PALEOFLORA CUATERNARIA DE EL ANÍS, NORTE DE LOS ANDES, VENEZUELA

FRANCISCO SANTIAGO

Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Estadual de Campinas, Cx.P. 6152,
13083-970, Campinas, SP, Brasil. *franciscorios@ige.unicamp.br*

JUAN GAVIRIA

Instituto Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Cx.P. 5101, La Hechicera, Mérida,
Venezuela. *jugaviria17@yahoo.com.ar*

FRESIA RICARDI-BRANCO

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

LUIS ENRIQUE GÁMEZ

Laboratorio de Dendrología, Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales, Universidad de Los Andes, Cx.P. 5101,
Vía Chorros de Milla, Mérida, Venezuela. *lgamez@ula.ve*

ABSTRACT—QUATERNARY PALEOFLORA FROM EL ANIS, NORTHERN ANDES, VENEZUELA. This work deals with taxonomic and paleoecological aspects based on Quaternary fossil leaves from Venezuela. It is the first of its kind and therefore represents a novelty. The paleoflora of the El Anis area, Mérida, presents itself as impressions/compressions of fossil angiosperm leaves, this association being very diverse, abundant, and well preserved, what allowed taxonomic treatment. Twenty-nine taxa were identified belonging to the following families: Aristolochiaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Cannabaceae, Campanulaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Loranaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Menispermaceae, Myrtaceae, Piperaceae, Polygalaceae, Portulacaceae, Sapindaceae and Verbenaceae. Using the nearest-living-relative method on the genera identified in the paleoflora suggests the presence of a mature ecological unit that marks the transition between humid forest and dry forest, related to a gallery forest, where herbaceous-shrub stratum and other arboreal with climbers can be found. This ecological unit, having developed during the Pleistocene-Holocene, is the first evidence of these vegetal communities during that period in an intermountain valley in the northern Andes.

Key words: paleoflora, Cordillera de Mérida, humid forest, dry forest, gallery forest, Pleistocene-Holocene.

RESUMO—O presente trabalho contempla aspectos taxonômicos e paleoecológicos com base em folhas fósseis do Quaternário da Venezuela, constituindo o primeiro de seu tipo, portanto uma novidade. A paleoflora de El Anís, Mérida, se apresenta como impressões/contraimpressões de folhas fósseis de angiospermas, sendo uma associação muito diversa, abundante e bem preservada, o que permitiu seu tratamento taxonômico. Foram identificados 29 táxons pertencentes as seguintes famílias: Aristolochiaceae, Asteraceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Cannabaceae, Campanulaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Loranaceae, Malvaceae, Melastomataceae, Meliaceae, Menispermaceae, Myrtaceae, Piperaceae, Polygalaceae, Portulacaceae, Sapindaceae e Verbenaceae. Utilizando o método do parente atual mais próximo, para os gêneros identificados nesta paleoflora, se infere a presença de uma unidade ecológica madura que representa a transição entre o bosque úmido e o bosque seco, relacionada a um bosque de galeria, onde se pode apreciar um estrato herbáceo-arbustivo e outro arbóreo com presença de trepadeiras. Esta unidade ecológica, a qual se desenvolveu durante o Pleistoceno-Holoceno, é a primeira evidência destas comunidades vegetais durante esse período em um vale entre montanhas nos Andes do Norte.

Palavras-chave: paleoflora, Cordilheira de Mérida, bosque úmido, bosque seco, bosque de galeria, Pleistoceno-Holoceno.

INTRODUCCIÓN

Las investigaciones paleobotánicas, principalmente palinológicas, en el Cuaternario de la Cordillera de Mérida, localizada en el extremo norte de los Andes, abarcan desde el Tardiglacial hasta el Holoceno, proporcionando una historia discontinua del clima y la vegetación, entre los niveles glaciales y periglaciales (Salgado-Labouriau, 1980, 1984, 1989; Graf, 1996; Rull *et al.*, 2005). Solo se conocen algunos reportes de paleofloras con base en hojas fósiles, para los niveles glaciales y periglaciales (Salgado-Labouriau, 1980, 1984; Stansell *et al.*, 2005), y en el valle intermontano (Odreman, *com. pers. en* Ferrer, 1988; Santiago & Santos, 2009). La paleoflora de El Anís fue revisada de manera preliminar por Santiago *et al.* (2012), indicando la presencia de elementos correspondientes a los órdenes Malvales y Fabales, y a las familias Clusiaceae y Sapindaceae. El objetivo de esta investigación fue clasificar taxonómicamente la asociación fósil de El Anís, para establecer las paleocomunidades que integraban esta paleoflora, lo cual representa una novedad para un registro fósil de hojas de angiospermas del Cuaternario de la Cordillera de Mérida, debido a que la presencia de yacimientos de este tipo son poco conocidos en la región.

ÁREA DE ESTUDIO

El material estudiado proviene de El Anís (8°31'45"N y 71°31'33"E), Municipio Sucre, al suroeste de la ciudad de Mérida, en los Andes centrales venezolanos, Cordillera de Mérida (Figura 1).

El extremo norte de los Andes o Cordillera de Mérida comenzó a levantarse durante el Oligoceno-Mioceno, alcanzando su extensión y elevación actual a finales del Plioceno (Schubert, 1980). Producto de las fluctuaciones climáticas que se produjeron durante el Cuaternario

los fondos de los valles intermontanos longitudinales y transversales que surcan la cordillera fueron colmatados por aluviones de origen fluvial, glacial, fluvio-glacial y coluvial (Schubert & Vivas, 1993). El área de El Anís, está localizada en un valle intermontano que se dispone de manera longitudinal, formando parte de la cuenca de tracción La González (Figura 1), donde la secuencia cuaternaria se superpone sobre rocas del Precámbrico (Asociación Sierra Nevada) y del Paleozoico (Asociación Tostós y Formación Sabaneta), y se encuentra depositada en forma de abanico-terrace, siendo esta morfología muy común en la Cordillera de Mérida desde el Pleistoceno Temprano al Holoceno (Schubert & Vivas, 1993). Los estratos basales se caracterizan por la presencia de clastos heterogéneos en tamaño, con predominio de bloques angulosos con escasa estratificación en una matriz arcillosa, producto de acumulaciones detríticas resultantes de lavas torrenciales que se extendieron sobre el fondo del valle, llegando a formar un depósito de un espesor considerable. En el tope de este depósito se aprecia una secuencia bien definida de areniscas, limolitas y arcillitas interestratificadas, con abundantes fósiles de origen vegetal y animal (Figura 2).

Carrillo *et al.* (2009) y Niño & Ibarra (2012), reportan para el área de El Anís la presencia de una gran cantidad de restos óseos referidos a la familia Gomphotheriidae, así como de *Xenarthra* y *Perissodactyla*. Esta fauna fósil es considerada un marcador estratigráfico del Pleistoceno-Holoceno en el norte de América del Sur (Rossetti *et al.*, 2004), este límite corresponde al fin de la época fría en la Cordillera de Mérida, que ocurrió hace 13.000-10.000 años AP (Salgado-Labouriau, 1989; Stansell *et al.*, 2005), siendo este intervalo de tiempo considerado como la edad máxima para la paleoflora aquí estudiada, y con relación a la edad mínima, se considera el Pleistoceno, ya que la secuencia que contiene este registro fósil es muy común de este período (Schubert & Vivas, 1993).

Figura 1. Ubicación relativa del área de El Anís y de la Cuenca de tracción La González (modificado de Garrity *et al.*, 2010).

Figure 1. Relative location the El Anís area and the tectonic basin of La González (modified from Garrity *et al.*, 2010).

Figura 2. Columna estratigráfica del tope de la secuencia cuaternaria del área de El Anís.

Figure 2. Stratigraphic column of the upper Quaternary sequence the El Anís area.

MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio fue realizado sobre la base de un total de 289 ejemplares, donde el 98% (283 muestras) corresponde a impresiones/contraimpresiones de hojas de dicotiledóneas, que en su gran mayoría tienen preservada la venación, el margen, el ápice y el pecíolo, y el 2% (seis muestras) restante corresponde a fragmentos de tallos y semillas. Los especímenes estudiados se encuentran depositados en la colección paleobotánica del Museo Arqueológico “Gonzalo Rincón Gutiérrez” de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, bajo el acrónimo **MAGRGPB**, y la numeración 1A a 114, y 191 a 289.

Los fósiles fueron colectados a través de calicatas, durante 3 etapas de campo, las dos primeras llevadas a cabo en los meses de junio-julio y octubre del 2009, donde se logró recuperar 146 ejemplares, y la tercera etapa se realizó durante el mes de febrero del 2012, donde se colectaron 143 ejemplares. El material colectado fue clasificado en morfotipos, cuya base metodológica es la propuesta por el Denver Museum of Nature & Science (2011), y la descripción de la morfología foliar fue realizada siguiendo a Ellis *et al.* (2009). La determinación sistemática de la asociación fósil está apoyada en trabajos florísticos y de ecología de las zonas

aledañas al área de estudio, que corresponden a unidades ecológicas de tipo arbustal espinoso, bosque caducifolio seco, selva semicaducifolia montaña, bosque siempre verde montano bajo (Ataroff & Sarmiento, 2003), bosque submontano (Meléndez, 1995) y bosque estacionalmente seco (Aranguren, 2009). Posteriormente se identificaron las familias y géneros dominantes reportados en estos trabajos, con la finalidad de establecer las afinidades taxonómicas de estos con la paleoflora. Se realizaron comparaciones morfológicas con material de los herbarios **MERC** y **MER** de la Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, y con la colección de hojas diafanizadas para bosque submontano depositada en el herbario MERC. También se revisó material de los herbarios digitalizados del Missouri Botanical Garden (<http://www.tropicos.org>) y Field Museum of Natural History in Chicago (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrrc/>). Por último, se analizaron los requerimientos ecológicos de los géneros actuales afines, con el objetivo de establecer las paleocomunidades que integraban la paleoflora descrita en este trabajo.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Para el orden de las descripciones de los elementos identificados en esta paleoflora, fue seguida la clasificación propuesta por la APG III (2009).

División **ANGIOSPERMAE**

Clado **MAGNOLIIDA**

Orden **PIPERALES** Bercht. & J. Presl, 1820

Familia **ARISTOLOCHIACEAE** Juss., 1789 nom. cons.

Aristolochia L., 1753

Especie tipo. *Aristolochia rotunda* L., 1753, pl. 2:960.

Aristolochia sp.

(Figura 3A)

Material examinado. MAGRG/PB-258 y 273A.

Descripción. Hoja y lámina fragmentada, de 4,9 cm de largo por 3,5-4,8 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila y notófila; relación largo:ancho ~1,4:1; ovada (?); medial simétrico (?); base simétrica; margen sin dientes; base cordada con ángulo reflexo (348°-354°). Venación primaria actinódroma basal; 7 venas basales; venas agráficas compuestas. Venación secundaria broquidódroma simple (2 pares de venas); ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (49° a 39°); inserción excurrente. Venación secundaria menor broquidódroma simple. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial alterna y opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación terciaria exterior en bucle. Venación cuaternaria alterna percurrente.

Comparación y discusión. La venación primaria actinódroma y la base cordada son comunes en Aristolochiaceae (Gentry, 1993), específicamente en *Aristolochia*, que presenta lámina

foliar ovada, de micrófila a mesófila, base cordada, ápice agudo o acuminado, venación primaria actinódroma, y secundaria con 1-4 pares de venas bien desarrolladas, y venación exterior formando arcos marginales y areolas bien desarrolladas (González, 1990).

Ecología. El género *Aristolochia* está constituido por plantas volubles, subarbustos o arbustos, presentes en una gran variedad de hábitats, entre los que se encuentran los bosques húmedos, los bosques de galerías, las sabanas, los bosques subxerófilos y ocasionalmente en los bosques subandinos (González, 1990).

Distribución geográfica. Es un género pantropical, en el hemisferio occidental se distribuye desde el sur de los Estados Unidos hasta Uruguay, y el norte y centro de Argentina y Chile (González, 1990).

Familia PIPERACEAE Giseke, 1792 nom. cons.

Piper L., 1753

Especie tipo. *Piper nigrum* L., 1753, pl. 1:28.

Piper sp.
(Figura 3B)

Material examinado. MAGRG/PB-5B y 78.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 4,3-4,8 cm de largo por 2,4-3,6 cm de ancho; micrófila y notófila (?); ovada a obovada (?); margen sin dientes. Venación primaria pinnada (?). Venación secundaria eucamptódroma (~3-4 pares de venas); espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,7 a 1,3 cm); ángulo uniforme (33°-36°) y disminuyendo suavemente hacia la base (60° a 33°); inserción excurrente. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso consistente. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria mixta percurrente y en retículo regular. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación.

Comparación y discusión. La asociación de estos especímenes con Piperaceae, se hizo con base en los patrones de venación primario y secundario. *Piper* es el que más se asemeja al material analizado, el cual se caracteriza por presentar venación primaria pinnada, venación secundaria curvada hacia el ápice (Steyermark, 1984; Gentry, 1993), la cual puede ser eucamptódroma o broquidódroma, con ángulo de inserción muy variable, que va desde los 10° a 70°, y venación terciaria en retículo (Burger, 1971; Steyermark, 1984; Gentry, 1993; Junior *et al.*, 2014).

Ecología. Las especies del género *Piper* se presentan como hierbas, arbustos, pequeños árboles y raramente como trepadoras, las cuales se encuentran en los bosques húmedos, donde son más comunes y diversas, y en los bosques secos (Burger, 1971; Steyermark, 1984).

Distribución geográfica. Se encuentra en las zonas tropicales y subtropicales del mundo (Steyermark, 1984).

Clado EUDICOTYLEDONEAE

Orden RANUNCULALES Juss. ex Bercht. & J. Presl, 1820

Familia MENISPERMACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Cissampelos L., 1753

Especie tipo. *Cissampelos pareira* L., 1753, pl. 2:1031-1032.

Cissampelos sp.
(Figura 3C)

Material examinado. MAGRG/PB-266.

Descripción. Lámina fragmentada, de 3,4 cm de largo por 3,7 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~0,9:1; ovada; medial simétrico; base simétrica; sin lóbulos; margen sin dientes; ápice redondeado con ángulo obtuso (165°); base cordada con ángulo reflexo (311°). Venación primaria actinódroma basal; 7 venas basales; venas agróficas compuestas. Venación secundaria craspedódroma. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal opuesta percurrente. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal.

Comparación y discusión. Caracteres como lámina ovada, margen sin dientes, base cordada, venación primaria actinódroma basal y terciaria percurrente, también fueron apreciados en hojas fósiles de la familia Menispermaceae (Doria *et al.*, 2008). *Cissampelos* es el más similar al espécimen estudiado, este presenta lámina foliar con inserción marginal o peltada, ovada a suborbicular, margen sin dientes, ápice redondeado a emarginado con ángulo obtuso, base generalmente cordada, venación primaria actinódroma basal, con 5-7 o 10-12 venas basales (Rhodes, 1975), y venación secundaria craspedódroma, la cual está presente en *C. ovalifolia*, *C. andromorpha* y *C. pareira*.

Ecología. Es un género representado por trepadoras herbáceas o leñosas, asociadas a los bosques de tierras bajas (Rhodes, 1975).

Distribución geográfica. De acuerdo con Rhodes (1975), se encuentra en las regiones tropicales de América, África y Asia.

Orden MALPHIGIALES Juss. ex Bercht. & J. Presl, 1820

Familia CLUSIACEAE Lindl., 1836 nom. cons.

Clusia L., 1753

Especie tipo. *Clusia major* L., 1753, pl. 1:509.

Clusia sp.
(Figura 3D)

Material examinado. MAGRG/PB-17A, 191, 193, 262 y 270C.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 4,9-9 cm de largo por 2,8-4,8 cm de ancho; inserción marginal; micrófila y notófila; relación largo:ancho 2:1; obovada; medial simétrico; base

simétrica; margen sin dientes; ápice redondeado con ángulo obtuso (148°-167°); base cuneada con ángulo agudo (56-64°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma simple (20-25 pares de venas); espaciado regular (0,2-0,3 cm); ángulo uniforme (45°-52° y 53°-59°); inserción excurrente. Venación intramarginal secundaria.

Comparación y discusión. El número elevado de venas secundarias que corren muy cercanas y paralelas entre sí es característico de la familia Clusiaceae (Gentry, 1993), específicamente del género *Clusia*, el cual es muy semejante al material estudiado en lo referente a la forma y venación (Fernandes, 2007).

Ecología. Las especies de *Clusia* se presentan como árboles, arbustos, hemiepipítas, epífitas y estranguladoras, crecen en áreas montañosas, bajo climas húmedos y en climas estacionalmente secos (Mediana & Aguiar, 2005).

Distribución geográfica. Se encuentra en toda la América tropical y en las islas del Caribe (Mediana & Aguiar, 2005).

Familia EUPHORBIACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Acalypha L., 1753

Especie tipo. *Acalypha virginica* L., 1753, pl. 2:1003.

Acalypha sp.
(Figura 3E)

Material examinado. MAGRG/PB-213, 255 y 275F.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 2,5-5,4 cm de largo por 2,6-4,6 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~1,3-1,7:1; ovada; medial simétrico (?); base simétrica; margen crenado (?); ápice recto con ángulo agudo (72°); base cordada con ángulo reflexo. Venación primaria pinnada; ~4-7 venas basales; venas agróficas simples. Venación secundaria craspedódroma (5-9 pares de venas); espaciado regular (0,6-0,8 cm) y espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,4 a 0,8 cm); ángulo incrementando suavemente hacia la base (46° a 52°) y ángulo inconsistente (37°-45°); inserción decurrente y excurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso consistente y con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria alterna percurrente. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 4-5/cm; seno angular; RT/CV; vena principal culminando en el flanco proximal.

Comparación y discusión. En Euphorbiaceae la morfología de la lámina foliar es muy variable en forma y tamaño, pueden presentar margen de entero a serrado, y venación pinnada o palmeada (Burger & Huft, 1995), los especímenes analizados se pudieron asociar con *Acalypha*. Según Cardiel (1995) este se caracteriza por hojas ovadas y elípticas, simétricas, margen serrado o crenado-serrado, ápice agudo

o acuminado, base generalmente cordada, venación primaria actinódroma y pinnada, la cual se puede presentar intermedia con una venación casi pinnada con 4-6 venas basales, cuando la venación primaria es pinnada la venación secundaria es eucamptódroma, la cual difiere a la observada en los especímenes fósiles analizados, y presenta dientes regulares e irregulares.

Ecología. El género *Acalypha* está constituido por hierbas, arbustos o pequeños árboles de bosques húmedos tropicales o zonas costeras, con pocas especies montanas, asociadas a márgenes de ríos y zonas sombreadas (Cardiel, 1995).

Distribución geográfica. Se encuentra en la América tropical y subtropical, aunque algunas especies se extienden por zonas templadas de Norteamérica y América austral (Cardiel, 1995).

Croton L., 1753

Especie tipo. *Croton aromaticus* L., 1753, pl. 2:1005.

Croton sp.
(Figura 4A)

Material examinado. MAGRG/PB-1G y 249.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 4,4-6,9 cm de largo por 3,5-4 cm de ancho; inserción marginal; micrófila y notófila; relación largo:ancho ~1,2-1,8:1; ovada; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; base cordada con ángulo reflexo (307°). Venación primaria pinnada; 5 venas basales; venas agróficas simples. Venación secundaria broquidódroma simple (4-6 pares de venas); espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,9 a 1,1 cm) y aumentando abruptamente hacia la base (7 a 1,4 cm); ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (61°-72° a 47°-59°); inserción excurrente. Venación secundaria menor broquidódroma simple. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial alterna percurrente (?); curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria alterna percurrente.

Comparación y discusión. *Croton* es taxonómicamente complejo, presenta una gran variación en la forma y tamaño de las hojas (Burger & Huft, 1995), pero la comparación con material de herbario permitió relacionar los especímenes analizados con este género, por presentar similitud con las especies *C. micans* y *C. fragilis*. Caracteres como lámina ovada, margen sin dientes, base cordada, el patrón de venación primaria pinnada con 5 venas basales y la venación secundaria broquidódroma permitieron la inclusión en este género (Burger & Huft, 1995; Lima & Pirani, 2008).

Ecología. *Croton* está constituido por árboles, arbustos, subarbustos, hierbas y trepadoras, se encuentran en bosques secos, así como también en bosques de galerías y bosques montanos, crecen en los bordes de las carreteras, en las riberas de los ríos y en los claros de los bosques (Burger & Huft, 1995; Lima & Pirani, 2008).

Distribución geográfica. Es un género pantropical, siendo Suramérica, las Indias Occidentales y México los centros

Figura 3/Figure 3. **A.** *Aristolochia* sp., MAGRG/PB-258. **B.** *Piper* sp., MAGRG/PB-78. **C.** *Cissampelos* sp., MAGRG/PB-266. **D.** *Clusia* sp., MAGRG/PB-270C. **E.** *Acalypha* sp., MAGRG/PB-255. Escalas/Scale bars = 5 mm.

de diversidad de especies más importantes (Burger & Huft, 1995).

Orden FABALES Bromhead, 1838
Familia FABACEAE Lindl., 1836 nom. cons.
Subfamilia CAESALPINIOIDEAE DC., 1825

Caesalpinioideae tipo 1
(Figura 4B)

Material examinado. MAGRG/PB-267A.

Descripción. Lámina fragmentada, de 2,6 cm de largo por 1,1 cm de ancho; inserción marginal; nanófila; relación largo:ancho 2,5:1; elíptica; medial simétrico; base simétrica (?); margen sin dientes; ápice convexo con ángulo obtuso (141°); base cuneada con ángulo agudo. Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria craspedódroma (10 pares de venas); espaciado regular (0,2 cm); ángulo uniforme (44°-46°); inserción decurrente.

Comparación y discusión. Este material se asoció a la subfamilia Caesalpinioideae, ya que presenta similitud con los géneros *Caesalpinia*, *Cassia* y *Schizolobium*, que se caracterizan por tener lámina elíptica, ovada y oblonga, margen sin dientes, base asimétrica, de convexa a redondeada, ápice redondeado y emarginado con mucrón, venación primaria pinnada (Rodríguez & Gámez, 2010), y venación secundaria eucamptódroma.

Ecología. Esta subfamilia está representada por árboles y arbustos, que se encuentran generalmente en los bosques secos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Esta subfamilia es pantropical (Gentry, 1993).

Subfamilia MIMOSOIDEAE DC., 1825

Mimosoideae tipo 1
(Figura 4C)

Material examinado. MAGRG/PB-65 y 114.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 1,5-2,5 cm de largo por 0,9-1 cm de ancho; inserción marginal; nanófila; relación largo:ancho 2,7:1; ovada; medial asimétrico; base asimétrica; margen sin dientes; ápice recto con ángulo agudo (50°); base convexa con ángulo obtuso (153°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria eucamptódroma (?).

Comparación y discusión. Este material se asoció a la subfamilia Mimosoideae, ya que presenta similitud con los géneros *Acacia*, *Leucaena* y *Mimosa*. La variación intragenérica en el tamaño y forma del foliolo en las Mimosoideae es extrema (Gentry, 1993), y se caracterizan por presentar lámina elíptica, ovada y oblonga, margen sin dientes, base asimétrica de convexa a cordada, ápice de convexo a redondeado, el cual puede presentar o no mucrón, venación primaria actinódroma o pinnada, y secundaria broquidódroma o eucamptódroma (Rodríguez & Gámez, 2010).

Ecología. La mayoría de los géneros de esta subfamilia están representados por árboles, algunos por hierbas o sufrutices,

que se encuentran en las sabanas y en los bosques secos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Esta subfamilia es pantropical (Gentry, 1993).

Familia POLYGALACEAE Hoffmanns & Link,
1809 nom. cons.

Bredemeyera Willd., 1801

Especie tipo. *Bredemeyera floribunda* Willd., 1801, 3:411.

Bredemeyera sp.
(Figura 4D)

Material examinado. MAGRG/PB-238.

Descripción. Lámina fragmentada, de 2,1 cm de largo por 1,6 cm de ancho; inserción marginal; nanófila; relación largo:ancho ~1,3:1; elíptica; medial simétrico; margen sin dientes; base redondeada con ángulo obtuso (?). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma simple (~7 pares de venas); espaciado regular (0,4 cm); ángulo uniforme (51°-58°); inserción decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal paralelo a la vena secundaria subyacente; usualmente una por área intercostal.

Comparación y discusión. En Polygalaceae la lámina foliar es muy variable en tamaño y forma (Lüdtke, 2008), a pesar de esto se relacionó este espécimen con *Bredemeyera*. Este se caracteriza por presentar lámina elíptica, ovada y oblonga, margen sin dientes, ápice agudo a obtuso, base aguda, obtusa y redondeada, y venación primaria pinnada muy marcada (Marques, 1980; Lüdtke, 2008), y una venación secundaria e intersecundaria, prominente, paralela y cercana (Gentry, 1993), las cuales definen un patrón de venación broquidódromo o eucamptódromo-broquidódromo (Marques, 1980).

Ecología. *Bredemeyera* está constituido por arbustos escandentes, que se presentan en diversas comunidades, como sabanas, bosques secos y bosques húmedos, que se encuentran en los márgenes de los ríos y lagos (Marques, 1980).

Distribución geográfica. Se encuentra en Centroamérica, Suramérica y el Caribe (Lüdtke, 2008).

Orden ROSALES Bercht. & J. Presl, 1820
Familia CANNABACEAE Martinov, 1820 nom. cons.

Trema Lour., 1790

Especie tipo. *Trema cannabina* Lour., 1790, Fl. Cochinch. 2:562-563.

Trema sp.
(Figura 4E)

Material examinado. MAGRG/PB-33.

Descripción. Lámina fragmentada, de 4,5 cm de largo por 2 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación

largo:ancho 2,3:1; ovada; medial simétrico; base simétrica; sin lóbulos; margen sin dientes; ápice recto (?) con ángulo agudo (~40°); base cordada con ángulo reflexo (270°). Venación primaria actinódroma basal; 6 venas basales; venas agróficas compuestas. Venación secundaria craspedódroma (5 pares de venas); espaciado aumentando abruptamente hacia la base (0,5 a 1,1 cm); ángulo uniforme (29°-38°); inserción decurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento proximal. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal agudo al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal.

Comparación y discusión. Cannabaceae se caracteriza por presentar un patrón de venación primaria actinódroma (Martins & Pirani, 2009). El espécimen analizado se asoció a *Trema*, que se caracteriza por presentar lamina foliar ovada, base asimétrica que puede ser de redondeada a subcordada, margen dentado y serrado, y venación primaria actinódroma (Martins & Pirani, 2009; Pederneiras *et al.*, 2011), y 3-5 pares de nervaduras secundarias, y venas terciarias paralelas, discretas y no muy prominentes (Gentry, 1993).

Ecología. El género *Trema* es constituido por arbustos y árboles, que están presentes en una amplia gama de comunidades, desde bosques húmedos a bosques estacionales (Martins & Pirani, 2009; Pederneiras *et al.*, 2011).

Distribución geográfica. Se encuentra en los trópicos y subtrópicos del mundo (Pederneiras *et al.*, 2011).

Orden MYRTALES Juss. ex Bercht. & J. Presl, 1820
Familia MELASTOMATACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Bellucia Neck. ex Raf., 1838

Especie tipo. *Bellucia grossularioides* (L.) Triana, 1871[1872], 28(1):141-142.

Bellucia sp.
(Figura 4F)

Material examinado. MAGRG/PB-261, 275A y 275E.

Descripción. Hojas y láminas fragmentadas, de 3-5,1 cm de largo por 2-4,4 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila y notófila; relación largo:ancho ~1,5-1,2:1; ovada y elíptica (?); medial simétrico; margen sin dientes; base redondeada con ángulo obtuso (133°). Venación primaria acródroma suprabasal; 1 vena basal. Venación secundaria interna. Venación terciaria intercostal recta y mixta percurrente. Venación terciaria epimedial opuesta y alterna percurrente.

Comparación y discusión. La venación primaria acródroma suprabasal, la disposición de las venas laterales en arcos convergentes en dirección al ápice de la lámina y las venas transversales más finas, permitieron la comparación con elementos de Melastomataceae (Gentry, 1993; Reis *et al.*, 2004). Los especímenes analizados se asociaron a *Bellucia*, que se caracteriza por presentar una lámina foliar con una forma muy variada, de ovada a elíptica, margen sin dientes, base redondeada, y 3 nervios encima de la base, que definen

una venación primaria acródroma suprabasal, con 2 venas laterales que acompañan a la vena media (Gentry, 1993; Mendoza & Ramírez, 2006).

Ecología. *Bellucia* está representado por arbustos o árboles, que se encuentran en los bosques húmedos de zonas bajas, aunque también crecen en el piedemonte de los Andes (Mendoza & Ramírez, 2006).

Distribución geográfica. Es un género neotropical (Mendoza & Ramírez, 2006).

Miconia Ruiz & Pav., 1794

Especie tipo. *Miconia triplinervis* Ruiz & Pav., 1798, 1:105.

Miconia sp.
(Figura 4G)

Material examinado. MAGRG/PB-1F.

Descripción. Lámina fragmentada, de 2,6 cm de largo por 1,2 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~2,4:1; oblonga; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; base decurrente con ángulo agudo (49°). Venación primaria acródroma suprabasal; 1 vena basal. Venación secundaria interna.

Comparación y discusión. La venación primaria acródroma suprabasal y las venas longitudinales en arcos convergentes, en dirección al ápice de la lámina, permitieron asociar este espécimen a la familia Melastomataceae (Gentry, 1993; Reis *et al.*, 2004). El material analizado se asemeja a elementos del género *Miconia*, el cual presenta una lámina foliar muy variable, desde redonda hasta lineal, margen sin dientes, dentado o serrado, venación primaria acródroma basal y suprabasal, con 1-4 pares de venas laterales que acompañan a la vena media (Reis *et al.*, 2004; Mendoza & Ramírez, 2006).

Ecología. *Miconia* está representado por hierbas, arbustos, árboles, y con menor frecuencia lianas, es uno de los principales elementos en los bosques húmedos y muy húmedos (Gentry, 1993; Mendoza & Ramírez, 2006).

Distribución geográfica. Se encuentra restringido a la región neotropical (Gentry, 1993; Mendoza & Ramírez, 2006).

Familia MYRTACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Psidium L., 1753

Especie tipo. *Psidium guajava* L., 1753, pl. 1: 470.

Psidium sp.
(Figura 4H)

Material examinado. MAGRG/PB-271B.

Descripción. Hoja fragmentada, de 4 cm de largo por 2,1 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho 1,8:1; obovada; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; ápice redondeado con ángulo obtuso (?); base decurrente con ángulo agudo (59°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación

Figura 4/Figure 4. **A.** *Croton* sp., MAGRG/PB-249. **B.** Caesalpinioideae tipo 1, MAGRG/PB-267A. **C.** Mimosoideae tipo 1, MAGRG/PB-65. **D.** *Bredemeyera* sp., MAGRG/PB-238. **E.** *Trema* sp., MAGRG/PB-33. **F.** *Bellucia* sp., MAGRG/PB-261. **G.** *Miconia* sp., MAGRG/PB-1F. **H.** *Psidium* sp., MAGRG/PB-271B. Escalas/Scale bars = 5 mm.

secundaria broquidódroma simple (~7 pares de venas); espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,6 a 0,2 cm); ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (59° a 48°); inserción decurrente. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal perpendicular a la vena secundaria subyacente; más de una por área intercostal. Venación terciaria intercostal en retículo irregular. Venación terciaria epimedial reticulada.

Venación terciaria exterior en bucle (?). Venación cuaternaria en retículo regular.

Comparación y discusión. Las siguientes características de la morfología foliar permiten diferenciar las Myrtaceae de otras familias, base decurrente, venación secundaria broquidódroma con curso paralelo entre sí, y venación terciaria casi paralela a la vena media (Silva, 2000). El material analizado se asoció al género *Psidium*, por presentar similitud con las especies *P. caudatum*, *P. guajava* y

P. guineense. Este género se caracteriza por su gran variabilidad, su lámina foliar puede ser de nanófila a notófila, de elíptica a oblonga, simétrica, con margen sin dientes, y ápice y base de agudo a redondo, con ángulo agudo; venación primaria pinnada, secundaria generalmente broquidódroma, y venación terciaria y cuaternaria en retículo (González, 2011).

Ecología. *Psidium* está representado por arbustos o árboles que se encuentran en bosques húmedos a bosques muy secos tropicales, así como también se asocia a bosques de galerías y vegetación de montaña (Rivero, 2013).

Distribución geográfica. Se encuentra desde México y el Caribe a Uruguay y norte de Argentina en el continente americano, extendiéndose a algunas islas del noreste del pacífico (Rivero, 2013).

Orden MALVALES Juss. ex Bercht. & J. Presl, 1820

Familia MALVACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Subfamilia BYTTNERIOIDEAE Burnett, 1835

Guazuma Mill., 1754

Especie tipo. *Guazuma ulmifolia* Lam., 1789, 3:52-53.

Guazuma sp.

(Figura 5A)

Material examinado. MAGRG/PB-68, 199, 200, 203, 241, 242 y 270A.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 2,8-4,4 cm de largo por 2,2-2,7 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~1,9-1,4:1; ovada y elíptica (?); medial simétrico; base simétrica y con extensión asimétrica; margen serrado y crenado; base cordada con ángulo reflexo (252° y 332°). Venación primaria pinnada; 3-5 venas basales; venas agróficas simples. Venación secundaria craspedódroma (~4-6 pares de venas); espaciado regular (0,8-0,9 cm) y aumentando gradualmente hacia la base (0,2 a 1,1 cm) o; ángulo uniforme (31°-38°, 42°-52° y 52°-58°) o abruptamente hacia la base (43° a 85°); inserción decurrente, y decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal recta y mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta y alterna percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria alterna y mixta percurrente. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 4-7/cm; seno angular; RT/CV, CV/CV; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. Los especímenes analizados se asociaron a la subfamilia Byttnerioideae, debido a la presencia de un margen con dientes, venación primaria pinnada, y por la presencia de 3 venas basales en la mayoría de los ejemplares, y la venación de tercer orden opuesta (Carvalho *et al.*, 2011). La comparación con material de herbario permitió asociar este material a *Guazuma*, que se caracteriza por presentar

una lámina foliar de oblonga a ovada, margen serrado y base generalmente asimétrica (Gentry, 1993).

Ecología. *Guazuma* es representado por árboles, que se encuentra en los bosques estacionalmente secos, y que también puede estar presente en los bosques húmedos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Es un género neotropical (Gentry, 1993).

Melochia L., 1753

Especie tipo. *Melochia corchorifolia* L., 1753, pl. 2:675.

Melochia sp.

(Figuras 5B-C)

Material examinado. MAGRG/PB-6, 110A y 274A.

Descripción. Hoja completa y láminas fragmentadas, de 1,7-8,7 cm de largo por 1-5,2 cm de ancho; inserción marginal; nanófila, micrófila y notófila; relación largo:ancho 1,5-1,7:1; ovada; medial simétrico; base con extensión asimétrica; margen serrado y crenado; ápice recto o acuminado con ángulo agudo (48°-69°); base cordada con ángulo reflexo (330°). Venación primaria actinódroma basal; 3-5 venas basales; venas agróficas simples y compuestas. Venación secundaria craspedódroma (6-7 pares de venas); espaciado regular (0,6-0,8 cm) y aumentando gradualmente hacia la base (0,2 a 0,4 cm y 1 a 1,4 cm); ángulo uniforme (33°-42°) e inconsistente (51°-74°); inserción excurrente y decurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular o agudo al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria en retículo regular y mixta percurrente. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 1° y 2° orden; 4/cm y 6-10/cm; seno angular; CV/ST, ST/CV y RT/CV; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. Caracteres como el margen con dientes, la venación terciaria opuesta y la venación cuaternaria reticulada permitieron la inclusión de estos especímenes en la subfamilia Byttnerioideae (Carvalho *et al.*, 2011), específicamente en el género *Melochia*, que se caracteriza por presentar lámina foliar con inserción marginal, de tamaño muy variable, ovada, base asimétrica, margen de serrado a crenado, ápice de acuminado a agudo, base de redondeada a cordada, 3-7 venas basales, 4-11 pares de venas secundarias, dientes del margen de regulares a irregulares (Gentry, 1993; Rondón, 2009).

Ecología. *Melochia* está constituido por arbustos, sufrutices o hierbas, siendo las hierbas las más comunes (Rondón, 2009), se encuentran en sabanas, así como también en bosques secos, bosques de galerías y en enclaves de vegetación xerofítica, crecen predominantemente en las riberas de los ríos (Fernández & Grande, 2007).

Distribución geográfica. Es un género pantropical (Fernández & Grande, 2007).

Subfamilia GREWIOIDEAE Dippel, 1893

Luehea Willd., 1801

Especie tipo. *Luehea speciosa* Willd., 1801, 3:410.

Luehea sp.
(Figura 5D)

Material examinado. MAGRG/PB-10.

Descripción. Hoja completa, de 5,1 cm de largo por 2,6 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho 1,9:1; ovada; medial simétrico; base con extensión asimétrica; margen con dientes (?); ápice acuminado con ángulo agudo (33°); base cordada con ángulo reflexo (253°). Venación primaria actinódroma basal; 7 venas basales; venas agróficas compuestas. Venación secundaria craspedódroma (8 pares de venas); espaciado aumentando abruptamente hacia la base (0,3 a 1,3 cm); ángulo uniforme (27°-29°); inserción decurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento proximal. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal agudo al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria mixta percurrente.

Comparación y discusión. La forma ovada, el ápice acuminado y la base cordada son característicos de este género (Gentry, 1993), así como la venación primaria actinódroma basal, y la venación secundaria y secundaria menor craspedódroma. También el margen con dientes y la venación terciaria opuesta están presentes en las especies de la subfamilia Grewioideae (Carvalho *et al.*, 2011).

Ecología. *Luehea* es representado por árboles, que se encuentran comúnmente en los bosques estacionales (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Es un género neotropical (Gentry, 1993).

Subfamilia MALVOIDEAE Burnett, 1835

Hibiscus L., 1753

Especie tipo. *Hibiscus syriacus* L., 1753, pl. 2:695.

Hibiscus sp.
(Figura 5E)

Material examinado. MAGRG/PB-192, 206, 207 y 209.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 3,3-4,6 cm de largo por 2,3-3,2 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~1,5-1,4:1; ovada; medial simétrico; base simétrica; margen crenado; ápice con ángulo agudo (60°); base cordada con ángulo reflexo (318°). Venación primaria actinódroma basal o pinnada (?); 6-8 venas basales; venas

agróficas compuestas. Venación secundaria craspedódroma (6-7 pares de venas); espaciado regular (0,5-0,7 cm) y aumentando gradualmente hacia la base (0,3 a 0,6 cm); ángulo inconsistente (45°-58°) e incrementando suavemente hacia la base (64° a 51°); inserción decurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial alterna y opuesta percurrente; curso proximal perpendicular y obtuso al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria alterna percurrente. Dientes del margen con espaciado irregular; 1° orden; 2-4/cm; seno angular; RT/CV. **Comparación y discusión.** Caracteres como lamina foliar ovada, con margen con dientes, la venación primaria actinódroma basal, las venas agróficas compuestas, la venación secundaria menor craspedódroma y venación terciaria alterna permitieron la inclusión de estos especímenes en la subfamilia Malvoideae (Carvalho *et al.*, 2011), específicamente en el género *Hibiscus*, que se caracteriza por presentar lámina foliar con inserción marginal, de tamaño muy variable, desde elíptica a ovada, margen crenado, ápice agudo y base cordada (Gentry, 1993).

Ecología. *Hibiscus* está representado por arbustos, solo algunos árboles y hierbas, que pueden estar presente en bosques secos y húmedos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Es un género con distribución pantropical (Gentry, 1993).

Pavonia Cav., 1786

Especie tipo. *Pavonia paniculata* Cav., 1787, Diss. 3:135.

aff. *Pavonia* sp.
(Figura 5F)

Material examinado. MAGRG/PB-16A.

Descripción. Lámina fragmentada, de 3,3 cm de largo por 3,3 cm de ancho; micrófila (?); margen serrado; ápice acuminado (punta de gotero) con ángulo agudo (57°). Venación secundaria craspedódroma; ángulo uniforme (27°-32°); inserción excurrente. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso. Venación terciaria epimedial alterna percurrente; curso proximal obtuso al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación terciaria exterior terminando en el margen. Venación cuaternaria en retículo regular. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 3/cm; seno angular; CV/CV y RT/CV; vena principal culminando en el flanco proximal.

Comparación y discusión. A pesar que el material se encuentra fragmentado y no se puede observar el tipo de base y la venación primaria, la presencia del margen serrado, del ápice acuminado, la venación secundaria craspedódroma y la venación terciaria alterna, son caracteres diagnósticos de la subfamilia Malvoideae, y están presentes en el género *Pavonia* (Carvalho *et al.*, 2011; Grings, 2011).

Figura 5/Figure 5. **A.** *Guazuma* sp., MAGRG/PB-200. **B.** *Melochia* sp., MAGRG/PB-6. **C.** *Melochia* sp., MAGRG/PB-110A. **D.** *Luehea* sp., MAGRG/PB-10. **E.** *Hibiscus* sp., MAGRG/PB-209. **F.** *Pavonia* sp., MAGRG/PB-16A. Escalas/Scale bars = 5 mm.

Ecología. *Pavonia* está constituido por hierbas postradas a decumbentes, y arbustos, que crecen en los bosques húmedos de tierras bajas (Gentry, 1993; Grings, 2011).

Distribución geográfica. Es un género con distribución pantropical (Gentry, 1993; Grings, 2011).

Sida L., 1753

Especie tipo. *Sida alnifolia* L., 1753, pl. 2:684.

Sida sp.
(Figuras 6A-B)

Material examinado. MAGRG/PB-239, 269D, 287 y 288.

Descripción. Hojas y láminas fragmentadas, de 1,7-3,6 cm de largo por 1,6-2,3 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho 1,4-1,1:1; ovada; medial simétrico; base simétrica; margen serrado; base cordada con ángulo reflexo (262°-346°). Venación primaria actinódroma basal; 5-6 venas basales; venas agróficas simples o compuestas. Venación secundaria craspedódroma

(~4-6 pares de venas); espaciado irregular (0,2-0,8 cm) y disminuyendo hacia la base (0,4 a 0,2 cm); ángulo uniforme (31°-33° y 40°-47°) y ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (48° a 33°); inserción decurrente y excurrente. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal recta y mixta percurrente; ángulo obtuso decreciendo exmedial. Venación terciaria epimedial alterna y opuesta percurrente; curso proximal perpendicular y obtuso al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación terciaria exterior terminando en el margen. Venación cuaternaria alterna percurrente. Areolas bien desarrolladas. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 5/cm; seno angular; CV/CV.

Comparación y discusión. Caracteres como margen con dientes, base con ángulo reflexo, venación primaria actinódroma basal, venas agróficas simples, venación secundaria menor craspedódroma y venación terciaria alterna, son característicos de la subfamilia Malvoideae (Carvalho *et al.*, 2011). *Sida* es el que más se aproxima a los especímenes analizados, el cual presenta lámina ovada, simétrica, margen sin dientes, dentado, crenado o serrado, dependiendo del

desarrollo de la planta, ápice de acuminado a obtuso, base cordada (Gentry, 1993; Fuertes, 1995), venación primaria actinódroma basal y secundaria craspedódroma.

Ecología. *Sida* está constituido por sufrutices y hierbas, que crecen en los bosques húmedos de tierras bajas (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Presenta una distribución pantropical, con algunas especies en zonas templadas (Gentry, 1993; Fuertes, 1995).

Orden SAPINDALES Juss. ex Bercht. & J. Presl, 1820
Familia MELIACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Trichilia P. Browne, 1756

Especie tipo. *Trichilia hirta* L., 1759, Syst. Nat. (ed. 10) 2:1020.

Trichilia sp.
(Figura 6C)

Material examinado. MAGRG/PB-215 y 286.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 2-3,9 cm de largo por 1,2-1,9 cm de ancho; inserción marginal; nanófila y micrófila; relación largo:ancho 2:1; elíptica; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; ápice convexo con ángulo obtuso (143°); base recta (cuneada) con ángulo agudo (72°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma simple (~13 pares de venas); espaciado regular (0,2-0,4 cm); ángulo inconsistente (39°-52°); inserción excurrente. Venación intramarginal secundaria. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal perpendicular a la vena secundaria subyacente; usualmente una por área intercostal. Venación terciaria intercostal en retículo irregular.

Comparación y discusión. Según Gentry (1993) las características morfológicas vegetativas demuestran que Meliaceae es un grupo natural bastante homogéneo, aun así se logró asociar estas improntas foliares con *Trichilia*. Caracteres como lámina foliar con inserción marginal, nanófila y micrófila, elíptica, base simétrica y cuneada, margen sin dientes, ápice convexo, venación primaria pinnada y venación secundaria broquidódroma, llevaron a la comparación con *Trichilia* (en Patricio & Cervi, 2005), que es el que más se aproxima a los especímenes analizados.

Ecología. *Trichilia* está representado por árboles, que se encuentran en bosques húmedos a secos, así como también en bosques de galerías y nublados (Varela, 2010).

Distribución geográfica. Presenta una distribución pantropical (Gentry, 1993).

Familia SAPINDACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Sapindus L., 1753

Especie tipo. *Sapindus saponaria* L., 1753, pl. 1:367.

Sapindus sp.
(Figura 6D)

Material examinado. MAGRG/PB-2.

Descripción. Lámina fragmentada, de 5,2 cm de largo por 2,8 cm de ancho; micrófila; relación largo:ancho ~2:1; elíptica; medial simétrico; margen sin dientes; ápice convexo con ángulo agudo (?). Venación primaria pinnada. Venación secundaria broquidódroma simple (10 pares de venas); espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,2 a 0,6 cm); ángulo inconsistente (55°-67°); inserción decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal flexionado a la vena secundaria subyacente; más de una por área intercostal. Venación terciaria intercostal en retículo regular. Venación terciaria epimedial reticulada. Venación terciaria exterior en bucle. Venación cuaternaria en retículo regular.

Comparación y discusión. Sapindaceae se caracteriza por la tendencia de varios géneros a presentar margen serrado, y las especies con margen sin dientes suelen tener bases notablemente asimétricas y una venación prominentemente reticulada (Gentry, 1993). Caracteres como la forma de la lámina elíptica, margen sin dientes, ápice convexo, venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma y venación terciaria en retículo regular, apreciados en ejemplares de herbario, llevaron a la inclusión de este espécimen en *Sapindus*.

Ecología. *Sapindus* está representado por árboles, típicos de los bosques tropicales estacionalmente secos (Linares-Palomino *et al.*, 2011).

Distribución geográfica. Presenta una distribución tropical y subtropical (Gentry, 1993).

Orden SANTALALES R. Br. ex Bercht. & J. Presl, 1820
Familia LORANTHACEAE Juss., 1808 nom. cons.

Phthirusa Mart., 1830

Especie tipo. *Phthirusa clandestina* (Mart. ex Roem. & Schult.) Mart., 1830, 13:110.

Phthirusa sp.
(Figura 6E)

Material examinado. MAGRG/PB-46, 54, 79, 85, 101, 253, 272B y 274G.

Descripciones. Hojas y láminas fragmentadas, de 3,4-4,9 cm de largo por 1,4-2,5 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho 1,8:1; elíptica; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; ápice recto y acuminado, con ángulo agudo (51°-63°); base decurrente con ángulo agudo (69°-74°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma festoneada (~6 pares de venas); espaciado irregular (0,5-1,2 cm); ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (51° a 29°); inserción excurrente.

Venación intramarginal secundaria. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud mayor al 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal perpendicular a la vena secundaria subyacente; más de una por área intercostal. Venación terciaria intercostal en retículo irregular. Venación terciaria epimedial reticulada. Venación terciaria exterior en bucle. Venación cuaternaria en retículo irregular. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación.

Comparación y discusión. Caracteres como venación primaria pinnada, venación secundaria broquidódroma simple o festoneada, son visibles en ejemplares de herbario de la familia Loranaceae. Comparación con el material de herbario permitió la inclusión del material analizado en el género *Phthirusa*, por presentar similitud con las especies *P. pyrifolia* y *P. retroflexa*. El género *Phthirusa* presenta una lámina de elíptica a obovada, ápice de obtuso a agudo, mucronado o emarginado, base de redondeada a aguda, venación prominente, generalmente pinnada (Rizzini, 1978; Reif & Andreata, 2011) y secundaria broquidódroma simple o festoneada.

Ecología. *Phthirusa* es constituido por arbustos parásitos o trepadoras, que están presentes en bosques húmedos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Se encuentra desde Centroamérica a Suramérica (Reif & Andreata, 2011).

Orden CARYOPHYLLALES Juss.

ex Bercht. & J. Presl, 1820

Familia PORTULACACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Portulaca L., 1753

Especie tipo. *Portulaca oleracea* L., 1753, pl. 1:445.

Portulaca sp.

(Figura 6F)

Material examinado. MAGRG/PB-247A y 279.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 1,5-2,5 cm de largo por 1,3-1,8 cm de ancho; inserción marginal; nanófila y micrófila; relación largo:ancho 1,1-1,4:1; oblonga; medial simétrico; base simétrica; margen sin dientes; ápice redondeado con ángulo obtuso (170°-173°); base redondeada con ángulo obtuso (157°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma simple (~11 pares de venas); espaciado regular (0,2-0,3 cm); ángulo uniforme (48°-54°); inserción excurrente. Venación intramarginal secundaria.

Comparación y discusión. La familia Portulacaceae está representada solamente por el género *Portulaca* (Nyffeler & Eggli, 2010), y la especie *P. oleracea* es la que más se asemeja a los especímenes estudiados. *Portulaca* se caracteriza por presentar lámina foliar con inserción marginal, oblonga, margen sin dientes, ápice redondeado, base redondeada, y venación primaria pinnada la cual puede ser evidente o no (Coelho & Giulietti, 2010).

Ecología. *Portulaca* está constituido por plantas herbáceas, las especies son encontradas en diversos ambientes,

generalmente están concentradas en zonas semiáridas (Coelho & Giulietti, 2010).

Distribución geográfica. Tiene una distribución pantropical, con algunas especies presentes en áreas subtropicales de América y África, y pocas especies en Australia, Asia y Europa (Coelho & Giulietti, 2010; Nyffeler & Eggli, 2010).

Familia BORAGINACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Subfamilia CORDIOIDEAE A. Gray, 1858

Cordia L., 1753

Especie tipo. *Cordia myxa* L., 1753, pl. 1:190.

Cordia sp.

(Figura 7A)

Material examinado. MAGRG/PB-12A, 12B, 48, 71, 108 y 110B.

Descripción. Láminas fragmentadas, de 2,7-5,1 cm de largo por 1,2-2,3 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~2,4:1; ovada y elíptica; medial simétrico; base simétrica; sin lóbulos; margen serrado y crenado; ápice recto y redondo con ángulo agudo (38° a 42°), terminal retuso; base recta (cuneada) con ángulo agudo. Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria craspedódroma (~8-10 pares de venas); espaciado regular (0,5-0,6 cm) y aumentando gradualmente hacia la base (0,3 a 0,6 cm); ángulo incrementando suavemente hacia la base (30° a 58°) y disminuyendo suavemente hacia la base (60° a 45°); inserción excurrente. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo agudo y obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación terciaria exterior terminando en el margen. Venación cuaternaria alterna percurrente. Venación quintuple en reticulado regular. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 5-7/ cm; seno angular; CV/CV, CV/FL, RT/CV y ST/CV; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. Los especímenes se asociaron, a partir de la comparación visual con material herbario, a la familia Boraginaceae. *Cordia* es el género más similar a los especímenes estudiados, el cual presenta lámina ovada y elíptica, margen serrado, ápice por lo general agudo o acuminado, venación primaria pinnada, venación secundaria craspedódroma en la mayoría de las especies, venación terciaria percurrente y aréolas que definen un patrón aparentemente reticulado (Estrada, 1995).

Ecología. *Cordia* reúne arbustos y grandes árboles, que se encuentran en diversos ambientes, generalmente en bosques secos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Presenta una distribución pantropical, aunque la mayoría de sus especies son neotropicales (Gentry, 1993).

Figura 6/Figure 6. **A,** *Sida* sp., MAGRG/PB-269D. **B,** *Sida* sp., MAGRG/PB-287. **C,** *Trichilia* sp., MAGRG/PB-215. **D,** *Sapindus* sp., MAGRG/PB-2. **E,** *Phthirusa* sp., MAGRG/PB-253. **F,** *Portulaca* sp., MAGRG/PB-247A. Escalas/Scale bars = 5 mm.

Subfamilia HYDROPHYILLOIDEAE Burnett, 1835

Wigandia Kunth, 1818

Especie tipo. *Wigandia caracasana* Kunth, 1818 [1819], 3:128.

Wigandia sp.
(Figura 7B)

Material examinado. MAGRG/PB-4.

Descripción. Lámina fragmentada, de 5,2 cm de largo por 2,4 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~2,2:1; elíptica; medial simétrico; margen serrado. Venación primaria pinnada. Venación secundaria craspedódroma (~11 pares de venas); espaciado irregular (0,4-0,7 cm); ángulo inconsistente (39°-52°); inserción decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente;

curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria mixta percurrente. Areolas bien desarrolladas. Vénulas de terminación libre en su mayoría con una ramificación. Dientes del margen con espaciado regular; 2° orden; 6-7/cm; seno angular; ST/ST; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. El espécimen analizado se asoció a partir de comparación con material de herbario a *Wigandia*, el cual se caracteriza por presentar lamina foliar de ovada a elíptica, base más o menos cordada, ápice obtuso, margen doblemente serrado o crenado-dentado, venación primaria y secundaria prominente, con 5-8 o 9-13 pares de venas, las basales divergentes, las restantes más o menos oblicuas hasta algo ascendentes hacia el ápice, y venación terciaria en retículo (Gentry, 1993; Cornejo, 2006, 2007).

Ecología. *Wigandia* se encuentra representado por arbustos semileñosos, que se encuentran en los márgenes de los bosques premontanos y de los valles interandinos (Gentry, 1993), y también en los bosques muy secos tropicales (Cornejo, 2006).

Distribución geográfica. Es un pequeño genero neotropical, distribuido en la América continental y en las islas del Caribe (Cornejo, 2006, 2007).

Orden LAMIALES Bromhead, 1838
Familia BIGNONIACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Tabebuia Gomes ex DC., 1838

Especie tipo. *Tabebuia uliginosa* (Gomes) A. DC., 1845, 9:212.

Tabebuia sp.
Figura (7C)

Material examinado. MAGRG/PB-73.

Descripción. Lámina fragmentada, de 4,6 cm de largo por 3 cm de ancho; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho 1,4:1; elíptica; medial simétrico; base simétrica (?); margen sin dientes; ápice truncado con ángulo obtuso (148°), terminal retuso; base convexa con ángulo obtuso (109°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal. Venación secundaria broquidódroma festoneada (7 pares de venas); espaciado disminuyendo hacia la base (0,7 a 0,4 cm); ángulo uniforme (46°-54°); inserción decurrente. Venación intersecundaria con curso proximal paralelo a las venas secundarias; longitud menor del 50% de la vena secundaria subyacente; curso distal flexionado a la vena secundaria subyacente; usualmente una por área intercostal.

Comparación y discusión. Las Bignoniaceae presentan diferentes tipos de hojas compuestas, venación eucamptódroma, broquidódroma y semicraspedódroma, y margen con dientes y sin dientes, por lo cual su determinación es posible partir de caracteres vegetativos (Yajure & Gámez, 2011). El espécimen analizado por afinidad morfológica con el material de herbario fue relacionado con *Tabebuia*, el cual se caracteriza por presentar lámina generalmente elíptica a obovada, margen sin dientes, ápice agudo a acuminado, a veces truncado, base asimétrica y aguda a cuneada, venación primaria pinnada, venación secundaria eucamptódroma con 5-9 pares de venas (Gentry, 2009; Yajure & Gámez, 2011), y broquidódroma, la cual también es característica de las especies del género.

Ecología. *Tabebuia* se encuentra representado por arbustos y árboles, que habitan en una amplia gama de comunidades, desde sabanas a bosques lluviosos, siendo más comunes en los bosques secos (Gentry, 2009).

Distribución geográfica. Se encuentra distribuido por toda la América tropical, desde el norte de México hasta el norte de Argentina, incluyendo las islas del Caribe (Gentry, 2009).

Familia VERBENACEAE J. St.-Hil, 1805 nom. cons.

Lantana L., 1753

Especie tipo. *Lantana camara* L., 1753, pl. 2: 627.

Lantana sp.
(Figura 7D)

Material examinado. MAGRG/PB-5A y 113.

Descripción. Hoja completa y lámina fragmentada, de 1-2,2 cm de largo por 0,9-1,3 cm de ancho; peciolada; pulvínulo en la base del peciolo; inserción marginal; nanófila; relación largo:ancho 1,1-1,7:1; ovada y obovada; medial simétrico; base simétrica; margen serrado; ápice recto con ángulo agudo (73°) y redondeado con ángulo obtuso (133°); base convexa con ángulo obtuso (122°). Venación primaria actinódroma basal; 4 venas basales; venas agróficas simples. Venación secundaria craspedódroma (5 pares de venas); espaciado aumentando gradualmente hacia la base (0,2-0,4 a 0,4-0,7 cm); ángulo uniforme (36°-44°) y ángulo disminuyendo suavemente hacia la base (44° a 35°); inserción excurrente e inserción decurrente hacia la base y excurrente hacia el ápice. Venación secundaria menor craspedódroma. Venación terciaria intercostal mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento exmedial. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 7-10/cm; seno angular; CV/CV y ST/CV; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. En las Verbenaceae la forma y tamaño de la lámina es muy variable (López-Palacios, 1977), esto es visible en los especímenes analizados, los cuales se asociaron al género *Lantana*, que se caracteriza por presentar lámina de ovada o elíptica, ápice agudo o acuminado, base redonda a atenuada (López-Palacios, 1977; Gentry, 1993), y venación primaria actinódroma basal y secundaria craspedódroma.

Ecología. Generalmente arbustos o subarbustos, que se encuentran en los bosques secos (Gentry, 1993).

Distribución geográfica. Es un género pantropical (Gentry, 1993).

Orden ASTERALES Link, 1829
Familia ASTERACEAE Bercht. & J. Presl,
1820 nom. cons.

Condylidium King & Rob., 1972

Especie tipo. *Condylidium iresinoides* (Kunth) R.M. King & H. Rob., 1972, 24(5):381.

Condylidium sp.
(Figura 7E)

Material examinado. MAGRG/PB-263, 265 y 272A.

Descripción. Hojas y láminas fragmentadas, de 8,1 cm de largo por 3,8 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; notófila; relación largo:ancho 1,8:1; ovada; medial simétrico; base con inserción asimétrica; margen sin dientes; ápice recto con ángulo agudo (66°); base cóncava con ángulo agudo (51°). Venación primaria pinnada; 1 vena basal; venas agróficas simples. Venación secundaria eucamptódroma.

Venación secundaria menor broquidódroma simple. Venación terciaria epimedial mixta percurrente; curso proximal agudo al nervio medio; curso distal obtuso al nervio medio. Venación cuaternaria en retículo irregular.

Comparación y discusión. Comparación con material de herbario permitió asociar los especímenes analizados a Asteracea, en especial a *Condylidium*, principalmente por la forma de base, la cual es típica de esta familia, y por los patrones de venación primario y secundario observados. Según King & Robinson (1972) y Pruski (1997), *Condylidium* presenta lámina foliar generalmente ovada, ápice acuminado, base decurrente, margen sin dientes o serrado, y 3 venas por encima de la base.

Ecología. Generalmente trepadora herbácea, a veces suberecta, que se encuentra en diversos ambientes,

generalmente en bosques secos y montanos (Gentry, 1993; Pruski, 1997).

Distribución geográfica. Se encuentra en Centroamérica, las Indias Occidentales y los Andes de Suramérica (King & Robinson, 1972).

Familia CAMPANULACEAE Juss., 1789 nom. cons.

Siphocampylus Pohl, 1831

Especie tipo. *Siphocampylus westinianus* (Thunb.) Pohl, 1831, 2:115.

Siphocampylus sp.
(Figura 7F)

Figura 7/Figure 7. **A**, *Cordia* sp., MAGRG/PB-12A. **B**, *Wigandia* sp., MAGRG/PB-4. **C**, *Tabebuia* sp., MAGRG/PB-73. **D**, *Lantana* sp., MAGRG/PB-5A. **E**, *Condylidium* sp., MAGRG/PB-263. **F**, *Siphocampylus* sp., MAGRG/PB-1C. Escalas/Scale bars = 5 mm.

Material examinado. MAGRG/PB-1A, 1C, 19A, 60A, 72, 88 y 110E.

Descripción. Hojas y láminas fragmentadas, de 2,8-4,4 cm de largo por 1,6-2,2 cm de ancho; peciolada; inserción marginal; micrófila; relación largo:ancho ~2,3:1; ovada; medial simétrico (?); base con inserción asimétrica; margen serrado; ápice recto con ángulo agudo (46°); base recta (cuneada) con ángulo agudo (61°-74°). Venación primaria pinnada. Venación secundaria craspedódroma (~10 pares de venas); espaciado regular (0,2 -0,4 cm y 0,4-0,7 cm); ángulo incrementando (28° a 30°) y disminuyendo (56° a 43°) suavemente hacia la base; inserción excurrente. Venación terciaria intercostal opuesta y mixta percurrente; ángulo obtuso con incremento proximal. Venación terciaria epimedial opuesta percurrente; curso proximal perpendicular al nervio medio; curso distal paralelo a las terciarias del área intercostal. Venación cuaternaria mixta percurrente. Dientes del margen con espaciado regular; 1° orden; 5-6/cm; seno angular; CV/CV, ST/CV y ST/ST; vena principal culminando en el ápice.

Comparación y discusión. Las hojas de Campanulaceae se caracterizan por presentar principalmente un margen serrado (Gentry, 1993), esto es visible en los especímenes analizados, los cuales se asociaron al género *Siphocampylus*, que se caracteriza por presentar generalmente una lámina ovada, ápice agudo, base asimétrica que puede ser redondeada o cuneada, margen serrado o crenado con dientes de 1° y 2° orden (Lammers, 1998, 2002), y una venación fuertemente reticulada (Gentry, 1993).

Ecología. *Siphocampylus* es constituido por arbustos y sufrútices. Este se presenta en una amplia gama de comunidades, desde bosques tropicales de tierras bajas a páramos, siendo más diverso y abundante en los bosques montanos de los Andes (Lammers, 1998).

Distribución geográfica. Es un género neotropical, distribuido desde Costa Rica a Argentina, con varias especies endémicas en Cuba y República Dominicana (Lammers, 1998).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La paleoflora presente en el área de El Anís puede ser considerada una asociación paraautóctona, esta interpretación se debe a que la gran mayoría de las hojas fósiles se encuentran bien preservadas y poco fragmentadas, indicando que no fueron transportadas una gran distancia desde su lugar de origen, y fueron generadas en un área cercana a un cuerpo de agua, lo cual ya había sido propuesto por Carrillo *et al.* (2009), Niño & Ibarra (2012) y Guerrero & Cantos (2012). Estos autores asociaron este registro fósil a un ambiente lacustre y aluvial-lacustre.

Utilizando el método del pariente actual más cercano, los requerimientos ecológicos de los géneros actuales más afines con los taxones fósiles hallados en la paleoflora de El Anís, se infiere la presencia de dos paleocomunidades, un bosque seco, el cual ya había sido identificado por Santiago *et al.* (2012), y un bosque húmedo. El bosque seco habría estado

integrado por los representantes de las familias Asteraceae (*Condylium*), Bignoniaceae (*Tabebuia*), Boraginaceae (*Cordia* y *Wigandia*), Cannabaceae (*Trema*), Euphorbiaceae (*Acalypha* y *Croton*), Fabaceae, Malvaceae (*Guazuma*, *Hibiscus*, *Luehea*, *Melochia* y *Sida*), Meliaceae (*Trichilla*), Myrtaceae (*Psidium*), Polygalaceae (*Bredemeyera*), Portulacaceae (*Portulaca*), Sapindaceae (*Sapindus*) y Verbenaceae (*Lantana*), los cuales son considerados característicos de este tipo de comunidad (Gentry, 1993, 1995; Linares-Palomino *et al.*, 2011), y el bosque húmedo por Aristolochiaceae (*Aristolochia*), Campanulaceae (*Siphocampylus*), Clusiaceae (*Clusia*), Lorantheae (*Phthirusa*), Malvaceae (*Pavonia*), Melastomataceae (*Bellucia* y *Miconia*), Menispermaceae (*Cissampelos*) y Piperaceae (*Piper*) (ver Gentry, 1993).

Esta paleoflora, integrada por elementos del bosque seco y del bosque húmedo, conformaba un bosque multiestratificado con presencia de trepadoras, lo cual nos indica que esta paleoflora representa una unidad ecológica madura. El primer estrato, herbáceo-arbustivo, estaba dominado por elementos de las familias Boraginaceae, Malvaceae, Euphorbiaceae, Lorantheae y Portulacaceae, y el segundo estrato era arbóreo, representado principalmente por las familias Bignoniaceae, Fabaceae, Melastomataceae, Meliaceae y Sapindaceae. Las trepadoras están representadas por las familias Aristolochiaceae, Asteraceae, Menispermaceae y Polygalaceae.

Actualmente los bosques secos que se desarrollan en la Cordillera de Mérida, limitan con otros ecosistemas en superficies relativamente pequeñas, que permiten la generación de microhábitats, que diversificarían los existentes (Aranguren, 2009). Esto nos permite inferir que esta paleoflora representa la transición entre el bosque húmedo y el bosque seco, relacionada a un bosque de galería, que se disponía alrededor de quebradas intermitentes, lo cual es considerado por Pennington *et al.* (2004) lugares de refugio de numerosas especies durante los períodos de extrema sequía que ocurrieron durante el intervalo del Pleistoceno-Holoceno.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento al personal del Instituto Jardín Botánico de Mérida y al Museo Arqueológico "Gonzalo Rincón Gutiérrez" por su apoyo y colaboración constante. A la A. Aranguren por sus oportunos comentarios sobre los resultados obtenidos. A los revisores anónimos cuyas recomendaciones mejoraron significativamente el manuscrito. Al Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico (CDCHT) de la Universidad de Los Andes por el financiamiento parcial de esta investigación (Proyecto C-1767-12-01-EM). Este trabajo forma parte de la tesis de Maestría del primer autor, la cual fue realizada en el Programa de Postgrado en Botánica Taxonomica Neotropical (BOTANE) del Instituto Jardín Botánico de Mérida, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela.

REFERENCIAS

- APG III (The Angiosperm Phylogeny Group III). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **161**:105-121. doi:10.1111/j.1095-8339.2009.00996.x
- Aranguren, A. 2009. *Caracterización de comunidades leñosas estacionalmente secas premontanas y montanas en el estado Mérida*. Programa de Postgrado en Ecología Tropical, Universidad de Los Andes, Tesis de Doctorado, 195 p.
- Ataroff, M. & Sarmiento, L. 2003. *Diversidad de los Andes de Venezuela. I. Mapa de Unidades Ecológicas del Estado Mérida*. Mérida, Ediciones Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas (ICAE), Universidad de Los Andes, CD-ROM.
- Burger, W. 1971. Flora costaricensis: Piperaceae. *Fieldiana, Botany*, **35**:5-227.
- Burger, W. & Huft, M. 1995. Flora costaricensis: Euphorbiaceae. *Fieldiana, Botany*, **36**:1-169.
- Cardiel, J.M. 1995. *Acalypha* (Euphorbiaceae). In: *Flora de Colombia*, Santa Fe de Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 154 p. (Monografía 15).
- Carrillo, J.; Clarac, J.; Meneses, L.; Niño, A.; Gordones, G.; Sivoly, C.; Gonzáles, O. & Ibarra, R. 2009. Yacimiento paleontológico El Anís (MR-143) “un nuevo registro de megafauna del Pleistoceno en los Andes venezolanos”. *Ameghiniana*, **46**:13-14.
- Carvalho, M.R.; Herrera, F.A.; Jaramillo, C.A.; Wing, S.L. & Callejas, R. 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American Journal of Botany*, **98**:1337-1355. doi:10.3732/ajb.1000539
- Coelho, A.A.O.P. & Giulietti, A.M. 2010. O gênero *Portulaca* L. (Portulacaceae) no Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **24**:655-670. doi:10.1590/S0102-33062010000300009
- Cornejo, X. 2006. *Wigandia ecuadorensis* (Hydrophyllaceae), una Nueva Especie del Bosque Muy Seco Tropical al Occidente del Ecuador. *Novon*, **16**:324-327.
- Cornejo, X. 2007. *Wigandia brevistyla*: una nueva Hydrophyllaceae de la República Dominicana. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, **64**:63-67.
- DMNS (Denver Museum of Nature & Science). 2011. *Guide to morphotyping fossil floras*. Available at <http://www.paleobotanyproject.org/morphotyping.aspx>; accessed on January 2011.
- Doria, G.; Jaramillo, C.A. & Herrera, F. 2008. Menispermaceae from the Cerrejón Formation, Middle to Late Paleocene, Colombia. *American Journal of Botany*, **95**:954-973. doi:10.3732/ajb.2007216
- Ellis, B.; Daly, D.C.; Hickey, L.J.; Johnson, K.R.; Mitchell, J.D.; Wilf, P. & Wing, S.L. 2009. *Manual of leaf architecture*. New York, Cornell University Press, 190 p.
- Estrada, J. 1995. *Cordia* subgénero *Varronia* (Boraginaceae). In: *Flora de Colombia*, Santa Fe de Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 196 p. (Monografía 14).
- Fernandes, S.D.C. 2007. *Morfologia, anatomia, histoquímica e aspectos fisiológicos da lâmina foliar de espécies de Clusia (Clusiaceae)*. Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, Dissertação de Mestrado, 134 p.
- Fernández, A. & Grande, J. 2007. Contribución al estudio del género *Melochia* (Sterculiaceae) en Venezuela. *Revista de la Facultad de Agronomía*, **24**:444-449.
- Ferrer, C. 1988. *Una revisión sobre las características geológicas de un segmento de la zona de falla de Boconó sector Tabay-Estánquez, Estado Mérida*. Mérida, Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales, Universidad de Los Andes, 109 p.
- Fuertes A.F.J. 1995. *Sida* L. (Malvaceae). In: *Flora de Colombia*, Santa Fe de Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 142 p. (Monografía 17).
- Gentry, A.H. 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*. Washington, Conservation International, 895 p.
- Gentry, A.H. 1995. *Diversity and floristic composition of neotropical dry forests*. In: S.H. Bullock; H.A. Mooney & E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*, Cambridge University Press, p. 146-194.
- Gentry, A.H. 2009. Bignoniaceae. In: *Flora de Colombia*, Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 462 p. (Monografía 25).
- González, C.C. 2011. Arquitectura foliar de las especies de Myrtaceae nativas de la flora Argentina II: Grupos “Myrteola” y “Pimenta”. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **46**:65-84.
- González, G.F.A. 1990. Aristolochiaceae. In: *Flora de Colombia*, Bogotá, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, 184 p. (Monografía No. 12).
- Graf, K. 1996. Algunos apuntes sobre el paleoclima en los Andes venezolanos hace 13.000 años. *Plantula*, **1**:95-106.
- Grings, M. 2011. *O gênero Pavonia Cav. (Malvaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 193 p.
- Guerrero, O. & Cantos, G. 2012. Paleogeografía cuaternaria en la zona del Llano Grande del Anís-Andes centrales venezolanos: evidencias de megafauna. In: J. Clarac (ed.) *Llano del Anís: una visión pluridisciplinaria del Cuaternario de la Cordillera de Mérida*, Talleres Gráficos Universitarios, p. 61-82.
- Junior, V.B.S.; Bermudez, G.M.M. & Guimarães, E.F. 2014. Diversidade de Piperaceae em um remanescente de Floresta Atlântica na região serrana do Espírito Santo, Brasil. *Biotemas*, **27**:49-57. doi:10.5007/2175-7925.2014v27n1p49
- King, R.M. & Robinson, H. 1972. Studies in the Eupatorieae (Asteraceae). CII. A new genus, *Condylidium*. *Phytologia*, **24**:380-381.
- Lammers, T.G. 1998. Review of the neotropical endemics *Burmesitera*, *Centopogon*, and *Siphocampylus* (Campanulaceae: Lobelioideae), with description of 18 new species and a new section. *Brittonia*, **50**:233-262. doi:10.2307/2807855
- Lammers, T.G. 2002. Seventeen new species of Lobelioideae (Campanulaceae) from South America. *Novon*, **12**:206-233. doi:10.2307/3392958
- Lima, L.R. & Pirani, J.R. 2008. Revisão taxonômica de *Croton* sect. *Lamprocroton* (Müll. Arg.) Pax (Euphorbiaceae s.s.). *Biota Neotropica*, **8**:177-231. doi:10.1590/S1676-06032008000200018
- Linares-Palomino, R.; Oliveira-Filho, A.T. & Pennington, R.T. 2011. Neotropical seasonally dry forests: diversity, endemism and biogeography of woody plants. In: R. Dirzo; H.S. Young; H.A. Mooney & G. Ceballos (eds.) *Seasonally dry tropical forests: ecology and conservation*, Island Press, p. 3-21.
- López-Palacios, S. 1977. *Flora de Venezuela: Verbenaceae*. Mérida, Universidad de Los Andes, Consejo de Publicaciones, p. 654.
- Lüdtke, R. 2008. *A Família Polygalaceae na Região Sul do Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 277 p.

- Marques, M.C.M. 1980. Revisão das espécies do gênero *Bredemeyera* Willd. (Polygalaceae) do Brasil. *Rodriguésia*, **32**:269-321.
- Martins, E.G.A. & Pirani, J.R. 2009. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Cannabaceae. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*, **27**:247-251.
- Medina, E. & Aguiar, G. 2005. Biología del género *Clusia*: aspectos taxonómicos y ecofisiológicos. *Anales de Botánica Agrícola*, **12**:31-40.
- Meléndez, P. 1995. *Flórura Angiospermatofítica de un Bosque Submontano en el Estado Mérida*. Programa de Biología, Universidad de los Andes, Tesis de Pregrado, 271 p.
- Mendoza, H. & Ramírez, B. 2006. *Guía ilustrada de géneros Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Universidad del Cauca, 288 p.
- Niño, A.J. & Ibarra, R. 2012. Investigaciones de campo realizadas en el Yacimiento paleontológico MR-143 del Llano del Anís, parroquia Chiguará, municipio Sucre del estado Mérida, Venezuela. In: J. Clarac (ed.) *Llano del Anís: una visión pluridisciplinaria del Cuaternario de la Cordillera de Mérida*, Talleres Gráficos Universitarios, p. 21-42.
- Nyffeler, R. & Egli, U. 2010. Disintegrating Portulacaceae: a new familial classification of the suborder Portulacineae (Caryophyllales) based on molecular and morphological data. *Taxon*, **59**:227-240.
- Patrício, P.C. & Cervi, A.C. 2005. O gênero *Trichilia* P. Browne (Meliaceae) no Estado do Paraná, Brasil. *Acta Biológica Paranaense*, **34**:27-71. doi:10.5380/abpr.v34i0.953
- Pederneiras, L.C.; Costa, A.F.; Araujo, D.S.D. & Carauta, J.P.P. 2011. Ulmaceae, Cannabaceae e Urticaceae das restingas do estado do Rio de Janeiro. *Rodriguésia*, **62**:299-313.
- Pennington, R.T.; Lavin, M.; Prado, D.E.; Pendry, C.A.; Pell, S.K. & Butterworth, C.A. 2004. Historical climatic change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants shows pattern of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London B: Biological Sciences*, **359**:515-538. doi:10.1098/rstb.2003.1435
- Pruski, J.H. 1997. Asteraceae. In: J.A. Steyermark; P.E. Berry & B.K. Holst (eds.) *Flora of the Venezuelan Guayana*, Missouri Botanical Garden, p. 177-392.
- Reif, C. & Andreatta, R.H.P. 2011. Contribuição à taxonomia de Loranthaceae no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Pesquisas, Botânica*, **62**:71-115.
- Reis, C.; Proença, S.L. & Sajo, M.G. 2004. Vascularização foliar e anatomia do pecíolo de Melastomataceae do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **18**:987-999. doi:10.1590/S0102-33062004000400029
- Rhodes, D.G. 1975. A revisión of the genus *Cissampelos*. *Phytologia*, **30**:415-484.
- Rizzini, C.T. 1978. Los géneros venezolanos y brasileiros de las Lorantáceas. *Rodriguésia*, **30**:27-31.
- Rivero M.G.C. 2013. *Revisión sistemática de Psidium (Myrtaceae) en la región occidental de Venezuela*. Programa Doctorados Conjuntos, Universidad de Córdoba-Universidad del Zulia, Tesis de Doctorado, 268 p.
- Rodríguez, A.S. & Gámez, A.L.E. 2010. Clave vegetativa para la identificación de árboles de la familia Fabaceae de la ciudad de Mérida, Venezuela. *Pittieria*, **34**:89-111.
- Rondón, J.B. 2009. Revisión taxonómica del género *Melochia* L. (Sterculiaceae) en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, **32**:1-61.
- Rossetti, D.F.; Toledo, P.M.; Moraes-Santos, H.M. & Santos, A.E.A. 2004. Reconstructing habitats in central Amazonia using megafauna, sedimentology, radiocarbon and isotope analyses. *Quaternary Research*, **61**:289-300. doi:10.1016/j.yqres.2004.02.010
- Rull, V.; Abbott, M.B.; Polissar, P.J.; Wolfe, A.P.; Bezada, M. & Bradley, R.S. 2005. 15,000-yr pollen record of vegetation change in the high altitude tropical Andes at Laguna Verde Alta, Venezuela. *Quaternary Research*, **64**:308-317. doi:10.1016/j.yqres.2005.08.014
- Salgado-Labouriau, M.L. 1980. Paleoeología de los páramos venezolanos. In: M. Monasterio (ed.) *Estudios Ecológicos de los Páramos Andinos*, Universidad de los Andes, p. 159-169.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1984. Late-Quaternary palynological studies in the Venezuelan Andes. *Erdwissenschaftliche Forschung*, **38**:279-293.
- Salgado-Laboruriau, M.L. 1989. Late-Quaternary climatic oscillations in the Venezuela Andes. *Biology International*, **18**:12-14.
- Santiago, F.; Gaviria, J.; Ricardi-Branco, F.; Niño, A. & Ibarra, R. 2012. Análisis preliminar de la paleoflora cuaternaria del "Yacimiento paleontológico El Anís (MR-143)", municipio Sucre, estado Mérida, Venezuela. In: J. Clarac (ed.) *Llano del Anís: una visión pluridisciplinaria del Cuaternario de la Cordillera de Mérida*, Talleres Gráficos Universitarios, p. 97-100.
- Santiago, F. & Santos, M. 2009. Caracterización estratigráfica de la Cuenca La González, estado Mérida, en su sección de la Quebrada El Barro. Implicaciones neotectónicas. *Geos*, **40**:69.
- Schubert, C. 1980. Late Cenozoic pull-apart basins, Boconó fault zone, Venezuelan Andes. *Journal of Structural Geology*, **2**:463-468. doi:10.1016/0191-8141(80)90008-5
- Schubert, C. & Vivas, L. 1993. *El Cuaternario de la Cordillera de Mérida*. Mérida, Universidad de Los Andes-Fundación Polar, 345 p.
- Silva, L.H.S. 2000. *A familia Myrtaceae-subtribos: Myrciinae e Eugeniinae na bacia hidrográfica do rio Tibagi, Estado do Paraná, Brasil*. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Estadual de Campinas, Tese de Doctorado, 462 p.
- Stansell, N.D.; Abbott, M.B.; Polissar, P.J.; Wolfe, A.P.; Bezada, M. & Rull, V. 2005. Late Quaternary deglacial history of the Mérida Andes, Venezuela. *Journal of Quaternary Science*, **20**:801-812. doi:10.1002/jqs.973
- Steyermark, J.A. 1984. *Flora de Venezuela: Piperaceae*. Caracas, Editorial Fundación Caracas, 619 p.
- Varela, C.W. 2010. La familia Meliaceae en los herbarios de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*, **33**:137-150.
- Yajure, P.Y.C. & Gámez, A.L.E. 2011. Determinación de las Bignoniaceae de la ciudad de Mérida (Venezuela) por medio de caracteres vegetativos. *Pittieria*, **35**:13-24.

Received in January, 2015; accepted in September, 2015.