution of the Andean flora from a Paleoecological Perspective. PhD Thesis. University of Amsterdam, 370 pp.
- Wilf, P. 1997. When are leaves good thermometers? A new case for leaf margin analysis. *Paleobiology*, 23: 373–390.
- Wilf, P., Wing, S., Greenwood, D., & C. Greenwood. 1998. Using fossil leaves as paleoprecipitation indicators: An Eocene example. *Geology*, 26: 203–206.
- Wilf, P., Johnson, K., Cuneo, N., Smith, M., Singer, B. & M. Gandolfo. 2005. Eocene Plant Diversity at Laguna del Hunco and Río Pichileufu, Patagonia, Argentina. *The American Naturalist*, 165(6): 634-650.

Willis, K. J. & J.C. McElwain. 2002. *The Evolution of Plants*. Oxford University Press. p. 378.

Wing, S. L., DiMichele, W. A., Mazer, S. J., Phillips, T. L., Spaulding, W. G., Taggart, R. E. & B. H. Tiffney. 1992. Ecological characterization of fossil plants. *In* A. K. Behrensmeyer, J. D. Damuth, W. A. DiMichele, R. Potts, H.-D. Sues, and S. L. Wing [eds.]. *Terrestrial ecosystems through time: evolutionary paleoecology of terrestrial plants and animals*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. 139–180.

Wingfield, R. 2006. Annonaceae. En: Duno de Stefano, R., Aymard, G. & O. Huber (eds.). *Catálogo Anotado e ilustrado de la Flora Vascular de Los Llanos de Venezuela*. FUDENA – Fundación Polar – FIBV. Caracas. p 343-349.

Wolfe, J. A., 1971. Tertiary climatic fluctuations and methods of analysis of Tertiary floras: *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 9: 27–57.

Wolfe, J. A., 1978. A paleobotanical interpretation of Tertiary climates in the Northern Hemisphere. *Am. Sci.* 66: 694-703.

Wolfe J. A. 1993. A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin*, 2040: 1-71.

Wolfe JA. 1995. Paleoclimatic estimates from tertiary leaf assemblages. *Ann. Rev. Earth and Planetary Sc.*, 23: 119–142.

Zachos, J., Pagani, M., Sloan, L., Thomas, E. & K. Billups. 2001. Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292 (5517): 686–693.

www.bdigital.ula.ve

www.bdigital.ula.ve

ANEXOS

C.C.Reconocimiento-No Compartir

Anexo 1. Descripción de estados de caracteres empleados en las descripciones de los fósiles. A lo largo de la tabla se presentan caracteres multiestado no ordenados, numéricos, de texto, presencia-ausencia indistintamente, sin guardar un orden secuencial.

Nro	Carácter	Descripción (Estado del carácter)
1	Pecíolo	1. Presente. 2. Ausente.
2	Posición del pecíolo	1. Marginal. 2. Peltado central. 3. Peltado excéntrico.
3	Tipo de pecíolo	1. Normal. 2. Inflado. 3. Alado.
4	Longitud del pecíolo	En milímetros.
5	Ancho del pecíolo	En milímetros.
6	Forma de la lámina	1. Elíptica. 2. Oblonga. 3. Ovada. 4. Orbicular. 5. Ovoidada. 6. Lanceolada. 7. Deltoide. 8. Reniforme. 9. Cordiforme. 10. Acicular.
7	Longitud de la lámina	Medida en centímetros desde el ápice hasta el punto de inserción del pecíolo.
8	Ancho de lámina	Medida en centímetros a lo largo del eje transversal mayor.
9	Área foliar	Medida en centímetros. Longitud (L) de la lámina multiplicada por el ancho (W) por 2/3.
10	Categoría de tamaño según IAWG (1999)	1. Megafil: mayor a 1640,25 cm ² 2. Microfila: 82,25-1640,25 cm ² 3. Mesofila: 45,00-182,25 cm ² 4. Notofila: 20,25-45,00 cm ² 5. Microfila: 2,5-20,25 cm ² 6. Nanofila: 0,25 cm-2,25 cm ² 7. Leptofila: menor a 0,25 cm ²
11	Simetría de la lámina	1. Simétrica. 2. Asimétrica. 3. Asimétrica basal.
12	Ápice de la lámina	2. Agudo. 3. Acuminado. 4. Apiculado. 5. Caudado. 6. Aristado. 7. Cordado. 8. Atenuado. 9. Mucronado. 10. Obtuso. 11. Truncado. 12. Retuso. 13. Emarginado. 14. Lobado. 15. Redondeado.
13	Ángulo del ápice	Ángulo medido en grados entre las líneas de intersección que se forman al 75% de la lámina y el ápice.
14	Base de la lámina	2. Aguda. 3. Decurrente. 4. Atenuada. 5. Truncada. 6. Obtusa. 7. Redondeada. 8. Cordada. 9. Hastada. 10. Sagitada. 11. Cuneada. 12. Auriculada.
15	Ángulo de la base	Medida en grados entre las líneas de intersección que se forman desde la base de la lámina y la distancia basal correspondiente a un 25%.
16	Tipo de ángulo de la base	1. Agudo. 2. Obtuso. 3. Ampliamente obtuso.
17	Margen	1. Entero. 2. Crenado. 3. Serrado. 4. Serrulado. 5. Doblemente serrado. 6. Dentado. 7. Denticulado. 8. Inciso. 9. Lobado. 10. Hendido. 11. Partido. 12. Eroso. 13. Revoluto.

Anexo 1. Continuación.

Nro	Carácter	Descripción (Estado del carácter)
18	Complejidad en la ornamentación del margen	1. 1er orden. <simple>. 2. 2do orden <doble>. 3. 3er orden <triple>.
19	Espaciamiento de los dientes	1. Regular. 2. Irregular.
20	Número de dientes	Número de dientes por cm medidos en la porción central de la lámina.
21	Forma del diente.	1. Cóncavo. 2. Recto. 3. Convexo. 4. Flexuoso. 5. Retroflexo.
22	Forma del seno.	1. Angular. 2. Redondeado.
23	Patrón de venación primaria.	1. Pinnada. 2. Actinodroma. 3. Paralelodroma 4. Campilodroma. 5. Acrodroma. 6. Palinactinodroma.
24	Tipo de venación pinnada	1. Craspedodroma. 2. Camptodroma. 3. Hifodroma.
25	Tipo de actinodromia	1. Basal perfecta-marginal. 2. Basal perfecta reticulada. 3. Suprabasal perfecta marginal. 4. Suprabasal perfecta reticulada. 5. Suprabasal imperfecta marginal. 6. Suprabasal imperfecta reticulada. 7. Flabelada.
26	Tipo de acrodromia	1. Basal perfecto. 2. Basal imperfecto. 3. Suprabasal perfecto. 4. Suprabasal imperfecto.
27	Tipo de craspedodromía	1. Simple. 2. Semicraspedodroma. 3. Mixta.
28	Tipos de camptodromía.	1. Broquidodroma. 2. Broquidodroma débil. 3. Eucaptodroma. 4. Reticulodroma. 5. Cladodroma.
29	Número de venas primarias	Número de venas que parten de la base de la lámina.
30	Espesor de la vena primaria	Representa la relación entre el ancho de la vena (vv) entre el ancho de la lámina (LW) ($vv/LW \times 100\%$) medido en la porción central de la lámina. Se expresa en porcentaje.
31	Espesor de la vena primaria	1. Masivo. 2. Grueso. 3. Moderado. 4. Débil.
32	Curso de la vena primaria	1. Recto. 2. Marcadamente curvo. 3. Sinuoso. 4. Zig-zag.
33	Angulo de divergencia de las venas secundarias	Ángulo promedio entre todas las venas secundarias.
34	Variación en el ángulo de divergencia	1. Uniforme. 2. Más obtuso hacia el ápice. 3. Más agudo hacia el ápice. 4. Más agudo hacia la base. 5. Más obtuso hacia la base. 6. Obtuso en el ápice y base. 7. Agudo en un lado de la lámina. 8. Irregular.
35	Número de venas secundarias	Número de venas secundarias contadas a ambos lados de la vena primaria.
36	Espaciamiento entre las venas secundarias	1. Uniforme. 2. Irregular. 3. Decreciente hacia la base. 4. Incrementando hacia la base.

Anexo1. Continuación.

Nro	Carácter	Descripción (Estado del carácter)
37	Venas intersecundarias	Venas que tienen un curso similar a las venas secundarias pero son más delgadas que estas y no alcanzan el margen. 1. Ausentes. 2. Débiles. 3. Muy fuertes.
38	Venas secundaria basales	Dos venas secundarias débiles que corren en la base de la lámina. 1. Presentes. 2. Ausentes.
39	Categoría de la venación terciaria	1. Inapreciable. 2. Opuesto percurrente. 3. Alternas percurrentes. 4. Opuesto-alterno. 5. Reticulado aleatoriamente. 6. Poligonal reticulado. 7. Ortogonal reticulado. 8. Dicotómicas. 9. Ramificado exmedial. 10. Ramificado admedial. 11. Transverso.
40	Curso de las venas terciarias	1. Recto. 2. Concavo. 3. Convexo. 4. Retroflexo. 5. Recurvado. 6. Sinuoso.
41	Patrón de venación terciaria	1. Ramificada exmedial. 2. Ramificada admedial. 3. Ramificada transversa. 4. Reticulado aleatorio. 5. Reticulado ortogonal.
42	Espaciado entre venas de 3°	1. Distantes <intervalo entre las venas mayor o igual a 5 mm>. 2. Cercanas <intervalo entre las venas menor a 5 mm>.
43	Angulo de las venas terciarias	Indica la relación angular entre las venas terciarias y la vena primaria.
44	Tipo de ángulo entre la vena 3° y 2°	1. Agudo. 2. Obtuso. 3. Perpendicular. 4. Paralelo.
45	Variabilidad en el ángulo de las venas 3°.	1. Uniforme. 2. Inconsistente. 3. Más obtuso hacia el margen. 4. Más obtuso hacia la base. 5. Obtuso hacia la base.
46	Categoría venas 4°	1. Alterno- percurrentes. 2. Opuesto- percurrentes. 3. Reticulada poligonal. 4. Dicotómicas
47	Patrón de ramificación	Solo si es dicotómica. 1. Ramificada admedial <ramificada hacia el centro de la lámina>. 2. Ramificada exmedial <ramificada hacia el margen de la lámina>. 3. Ramificada transversa <ramificada transversalmente en la lámina, paralela a la vena central>.
48	Espesor de las venas 4°	1. Grueso <espesor muy prominente>. 2. Fino <espesor de la venita muy delgado>.
49	Curso de las venas 4°	1. Aleatorio. 2. Ortogonal.
50	Categoría de las venas 5°	1. Imperceptible. 2. Reticulada poligonal. 3. Dicotómicas.
51	Patrón de ramificación 5°	Solo si es dicotómica. 1. Ramificada admedial. 2. Ramificada exmedial. 3. Ramificada transversa.
52	Espesor de las venas 5°	1. Grueso. 2. Delgado.
53	Curso de las venas 5°	1. Aleatorio. 2. Ortogonal.

Anexo 1. Continuación.

Nro	Carácter	Descripción (Estado del carácter)
54	Venación marginal	1. Incompleta <venitas terminando libremente hacia el margen>. 2. Arqueada <venación marginal recurvada en forma de arco>. 3. Fimbrada <el orden de venación mayor fusionado en una sola vena que corre a lo largo del margen>.
55	Areolas.	Corresponde al área más pequeña rodeada por las venas. Cualquier orden de venación puede formar los lados de la areola. 1. Ausentes. 2. Pobrementemente desarrolladas o incompletas. 3. Desarrolladas imperfectas. 4. Bien desarrolladas, polígonos de forma y tamaño regular.
56	Venillas	Libres terminales que ocasionalmente cruzan las areolas. 1. Ausentes. 2. Simple lineal. 3. Simple curvada. 4. Ramificada.

En las hojas pinnatinervias las venas secundarias parten de la vena primaria (vena central). En las hojas con patrón actinodromo las venas secundarias parten de la vena central. 2. Las medidas del área foliar se realizaron empleando la plantilla para clase de tamaños mostrada en LAWG (1999) así como la fórmula sugerida en el mismo trabajo ($W \times L \frac{2}{3}$. W =ancho de la lámina, L =largo de la lámina).

www.bdigital.ula.ve