

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“XILOTAFOFLORAS DE LA FORMACIÓN SOLIMÕES  
(NEÓGENO) ESTADO DE ACRE, OESTE DE AMAZONIA,  
BRASIL”**

por

***Lic. Adriana Cabral Kloster***

**Directora: Silvia Cristina Gnaedinger  
Co-Directora: Karen Adami Rodrigues**

**Lugar de Trabajo: CECOAL-CONICET**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2014**

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**“XILOTAFOFLORAS DE LA FORMACIÓN SOLIMÕES  
(NEÓGENO) ESTADO DE ACRE, OESTE DE AMAZONIA,  
BRASIL”**

por

***Lic. Adriana Cabral Kloster***

**Directora: Silvia Cristina Gnaedinger  
Co-Directora: Karen Adami Rodrigues**

**Lugar de Trabajo: CECOAL-CONICET**

**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES  
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

**Córdoba, Argentina**

**2014**

**COMISIÓN ASESORA**

**Dra. Bernarda Marconetto, Universidad Nacional de Córdoba.**

**Dra. Maria Teresa Cosa, Universidad Nacional de Córdoba.**

**Dra. Mariana Brea, CICYTTP-CONICET, Diamante.**

**DEFENSA ORAL Y PÚBLICA**

**Lugar y Fecha:**

**Calificación:**

**TRIBUNAL**

**Firma: ..... Aclaración: .....**  
**Firma: ..... Aclaración: .....**  
**Firma: ..... Aclaración: .....**

---

*Con amor para mi hermana Juciana, mi madre Nilda, mi padre João,  
Karen Adami y a la memoria de Charles Robert Darwin.*

---

*“No começo pensei que estivesse lutando para salvar seringueiras, depois pensei que estava lutando para salvar a Floresta Amazônica. Agora, percebo que estou lutando pela humanidade”.*

**Chico Mendes**

## **Agradecimientos**

Así me siento de comprometida frente a las colaboraciones de toda naturaleza que he recibido. En primer lugar, mi profunda gratitud al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnica (CONICET-Argentina) y a CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), por las becas doctorales latinoamericanas tipo I y II otorgadas desde 2009-2014 que me permitieron realizar este trabajo de tesis.

A Ministério de Ciências, Tecnologia e Inovação (MCTI) / UFPEL – UFAC por los subsidios de apoyo económico outorgado a la Dra. Karen Adami-Rodrigues (*Biocronoestratigrafia e Paleoecologia com base no potencial fossilífero do Cretáceo – Neógeno da Bacia do Acre, Vale do Juruá, Amazônia Sul Ocidental* n° processo: 01200.001631/2010-32 y *Avaliação do potencial fossilífero da Amazonia Ocidental – Acre nas reconstruções paleoambientais para prospecção de petróleo e gás*). MCT/CNPq 02/2006 – Universal. Proceso n° 475803/06-0) que posibilitaron y financiaron las campañas para colección del material fósil en el estado de Acre Brasil.

Asimismo, al laboratorio de paleontología de la Universidade Federal do Acre - UFAC campus CZS y a los profesores Francisco Ricardo Negri y Ney Haag responsables por el laboratorio, y por el préstamo del valioso material.

A la Universidad Nacional de Córdoba, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales por aceptarme como alumna.

A la dirección del instituto CONICET-CECOAL de Corrientes, Argentina por el espacio físico para realizar el trabajo durante los 5 años de beca.

Especialmente a mi Directora, Dra. Silvia Cristina Gnaedinger, que con mucha sabiduría, capacidad, ética profesional, paciencia y cariño me ha guiado en la investigación y puesta en texto este trabajo.

También mí Co-directora Karen Adami Rodrigues por presentarme por primera vez a la paleontología y hacer con que pareciera un universo mágico digno de ser explorado. Por el apoyo científico y personal desde el mismo día en que nos conocimos.

A los miembros de la comisión asesora de tesis Dra. Mariana Brea, por ser siempre tan dispuesta y por haberme orientado en la indagación bibliográfica y enfoques del trabajo. . A las Dras. María Teresa Cosa y Bernarda Marconetto, por aceptar formar parte de la comisión asesora, y como miembro de jurado, por el tiempo dedicado y por los valiosos aportes realizados.

A Rutilene Barbosa de Souza, Rosimery Silveira, Fernanda Luft, Raquel Wetzel, Ana Karina Scomazzon, y a mi amiga Camile Urban, por el apoyo y contribuciones acerca de la geología de la Cuenca de Acre.

A todos los compañeros de campaña para la creación de la colección fósil de la Universidad de Acre.

Al Dr. Guillermo Albanezi, por su colaboración en la redacción de la nota para hacer el pedido de admisión a este doctorado.

A Izaias Brasil, por el apoyo con la sistemática de Angiospermas actual, por las campañas y por su amistad invariable desde nuestra graduación.

A Vinicius Gomes, por la confección de algunas figuras y mapas para el capítulo de paleoecología.

Al laboratorio de paleontología Cecoal-Conicet y microscopia electrónica de barrido de la Universidad Nacional del Nordeste - UNNE.

A la dirección y a la colección de anatomía de maderas (xiloteca) do INPA, (Instituto de pesquisas da Amazonia) por la autorización para visitar y realizar estudios comparativos de los fósiles con los actuales. En especial a los señores Francisco José de Vasconcelos y Jorge Freitas.

A la Dra. Luiza Anzótegui, que en los últimos meses me brindó su apoyo con valiosos comentarios.

A las Dras. Silvina Garralla, Alexandra Crisafulli, y Lilia Mautino, compañeras de laburo en el CECOAL, por los mates y charlas en el pasillo, que acompañaron mis horas de labor.

A mis compañeros de CECOAL Noemí Gómez, Rodrigo Villa, Valeria Verón, Juan Manuel Robledo, Lionel Pacella, Yanina Horn y en especial a mi amiga Lara Tassi por las charlas, viajes de cursos y congresos, mates, recitales de rock y las variadas e interesantes discusiones sobre la paleontología.

A quienes aportaron de alguna manera con bibliografía, consultas y sugerencias: Dr. Pierre Détienne, Dr. Roberto Pujana, Dr. Sergio Archangelski, Dr. Leandro Martínez, Dra. Maria Jimena Franco, Dra. Elizabeth Wheeler, Dra. Georgina Del Fueyo, Dr. Peter Bass, Dr. Peter Gasson, Dra. Carmen Marcati, Dr. Rogério Cecantini, Dr. Oscar Orfeo.

A todos los integrantes de la secretaria de este doctorado.

A Leonardo y Florencia Scoffield por compartir conmigo su mamá, su casa y sus vidas, por regalarme la luz de su necesaria presencia.

A todos los amigos que hice en Argentina, por ayudarme con un idioma hasta ahora intransitado, una diferente y apasionante cultura y por las horas incontables de cálida amistad. En especial a Nidia Molina, Cristina Ponce, Carlos López, Ariel, Sussy, Cyn, Nazarena, Adriana y todos mis amigos del grupo de yoga.

A toda mi imprescindible familia y a mis amigos, en especial a mis padres y mi hermana por su comprensión en la ausencia, por la fortaleza espiritual que he recibido de ellos, y gracias a lo cual he podido adaptarme en otro país y lograr este sueño. Gracias porque siempre están siempre a mi lado cuando los necesito.

A mis abuelos Maria y Manoel Cabral, que siempre han sido inspiración y ejemplo de vida y dignidad.

Un agradecimiento especial a Lucas Adami por su apoyo incondicional.

---

## Listado de publicaciones derivadas de la Tesis Doctoral

### Artículo en Revista

1. **Kloster, Adriana**, Gnaedinger, Silvia; Adami-Rodrigues, Karen; Urban, Camile. 2013. Novo registro de *Zollernioxylon tinocoi* Mussa (Fabaceae) no Vale do Juruá, Mioceno da Formação Solimões, Bacia do Acre, Brasil. *Gaea* (São Leopoldo. Online), v. 8, p. 8(1): 26-32.

### Capítulo de libro publicado

1. Rodrigues, K. A; Nei A. Haag; **Kloster, Adriana**, R.R. Silveira. 2013. Capítulo 2. Dados Geológicos e Paleontológicos Neógeno e Quaternário Bacia do Acre Vale do Juruá. In: Lúcia Helena Cunha dos Anjos, Lucielio Manoel da Silva, Paulo Guilherme Salvador Wadt, José Francisco Lumbreras, Marcos Gervasio Pereira. (Org.). Guia de Campo da IX Reunião Brasileira de Classificação e Correlação de Solos. 1ed. Rio Branco: Embrapa, v. 1, p. 37-58.

### Resumen expandido publicado en congreso

1. **Kloster, Adriana**, Gnaedinger Silvia; Rodrigues, K. A. 2011. Novo registro de Madeiras Fósseis do Mioceno da Formação Solimões, Rio Juruá, Acre, Amazônia, Brasil. IN: XXII Congresso Brasileiro de Paleontologia. Natal. Livro de Resumos, v. 1.

---

# Índice general

|   |           |
|---|-----------|
| <b>Resumen</b> .....  | 08        |
| <b>Summary</b> .....  | 09        |
| <b>1. Introducción y Objetivos</b> .....                                    | <b>10</b> |
| <b>1.1</b> Introducción.....  | 12        |
| <b>1.2</b> Hipótesis de trabajo .....                                       | 13        |
| <b>1.3</b> Objetivos generales .....  | 13        |
| <b>1.4</b> Objetivos específicos .....                                      | 13        |
| <b>2. Materiales y Método</b> .....   | <b>14</b> |
| <b>2.1</b> Procedencia del material.....                                    | 15        |
| <b>2.2</b> Metodología .....  | 18        |
| 2.2.1 Tareas realizadas en campo .....                                      | 18        |
| 2.2.2 Tareas realizadas en laboratorio .....                                | 19        |
| 2.2.3 Repositorio .....   | 20        |
| 2.2.4 Descripción e identificación botánica .....                           | 20        |
| 2.2.5 Afinidad botánica actual .....  | 21        |
| 2.2.6 Estudios paleoecológicos, paleoclimáticos y paleobiogeográficos ..... | 21        |
| <b>3. Antecedentes Paleontológicos de la Cuenca de Acre</b> .....           | <b>22</b> |

|            |  |           |
|------------|--|-----------|
| <b>3.1</b> | <b>Paleoflora</b> .....  | <b>23</b> |
| 3.1.1      | Registro de Microflora del Mioceno del Amazonas .....  | 24        |
| 3.1.2      | Registros de Megaflora del Mioceno del Amazonas .....  | 25        |
| 3.1.3      | El registro paleobotánico de la Formación Solimões (Ríos Juruá y Envira) .....                             | 26        |
| <b>3.2</b> | <b>Paleofauna</b> .....  | <b>27</b> |
| <b>4.</b>  | <b>Geología de la Cuenca de Acre</b> .....   | <b>29</b> |
| <b>4.1</b> | <b>Ubicación geográfica y características generales</b> .....  | <b>30</b> |
| <b>4.2</b> | <b>Geología de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre</b> .....  | <b>34</b> |
| <b>4.3</b> | <b>La edad de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre</b> .....   | <b>36</b> |
| <b>4.4</b> | <b>Localidades fosilíferas</b> .....   | <b>37</b> |
| 4.4.1      | Perfiles sedimentológicos del río Juruá .....  | 37        |
| 4.4.2      | Perfiles sedimentológicos del río Envira .....   | 48        |
| 4.4.3      | Afloramiento en la Ruta BR-364 .....   | 51        |
| <b>4.5</b> | <b>Interpretación geológica de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre (Juruá, Envira y Ruta)</b> ..... | <b>52</b> |
| <b>5.</b>  | <b>Sistemática Paleobotánica</b> .....   | <b>55</b> |
|            | Listado Sistemático .....  | 55        |
| <b>5.1</b> | <b>Descripción Sistemática</b> .....   | <b>57</b> |
|            | <b>Clase Dicotyledoneae</b> .....  | <b>58</b> |
|            | Orden Sapindales .....   | 58        |
|            | Família <b>Anacardiaceae</b> Lindley R. Brown 1818 .....   | 58        |
|            | Género <i>Astronioxylon</i> Suguio y Mussa 1978 .....  | 58        |
|            | <i>Astronioxylon</i> sp. nov .....   | 58        |

---

|  |     |
|--|-----|
| Familia <b>Sapindaceae</b> Jusseau. 1789 .....     | 67  |
| Género <i>Sapindoylon lamegoi</i> Mussa 1959 ..... | 67  |
| <i>Sapindoylon lamegoi</i> Mussa 1959 .....        | 67  |
| Orden Fabales Bromhead 1838 .....                  | 74  |
| Familia <b>Leguminosae</b> Lindley 1836 .....      | 74  |
| Subfamilia Mimosoideae Lindley 1836 .....          | 75  |
| <i>Xilotipo1 gen. y sp. nov</i> .....              | 75  |
| Subfamilia Caesalpineae Lindley 1836 .....         | 82  |
| Género <i>Zollernioxylon</i> Mussa 1959 .....      | 82  |
| <i>Zollernioxylon tinocoi</i> Mussa 1959 ..        | 82  |
| <i>Caesalpinoideae Xilotipo 2</i> .....            | 88  |
| Subfamilia Papilionoideae Lindley 1836 .....       | 93  |
| Género <i>Swartzioxylon</i> Delteil-Desneux 1980   | 98  |
| <i>Swartzioxylon naraense</i> Delteil-Desneux      |     |
| 1980 .....   | 93  |
| Orden Ericales .....                               | 99  |
| Familia <b>Lecythidaceae</b> Richard 1825 .....    | 99  |
| Género <i>Carinianoxylon</i> Selmeier 2003 .....   | 99  |
| <i>Carinianoxylon brasiliense</i> Selmeier         |     |
| 2003 .....   | 99  |
| Género <i>Lecythioxylon</i> Milanez 1935 .....     | 101 |
| <i>Lecythioxylon sp.nov</i> .....                  | 101 |
| Familia <b>Sapotaceae</b> Jussieu 1789 .....       | 112 |

---

|                                     |   |            |
|-------------------------------------|---|------------|
|                                     | Género <i>Manilkaroxylon</i> Grambast-Fessard       |            |
|                                     | 1968 .....  | 112        |
|                                     | <i>Manilkaroxylon sp. nov</i> .....                 | 112        |
| Orden Myrtales .....                |   | 120        |
|                                     | Familia <b>Combretaceae</b> R. Brown 1810 .....     | 120        |
|                                     | Género <i>Terminalioxylon</i> Schönfeld 1949 ..     | 120        |
|                                     | <i>Terminalioxylon erichsenii</i> Mussa 1958 ....   | 120        |
|                                     | Familia <b>Myrtaceae</b> Jussieu 1789 .....         | 126        |
|                                     | <i>Myrtaceae xilotipo 1</i> .....                   | 126        |
| Orden Oxalidales .....              |   | 134        |
|                                     | Familia <b>Elaeocarpaceae</b> Jussieu 1816 .....    | 134        |
|                                     | Género <i>Elaeocarpoxyton</i> (Prakash y Dayal      |            |
|                                     | 1963) Prakash y Tripathi 1973 .....                 | 134        |
|                                     | <i>Elaeocarpoxyton sp. nov</i> .....                | 134        |
| Orden Malpighiales .....            |   | 140        |
|                                     | Familia <b>Humiriaceae</b> Jussieu 1829 .....       | 140        |
|                                     | <i>Humiriaceae Xilotipo 1 gen. y sp. nov</i> .....  | 140        |
|                                     | Familia <b>Calophyllaceae</b> J. Agardh 1859 .....  | 147        |
|                                     | Género <i>Calophylloxylon</i> Lakhapal y Awasthi    |            |
|                                     | 1965 .....  | 147        |
|                                     | <i>Calophylloxylon einoxyllum</i> Prakash y Awasthi |            |
|                                     | 1971 .....  | 147        |
| <b>Clase Monocotyledoneae</b> ..... |   | <b>153</b> |
|                                     | Orden Arecales Bromhead 1840 .....                  | 153        |

|  |            |
|--|------------|
| Familia <b>Arecaceae</b> Berchtold y J. Presl 1820 .....   | 153        |
| <i>Palmoxylon</i> Schenk 1882 .....  | 153        |
| <i>Palmoxylon</i> ... ..   | 153        |
| <b>6. Paleoecología</b> .....  | <b>156</b> |
| <b>6.1</b> Consideraciones Paleocológicas, Evolutivas y Paleobiogeográficas .....                          | 157        |
| 6.1.1 Estructura secundaria.....   | 157        |
| 6.1.2 Filogenia .....  | 158        |
| <b>6.2</b> Paleoecología .....   | 163        |
| 6.2.1 Las funciones de la madera y sus relaciones con el clima .....                                       | 163        |
| 6.2.2 Índice de Vulnerabilidad (IV) y Índice de Mesomorfía (IM) .....                                      | 165        |
| <b>6.3</b> Resultados .....  | 167        |
| <b>6.4</b> Consideraciones sobre la distribución paleobiogeográfica y reconstrucción paleoflorística ..... | 178        |
| <b>6.5</b> Consideraciones Paleobiogeográficas .....   | 181        |
| 6.5.1 Comparación entre los bosques de los ríos Juruá y Envira .....                                       | 181        |
| 6.5.2 Comparación de la Paleoflora de la Formación Solimões con otras Paleofloras (Mioceno) .....          | 183        |
| <b>7. Conclusiones</b> .....   | <b>185</b> |
| <b>7.1</b> Relacionadas con aspectos estratigráficos .....   | 186        |
| <b>7.2</b> Relacionadas con la composición de la xilotaoflora .....  | 186        |
| <b>7.3</b> Consideraciones evolutivas .....  | 187        |
| <b>7.4</b> Consideraciones Paleoclimáticas .....   | 187        |
| <b>7.5</b> Consideraciones Paleocológicas-Paleoambientales .....   | 188        |
| <b>7.6</b> Consideraciones Paleobiogeográficas .....   | 189        |

---

|   |            |
|---|------------|
| 7.7 Reconstrucción del Paleobosque .....                                      | 190        |
| 7.8 Futuras líneas de investigación que surgen de este trabajo de tesis ..... | 191        |
| <b>Bibliografía</b>   | <b>192</b> |
| <b>Apéndices</b>  | <b>219</b> |
| Copia de publicaciones derivadas de la tesis                                  |            |

# Índice de figuras

|  |    |
|--|----|
| Figura 2.1. Ubicación geográfica de los ríos Juruá, Envira y la Ruta Br-364 .....        | 16 |
| Figura 2.2 Ubicación de las localidades fosilíferas de río Juruá .....                   | 17 |
| Figura 2.3 Ubicación de las localidades fosilíferas de río Envira y la ruta Br-364 ..... | 18 |
| Figura 4.1 Sección geológica esquemática de la Cuenca de Acre .....                      | 31 |
| Figura 4.2 Cuadro estratigráfico de la Cuenca de Acre .....                              | 32 |
| Figura 4.3 Mapa de ubicación de la Formación Solimões .....                              | 33 |
| Figura 4.4 Localidad fosilífera PRJ 1 .....  | 39 |
| Figura 4.5 Localidad fosilífera PRJ 2 .....  | 41 |
| Figura 4.6 Localidad fosilífera PRJ 3 .....  | 42 |
| Figura 4.7 Localidad fosilífera PRJ 4 .....  | 43 |
| Figura 4.8 Localidad fosilífera PRJ 5 .....  | 44 |
| Figura 4.9 Localidad fosilífera PRJ 6 .....  | 45 |
| Figura 4.10 Localidad fosilífera PRJ 7 .....   | 46 |
| Figura 4.11 Localidad fosilífera PRJ 8 .....   | 47 |
| Figura 4.12 Localidad fosilífera PRJ 9 .....   | 48 |
| Figura 4.13 Localidad fosilífera PRE 4 .....   | 49 |
| Figura 4.14 Localidad fosilífera PRE 6 .....   | 50 |
| Figura 4.15 Localidad fosilífera Punto 9, Ruta Br-364 .....                              | 52 |
| Figura 5.1 Mapa de distribución de Anacardiaceae .....                                   | 66 |

|   |     |
|---|-----|
| Figura 5.2 Mapa de distribución de Sapindaceae .....                      | 74  |
| Figura 5.3 Mapa de distribución de Mimosoideae .....                      | 82  |
| Figura 5.4 Mapa de distribución de Caesalpineae .....                     | 91  |
| Figura 5.5 Mapa de distribución de Swartzia .....                         | 95  |
| Figura 5.6 Mapa de distribución de Lecythidaceae .....                    | 112 |
| Figura 5.7 Mapa de distribución de Sapotaceae .....                       | 119 |
| Figura 5.8 Mapa de distribución de Combretaceae .....                     | 126 |
| Figura 5.9 Mapa de distribución de Myrtaceae .....                        | 132 |
| Figura 5.10 Mapa de distribución de Elaeocarpaceae .....                  | 140 |
| Figura 5.11 Mapa de distribución de Humiriaceae .....                     | 146 |
| Figura 5.12 Mapa de distribución de <i>Calophyllum</i> .....              | 151 |
| Figura 5.13 Mapa de distribución actual de la familia Arecaceae .....     | 155 |
| Figura 5.14 Fragmento de palmera fósil.....                               | 155 |
| Figura 6.1 Tipos de porosidad .....                                       | 175 |
| Figura 6.2 Distribución de vasos por mm <sup>2</sup> .....                | 178 |
| Figura 6.3 Promedio del diámetro de vasos .....                           | 179 |
| Figura 6.4 Gráfico con valores del índice de Mesomorfía .....             | 186 |
| Figura 6.5 Gráfico con valores del índice de Vulnerabilidad .....         | 186 |
| Figura 6.6 Distribución mundial de los Biomas .....                       | 189 |
| Figura 6.7 Reconstrucción del Mioceno.....                                | 190 |
| Figura 6.8 Asociaciones paleoflorísticas de los ríos Juruá y Envira ..... | 191 |
| Figura 6.9 Asociación paleoflorísticas del río Juruá .....                | 192 |
| Figura 6.10 Asociación paleoflorísticas del río Envira .....              | 193 |

# Índice de láminas

|   |     |
|---|-----|
| Lámina 5.1 <i>Astonioxylon sp. nov.</i> .....       | 61  |
| Lámina 5.2 <i>Astonioxylon sp. nov.</i> .....       | 63  |
| Lámina 5.3 <i>Sapindoxylon lamegoi</i> .....        | 69  |
| Lámina 5.4 <i>Sapindoxylon lamegoi</i> .....        | 71  |
| Lámina 5.5 Leguminosae <i>xylotipo 1</i> .....      | 77  |
| Lámina 5.6 Leguminosae <i>xylotipo 1</i> .....      | 79  |
| Lámina 5.7 <i>Zollernioxylon tinocoi</i> .....      | 85  |
| Lámina 5.8 <i>Zollernioxylon tinocoi.</i> .....     | 87  |
| Lámina 5.9 Leguminosae <i>xylotipo 2</i> .....      | 90  |
| Lámina 5.10 Leguminosae <i>xylotipo 2</i> .....     | 92  |
| Lámina 5.11 <i>Swartziaxylon naraense</i> .....     | 96  |
| Lámina 5.12 <i>Carinianoxylon brasiliense</i> ..... | 103 |
| Lámina 5.13 <i>Carinianoxylon brasiliense</i> ..... | 105 |
| Lámina 5.14 <i>Lecythioxylon sp. nov.</i> .....     | 107 |
| Lámina 5.15 <i>Lecythioxylon sp. nov.</i> .....     | 110 |
| Lámina 5.16 <i>Manilkaroxylon sp. nov.</i> .....    | 115 |
| Lámina 5.17 <i>Manilkaroxylon sp. nov.</i> .....    | 117 |
| Lámina 5.18 <i>Terminalioxylon erichsenii</i> ..... | 124 |
| Lámina 5.19 <i>Terminalioxylon erichsenii</i> ..... | 125 |

|   |     |
|---|-----|
| Lámina 5.20 Myrtaceae <i>xilotipo 1</i> .....     | 128 |
| Lámina 5.21 Myrtaceae <i>xilotipo 1</i> .....     | 130 |
| Lámina 5.22 <i>Elaeocarpxylon sp. nov</i> .....   | 136 |
| Lámina 5.23 <i>Elaeocarpxylon sp. nov</i> .....   | 138 |
| Lámina 5.24 Humiriaceae <i>xilotipo 1</i> .....   | 142 |
| Lámina 5.25 Humiriaceae <i>xilotipo 1</i> .....   | 143 |
| Lámina 5.26 <i>Calophyllum eionophyllum</i> ..... | 150 |
| Lámina 5.27 <i>Calophyllum eionophyllum</i> ..... | 152 |
| Lámina 5.28 <i>Palmoxylon sp.</i> .....           | 154 |

# Índice de tablas

|  |     |
|--|-----|
| Tabla 5.1 A comparación de géneros de Anacardiaceae .....                    | 64  |
| Tabla 5.1 B comparación de especies de Anacardiaceae .....                   | 65  |
| Tabla 5.2 Especies de Sapindaceae .....                                      | 72  |
| Tabla 5.3 Géneros de Mimosoideae .....                                       | 80  |
| Tabla 5.4 Especies de <i>Zollernioxylon</i> .....                            | 86  |
| Tabla 5.5 Especies de Papilionoideae .....                                   | 97  |
| Tabla 5.6 Especies fósiles de Lecythidaceae .....                            | 108 |
| Tabla 5.7 Especies actuales de Lecythidaceae .....                           | 109 |
| Tabla 5.8 Especies fósiles y actuales de Sapotaceae .....                    | 118 |
| Tabla 5.9 Géneros y especies fósiles de Combretaceae .....                   | 122 |
| Tabla 5.10 Especies fósiles de Myrtaceae .....                               | 133 |
| Tabla 5.11 Especies de <i>Elaeocarpoxyton</i> .....                          | 139 |
| Tabla 5.12 A fósiles de Humiriaceae .....                                    | 144 |
| Tabla 5.12 B actuales de Humiriaceae .....                                   | 145 |
| Tabla 5.13 Especies de <i>Calophyllum</i> .....                              | 149 |
| Tabla 6.1 Datos cuantitativos, cualitativos y afinidad botánica actual ..... | 180 |

# Abreviaturas

IV = Índice de Vulnerabilidad

IM = Índice de Mesomorfía

NLR = Análogo moderno o pariente actual más cercano

PRJ = Punto río Juruá

PRE = Punto río Envira

PRJ 1 = Museu

PRJ 2 = Estirão do Mississippi

PRJ 3 = Estirão do Besouro

PRJ 4 = Cantagalo

PRJ 5 = Fazenda Paraguá

PRJ 6 = Belford

PRJ 7 = Cachoeira

PRJ 8 = Pedra Pintada

PRJ 9 = Foz do Breu

PRE 04 = Punto 4 río Envira

PRE 06 = Punto 6 río Envira

PONTO 9 = Punto 9 ruta Br-364

SALMAs = Edad Mamífero Sudamericana = *South American land mammal ages*

---

## Resumen

### *Xilotaofloras de la Formación Solimões (Neógeno) Estado de Acre, Oeste de Amazonia, Brasil.*

En este trabajo de tesis, el objetivo principal es el análisis anatómico de maderas fósiles del Mioceno de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre, Amazonas, Brasil, que, contribuirá aportar datos inéditos sobre la paleoflora. La importancia de este trabajo radica en la escasez de investigaciones previas referidas a la paleobotánica para esta región del Amazonas. Las maderas silicificadas proceden de 11 localidades fosilíferas a lo largo de los ríos Juruá, Envira y una localidad en la Ruta Br-364 entre las municipalidades de Feijó y Tarauacá. La xiloflora está constituida por las siguientes familias identificadas: Anacardiaceae, Sapindaceae, Leguminosae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae y Arecaceae. Todas estas familias, excepto Sapindaceae, Leguminosae y Lecythidaceae se registran por primera vez para la Formación Solimões, mientras que Anacardiaceae, Sapotaceae, Combretaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae y Fabaceae (Papilionoideae) se constituyen en primer registro para el Mioceno de Brasil. Los estudios basados en los caracteres anatómicos de la madera permitieron inferir sobre el paleoambiente, paleoclima y paleobiogeografía. Los géneros identificados comparten mayor similitud con los presentes en otras Formaciones de la misma franja latitudinal y corresponden a árboles y arbustos adaptados para habitar diversos ambientes, como llanuras de inundación, pantanos y bosque de tierra firme. La discusión entre la paleoflora de la Formación Solimões (Cuenca Acre) y la flora actual permiten inferir que en el Mioceno la flora era típica de un área tropical.

**Palabras clave:** anatomía, madera, Mioceno, Formación Solimões, Amazonas, Brasil.

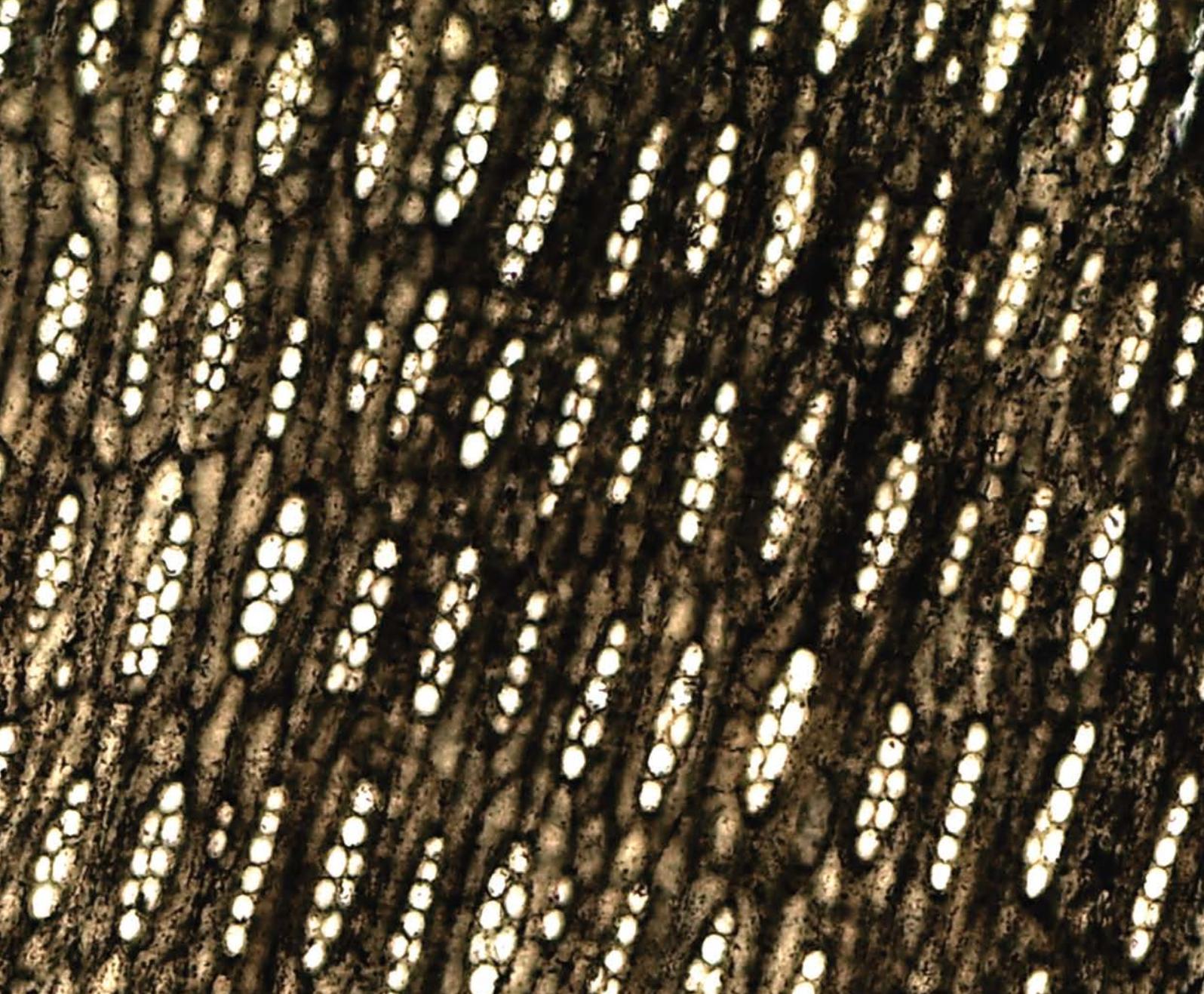
---

## Summary

### *Xilotafloras of the Solimões Formation (Neogene) Acre State, Western Amazon, Brazil.*

In this thesis, the main objective is the anatomical analysis of Miocene fossil woods from the Solimões Formation, Acre Basin, Amazonas, Brazil, which will help provide unpublished data on paleoflora. The importance of this work will be a useful input in this area of knowledge research regarding this paleobotany to Amazon. The silicified woods come from 11 fossil localities along the Juruá and Envira rivers and one outcrop in the Br-364 Road between the municipalities of Feijó and Tarauacá. The xiloflora consists identified the following families: Anacardiaceae, Sapindaceae, Leguminosae, Lecythidaceae, Sapotaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae and Arecaceae. All these families, except Sapindaceae Leguminosae, and Lecythidaceae are recorded for the first time for the Solimões Formation, while Anacardiaceae, Sapotaceae, Combretaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae and Fabaceae (Papilionoideae) constitute a first record for the Miocene of Brazil. Studies based on the anatomical characteristics of wood allowed inferring about the paleoenvironment, paleoclimate and paleobiogeography. The genera identified share more similarity with other formations present in the same latitudinal band and correspond to trees and shrubs adapted to inhabit different environments, such as floodplains, wetlands and forest land. The discussion between the paleoflora of the Solimões Formation (Acre Basin) and the current forest can be inferred that in the Miocene flora was typical of a tropical area.

**Keywords:** anatomy, wood, Miocene, fossil, Solimões Formation, Amazon, Brazil.



# **CAPÍTULO 1**

## **INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS**



# Capítulo 1

## Introducción y objetivos

### 1.1 Introducción

Los estudios paleontológicos y geológicos realizados sobre el Río Amazonas, el sistema fluvial más largo del mundo, son de fundamental importancia para comprender los cambios ambientales acontecidos durante el Cenozoico Tardío en el SO de Amazonia. La vegetación moderna se estableció durante el intervalo Paleógeno-Neógeno, por lo que el estudio de plantas fósiles a nivel micro y macroscópico es indispensable para entender los factores que modelaron el origen de la flora contemporánea, los patrones en la distribución y su diversidad (Hooghiemstra *et al.*, 2000). Durante las últimas décadas, diversos investigadores han aportado datos geológicos y paleontológicos (vertebrados y palinología) de SO de Amazonia, específicamente de la Formación Solimões, con la finalidad de comprender el origen y evolución de la región más diversa de la tierra (Latrubesse *et al.*, 1997, 2000, 2007, 2010; Hoorn, 1993, 1994a-b; Hoorn y Wesseling, 2010). En el Estado de Acre, Brasil, los sedimentos de la Formación Solimões afloran a lo largo de los ríos Acre, Iacó, Envira, Purús, Tarauacá, Juruá y Moa. Los ejemplares fósiles estudiados provienen de la región del río del Juruá, entre las ciudades de Marechal Thaumaturgo y el límite con Perú, del Amazonas Peruano (Estado de Acre, Oeste Amazonia), del Río Envira y de la Ruta BR-364, ubicados entre las Municipalidades de Feijó y Tarauacá, Acre, Brasil.

Los estudios correspondientes a la macroflora son escasos, a pesar de que hay varios sitios con compresiones de hojas y maderas (Mussa, 1959; Iannuzzi *et al.*, 2008 y Machado *et al.*, 2012). Las maderas fósiles son muy importantes para el estudio de asociaciones paleobotánicas.

En Brasil, se conoce poco sobre la anatomía de maderas petrificadas. La región Amazónica en particular carece de estudios paleobotánicos.

Por lo tanto, el objetivo de esta Tesis Doctoral es contribuir al conocimiento de los leños fósiles de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre sobre la base de su anatomía, para así establecer el tipo de paleocomunidad vegetal que existió durante el Mioceno, como así también, el estudio de los caracteres anatómicos de las maderas que permite formular inferencias paleoambientales, paleoclimáticas y paleobiogeográficas.

Este trabajo constituye el primer estudio sistemático paleoxilológico detallado para la Formación Solimões, situado en un contexto estratigráfico y geológico completo para la Cuenca; y los resultados obtenidos de la paleoxiloflora aportan datos sobre la composición florística, que permitieron hacer inferencias sobre la composición de las comunidades vegetales que habitaron esa región durante el Mioceno. Estos nuevos datos taxonómicos y su relación con la afinidad actual aquí expuestos proporcionaron fundamentos que permitieron realizar inferencias tendientes a una mejor comprensión de los procesos evolutivos, adaptativos y de la diversificación que constituyeron la base para el establecimiento de la gran selva Amazónica. Así también, ha permitido la posibilidad de reconstruir paleocomunidades vegetales que existían durante el Mioceno de esta región.

## 1.2 Hipótesis

1-Las asociaciones xiloflorística de la Formación Solimões, Amazonia, Brasil presentan diversidad taxonómica dentro de las Gimnospermas y Angiospermas.

2-Las maderas fósiles son verdaderos archivos de información sobre las condiciones ambientales y climáticas que reinaban durante su crecimiento.

### **1.3 Objetivo general**

Analizar la anatomía de maderas de distintos sitios de la Formación Solimões, con el objeto de establecer su taxonomía, sistemática, biogeografía, indicadores climáticos, ambientales y ecológicos, a fin de realizar una reconstrucción paleoflorística, paleoecológicas y paleoclimática del Oeste de Amazonia.

### **1.4 Objetivos específicos**

- Identificar taxonómicamente los ejemplares fósiles.
- Determinar su posible afinidad con taxones actuales.
- Establecer asociaciones de taxones y comparar con la distribución de los análogos modernos de las especies fósiles.
- Hacer inferencias paleoecológicas, paleoclimáticas y paleoambientales a partir de elementos anatómicos que impliquen datos fisiológicos.
- Analizar las características paleogeográficas y paleoecológicas de los morfotaxones, utilizando el método del análogo moderno o el pariente actual más cercano.
- Comparar y caracterizar las paleocomunidades vegetal halladas con otras asociaciones del Hemisferio Sur.
- Brindar la distribución paleogeográfica de los taxones fósiles.



## CAPÍTULO 2

## MATERIALES Y MÉTODO



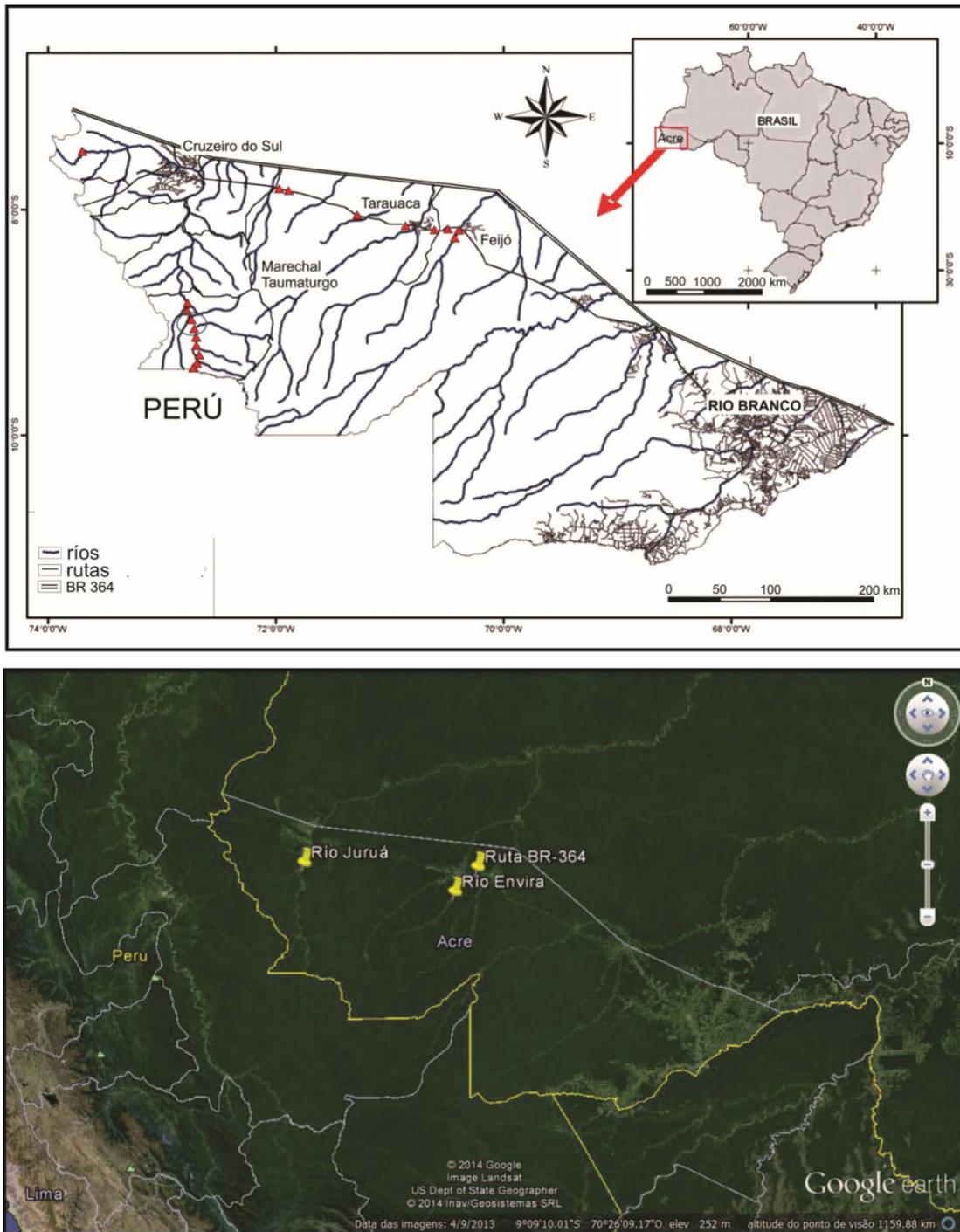
# Capítulo 2

## Materiales y método

### 2.1 Procedencia del material

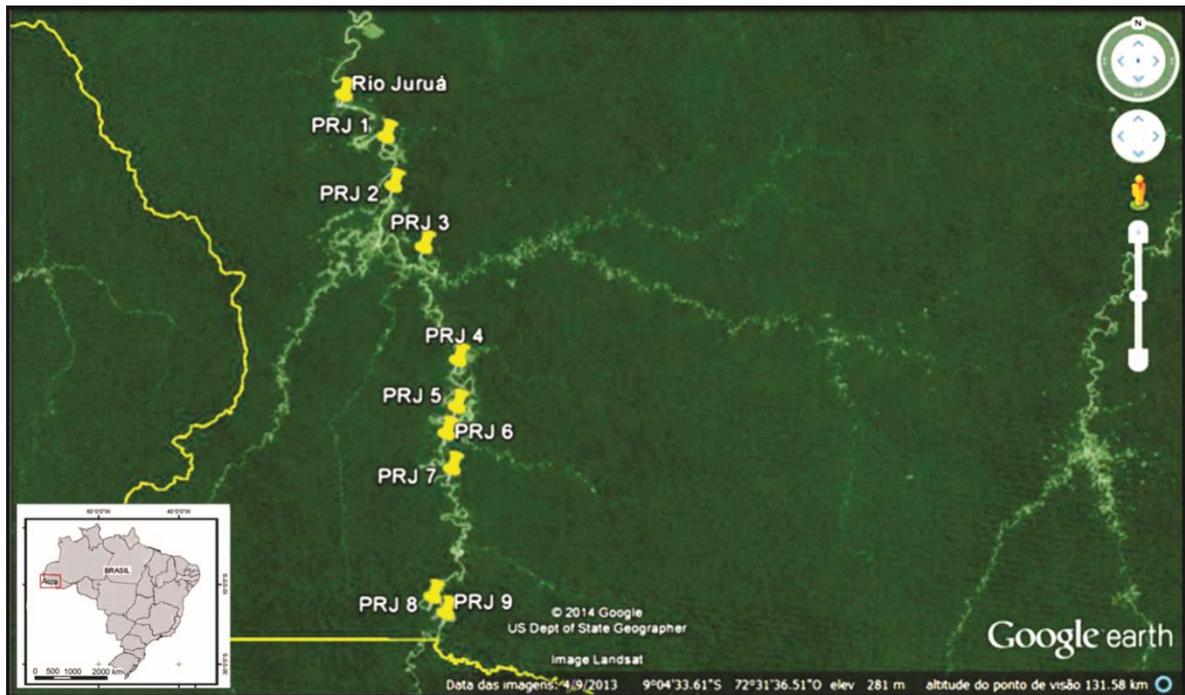
Los ejemplares fósiles provienen de la región del río del Juruá, entre las ciudades de Marechal Thaumaturgo y el límite con Perú, del Amazonas Peruano (Estado de Acre, Oeste Amazonia), del Río Envira y de la Ruta BR-364, ubicados entre las Municipalidades de Feijó y Tarauacá, Acre, Brasil.

Las maderas silicificadas en estudio proceden de varias localidades donde aflora la Formación Solimões, Estado de Acre, Brasil (Figura. 2.1); de afloramientos a lo largo de los ríos Juruá y Envira y una localidad en la ruta Br-364.



**Figura 2. 1.** Ubicación geográfica de los ríos Juruá y Envira y la ruta Br-364.

El material procede de las siguientes localidades que afloran en el río Juruá, ubicado entre la ciudad de Marechal Thaumaturgo y el límite con Perú (Figura. 2.2).



**Figura 2.2.** Ubicación de las localidades fosilíferas en el Río Juruá.

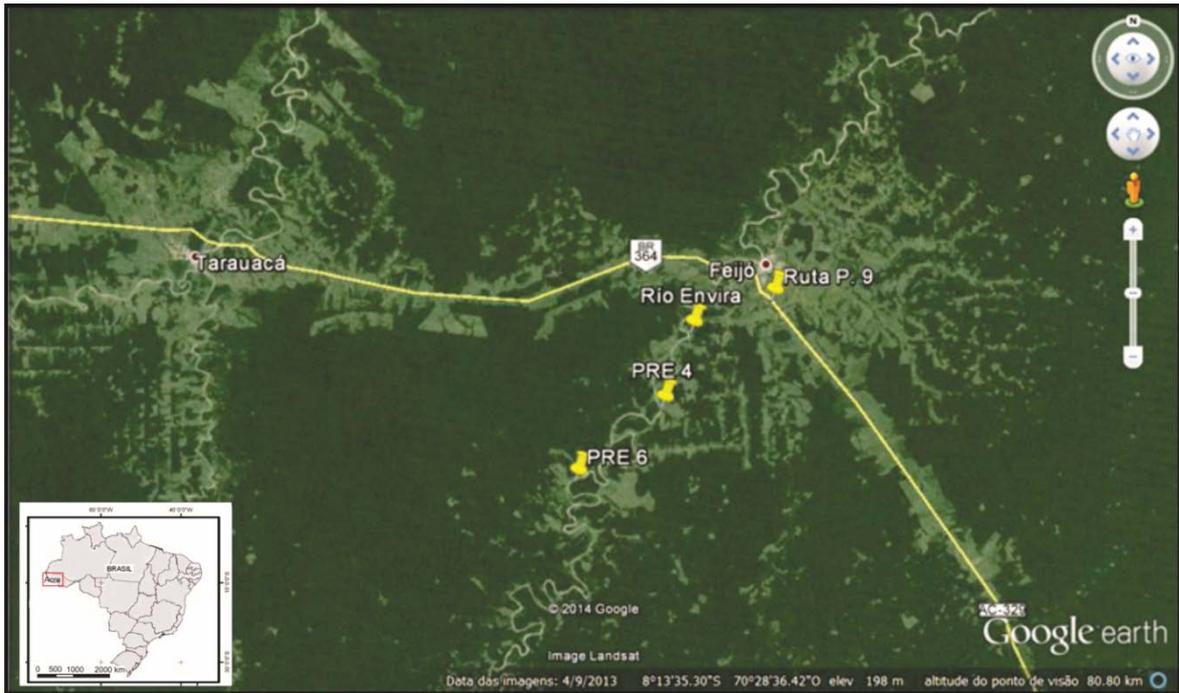
Localidades fosilíferas del río Juruá:

- **Museu (PRJ 1), Estirão do Mississippi (PRJ 2), Estirão do Besouro (PRJ 3), Cantagalo (PRJ 4), Fazenda Paraguá (PRJ 5), Belford (PRJ 6), Cachoeira (PRJ 7), Pedra Pintada (PRJ 8), Foz do Breu (PRJ 9).**

Las localidades estudiadas que afloran en el río Envira que se localiza entre los municipios de Feijó y Tarauacá, son: (Figura. 2.3)

- **PRE 04, PRE 06.**

Por último, la localidad **ponto 9** aflorante en la ruta BR-364 ubicado también entre los municipios de Feijó y Tarauacá (Figura. 2.3).



**Figura 2.3.** Ubicación de las localidades fosilíferas en el Río Envira y la ruta Br-364

## 2.2 Metodologías

Las metodologías aplicadas durante la recolección, muestreo, procesamiento y análisis de las maderas petrificadas fueron las convencionales, y se detallan a continuación:

### 2.2.1 Tareas de campo

Las maderas silicificadas analizadas fueron coleccionadas en dos campañas de prospección paleontológica (2008 y 2010), donde se obtuvo una gran variedad de muestras de troncos fósiles.

En las áreas donde se colectaron los leños se levantaron perfiles sedimentológicos, donde se ubicaron los estratos portadores de los fósiles.

En el año 2014, se realizó una nueva campaña de prospección paleontológica con el objeto de observar y completar algunos detalles específicos.

### **2.2.2. Tarea de laboratorio**

Los materiales analizados corresponden a fragmentos preservados por el proceso de silicificación, con buena a muy buena conservación de los elementos celulares. De un total de 50 fragmentos seleccionados para su estudio, 45 resultaron favorables para su observación.

Para su análisis, fueron procesados siguiendo la metodología clásica basada en cortes petrográficos en tres planos anatómicos: transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial (CT, CLR, CLT). Se obtuvieron cortes delgados con una máquina cortadora de rocas con disco de diamante, luego fueron pulidos con un abrasivo (carburo de silicio) de distinta granulometría hasta obtener una cara completamente lisa. Luego, se monta sobre un portaobjeto con resina sintética, y se realizaron los pulidos correspondientes (desde grueso a muy fino) hasta obtener el punto óptimo de delgadez para ser observado en el microscopio óptico (por lo general entre 20  $\mu\text{m}$  a 40  $\mu\text{m}$  de espesor) y cubrirlo con un cubreobjeto.

Finalmente, el material fue observado con un microscopio óptico Leica DM500 con cámara incluida, un estereoscópio Leitz (LM) y con el microscopio electrónico de barrido modelo Jeol (JSM-580 OLV) de la Universidad Nacional del Nordeste (UNNE), Corrientes, Argentina.

Para la observación con microscopio electrónico de barrido (MEB) se utilizó el método de fragmentación: donde se obtuvieron secciones pequeñas de las maderas en los tres sentidos (transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial) por fragmentación de los fósiles; estos fueron posteriormente adheridos a un porta espécimen y metalizadas con oro.

### **2.2.3 Repositorio**

Los especímenes analizados se encuentran depositados en la colección paleobotánica de la Universidad Federal de Acre – UFAC, campus Cruzeiro do Sul (CZS) Estado de Acre, Brasil; bajo el acrónimo LPP-CZS.

### 2.2.4 Descripción e identificación botánica

Todas las medidas tomadas para las descripciones de los ejemplares son promedios de 25 medidas. En todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínimas y máximas del rango de distribución. Los caracteres anatómicos fueron medidos mediante el software de medición del microscopio óptico Leica (DM500), que se realiza sobre las fotografías del preparado microscópico. En los casos en que la preservación no lo permitió, los caracteres cuantitativos fueron medidos con la reglilla en el ocular del microscopio.

Para realizar las descripciones anatómicas se siguieron diferentes terminologías, propuestas por los Glosarios de términos de la Asociación Internacional de Anatomistas de Maderas (IAWA Committee, 1989); Metcalfe y Chalk (1950) y por Carlquist (2001). También se utilizaron otros glosarios de términos de maderas (Kribs, 1935; Boureau, 1957; Tortorelli, 1963; Cozzo, 1964), las clasificaciones estándar de Chattaway (1932) y las recopilaciones bibliográficas de Gregory (2009).

Para las comparaciones se ha revisado bibliografía de especies actuales y fósiles, de diferente procedencia, ya sean Amazónicas, o de otras regiones como India y África. Éstas, fueron efectuadas con las descripciones que aparecen en Metcalfe y Chalk (1950), Greguss (1955), Tortorelli (1956, 2009); Roth y Gimenez (1997, 2006), Détienne y Jacquet, (1983), Miller y Détienne (2001), Asimismo se han tomado como base los numerosos trabajos anatómicos y sistemáticos consultados. Se utilizaron las bases de datos disponibles en varios sitios en internet: Watson y Dallwitz (1992 onwards), Richter y Dallwitz (2000 onwards), Stevens (2001 onwards), InsideWood (2004 onwards) y Schoch *et al.*, (2004 onwards). Se siguió la clasificación sistemática del APG III (2009).

Los mapas de distribución de familias y géneros utilizados en el capítulo de Sistemática fueron tomados de Stevens, P. F. (2001 onwards). "*Angiosperm Phylogeny*" Website. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]." will do.<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>

### 2.2.5 Afinidad botánica actual

Para establecer la afinidad botánica, método del pariente actual más cercano se utilizaron las páginas web y <http://insidewood.lib.ncsu.edu/> para las comparaciones con los ejemplares fósiles. Además en el mes de junio del 2013 se realizó una visita a la colección de maderas Amazónicas del Instituto Nacional de pesquisas da Amazonia (Xiloteca- INPA) donde fue posible comparar los cortes petrográficos de los fósiles con los preparados de material actual, con el objetivo de obtener mayor seguridad en la clasificación del material estudiado. Los resultados obtenidos con este estudio comparativo resulto muy positivo.

### **2.2.6 Estudios paleoecológicos, paleoclimáticos y paleobiogeográficos**

Se analizaron algunos caracteres anatómicos que pueden tener relación con los factores climáticos y condiciones ecológicas, como: anillos de crecimiento, Agrupamiento de vasos (*clusters*), placas de perforación, índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía donde el (IV): indicador de la eficiencia en la conductividad hídrica, establece valores que indican bajo estrés hídrico o condiciones áridas y el índice de Mesomorfía (IM): establece el grado de mesomorfía. Ambos índices fueron propuestos propuestos por Carlquist (1977), y muestran una gran confiabilidad en las correlaciones con la temperatura y las precipitaciones. Además se consultaron fuentes bibliográficas (Bass y Wheeler 1986, 2011, Wheeler y Bass 1991, 1993; Wheeler *et al.*, 2007; Carlquist 2001; Carlquist *et al.*, 2007) como base para las inferencias paleoecológicas y paleoclimáticas.

Para las inferencias paleobiogeográficas se utilizaron las descripciones de tipos de hábitat y habito de las plantas del Amazonas (Ribeiro *et al.*, 1999), además de las informaciones contenidas en los libros de los preparados de maderas actuales en la xiloteca del instituto (INPA). Adicionalmente, durante las campañas realizadas para colección del material fósil, también se observó la estructura de los bosques, se realizaron anotaciones y se tomaron fotos para estudios comparativos.

Para la confección de mapas geográficos de los ríos y localidades fosilíferas se utilizó la herramienta Google Earth 6. 2014. <http://www.google.es/intl/es/earth/index.html>.



## **CAPÍTULO 3**

# **ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS DEL NEÓGENO DE AMAZONAS Y DE LA FORMACIÓN SOLIMÕES**



## **Capítulo 3**

# **Antecedentes Paleontológicos del Neógeno de Amazonas y de la Formación Solimões**

### **3.1 Paleoflora**

Los márgenes de los ríos del Amazonas y sus llanuras aluviales están cubiertos en su mayoría por una selva tropical exuberante y diversa con un predominio de taxones de Angiospermas y bosques de palmeras. Anualmente, a través de la bajada del nivel del agua, los márgenes de los ríos proporcionan una visión de los sedimentos Neógenos. Estos registros nos dan una idea de los ambientes de depósito del pasado y son adecuados para el análisis paleontológico y la reconstrucción paleoambiental. El registro fósil de vegetales en el Amazonas es escaso. No obstante, los datos palinológicos y los pocos paleobotánicos existentes muestran que durante el Neógeno, el Amazonas ya estaba cubierto por un bosque muy diversificado y estructurado que varió en su composición y distribución en el tiempo, bajo la influencia de importantes eventos geológicos.

#### **3.1.1 Registros de microflora del Mioceno del Amazonas**

Para el Mioceno Inferior se conoce la microflora de la Formación Barreiras ubicada a lo largo del litoral brasileiro, desde el Río de Janeiro hasta Amapá, cubriendo los depósitos sedimentarios de diversas cuencas costeras. En esta formación, en Belén de Pará, los bosques de manglares fósiles dominaron el Amazonas oriental (Leite, 2006), las asociaciones palinológicas más características contienen una amplia variedad de taxones de selva tropical que pertenecen a familias como Arecaceae, Melastomataceae, Sapotaceae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Annonaceae y Malpighiaceae.

Los taxones más abundantes son los que crecían cercanos al ambiente acuático, como *Mauritia* (*Mauritiidites*), una palmera que formó aguajales, acompañado de taxones de las llanuras aluviales fluviales como *Amanoa* (*Retitrescolpites irregularis?*), *Alchornea* (*Ranunculacidites operculatus*) y Malvaceae acuáticas, en su mayoría de agua dulce. Así también, la presencia de un pequeño helecho acuático que bordea lagos y riberas como *Ceratopteris* (*Magnastriatites grandiosus*) y algas *Botryococcus* y *Azolla* (Germeraad *et al.* 1968). Este ambiente, predominantemente fluvial fue ocasionalmente interrumpido por intrusiones marinas, demostrado por el hallazgo de una asociación formada por polen de los manglares de *Rhizophora* (*Zonocostites ramonae*) de agua salobre y palinomorfos marinos, dinoflagelados y microfósiles como los foraminíferos (Hoorn, 1994a).

En el Centro Oeste del Amazonas (Brasil), el intervalo Mioceno Medio-Superior está caracterizado palinológicamente, por un incremento en la diversidad de esporas de helechos, de las gramíneas (*Monoporopollenites annulatus*) y un predominio de palmeras como *Mauritia*, *Euterpe*, *Korthalsia* y la especie *Grimsdalea magnaclavata* (taxón extinto). La palinoflora también incluye taxones que indican una fuente andina como *Podocarpus*, *Hedyosmum*, *Cyatheaceae*, *Hemitelia* y *Alsophyla*.

Todo esto muestra evidencias de que la selva preexistente estaba constituida por praderas dominadas por gramíneas (*Monoporopollenitesannulatus*), Asteraceae (*Echitricolporitesspinosus*) y helechos; extensos humedales y la vegetación andina. El medio acuático fue predominantemente fluvial, aunque se registraron intervalos marinos constatado por la presencia de *Rhizophora* (*Zonocostitesramonae*) y otros palinomorfos. (Hoorn, 1993, 1994b).

La parte final del registro sedimentario del Neógeno del Amazonas (Latrubesse *et al.* 2007, 2010; Hoorn, 1993) está representado en el Mioceno superior de la Formación Solimões en los estados de Acre y Amazonas (Brasil).

Los datos palinológicos muestran que aproximadamente treinta familias han sido identificadas con un predominio de Arecaceae, Euphorbiaceae (*Alchornea*), Malpighiaceae, Humiriaceae (*Humiria*), Melastomataceae (*Miconia*), Malvaceae y Poaceae, lo que sugiere la existencia de una vegetación diversa y bien estratificada, con tipos polínicos pertenecientes al estrato herbáceo. Poaceae, Polygalaceae (*Gomphrena*); arbustivo con un sotobosque (*Rauwolfia*) y especies del dosel (*Geissospermum*, *Sapium*) y helechos como *Lygodium*) y epífitas (*Polypodium*).

El paisaje del río Amazonas ya estaba bien establecido en ese momento y la estabilidad del medio ambiente permitió en este lapso de tiempo un amplio desarrollo de la vegetación de tierra firme.

### 3.1.2 Registros de megaflores del Mioceno del Amazonas

Los registros de megafósiles vegetales procedentes de yacimientos del Mioceno en Amazonas son hasta ahora relativamente escasos. Duarte (2004) describió 17 familias que corresponden a 19 géneros de hojas fósiles para la Formación Pirabas, nordeste de Pará, Brasil que señalan un ambiente litoral. Las familias registradas son: Nyctaginaceae, Lauraceae, Dilleniaceae, Theaceae, Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Euphorbiaceae, Rutaceae, Meliaceae, Sapindaceae, Malvaceae, Myrtaceae, Melastomataceae, Rhizophoraceae, Ebenaceae, Rubiaceae y Rapataceae.

Estas hojas fósiles presentan morfotipos de tamaño mediano, ápices acuminados y márgenes laminares enteros; características que sugieren que estas plantas habrían crecido bajo un clima cálido y húmedo. Además, esta flora contiene algunas de las familias más importantes que conforman los bosques lluviosos de tierras bajas neotropicales modernos (por ejemplo, Lauraceae, Euphorbiaceae, Meliaceae y Malvaceae).

El escaso conocimiento de maderas fósiles procede de la Formación Pebas (Solimões), Mioceno Medio de la Amazonia peruana. Pons y De Franceschi (2007) dieron a conocer para esta formación, sobre la base de caracteres anatómicos generales las siguientes familias: Anacardiaceae (*Anacardium*), Clusiaceae (*Calophyllum*), Combretaceae (*Buchenavia* y *Terminalia*), Fabaceae (*Andira/Hymenolobium*), Humiriaceae (*Humiriastrum*), Lecythidaceae (*Cariniana* y *Eschweilera*) y Meliaceae (*Guarea*). La ausencia de anillos de crecimiento y la asociación de taxones sugieren que

estos árboles formaban parte de los bosques tropicales de tierra firme y de tierras inundables (Pons y De Franceschi, 2007).

### **3.1.3 El registro Paleobotánico de la Formación Solimões (Ríos Juruá y Envira)**

El registro paleoflorístico relacionado con el estudio de maderas fósiles de la Cuenca de Acre es provisoriamente esporádico e insuficiente. El primer trabajo corresponde a afloramientos del Río Juruá, realizado por Mussa (1959), donde se describen ejemplares pertenecientes a las familias *Sapindaceae*, *Lecythidaceae* y *Leguminosae-Caesalpinoideae*. Machado *et al.* (2012) describen nuevos materiales para la Cuenca de Acre y los relacionan con las familias *Leguminosae*, *Lythraceae* y *Myrtaceae*, pero sin afinidad genérica actual o fósil. Posteriormente, Kloster *et al.* (2013) registran una nueva ocurrencia de *Zollernioxylon tinocoi* para el Río Juruá.

Con respecto al registro palinológico, Hoorn (1993) analizó las muestras de cinco pozos de perforaciones 1AS-4a- AM y 1AS-51-AM en el estado de Amazonas, donde identificó cinco biozonas palinológicas para el Mioceno. Las zonas *Verrutricolporites* y *Retitricolporites* (Mioceno inferior), la zona *Psiladiporites-Crototricolpites* (Mioceno medio/ Inferior), la zona *Crassoretitriletes* (Mioceno Medio), y la zona *Grimsdalea* (Mioceno medio /superior). Latrubesse *et al.* (2007) analizaron la Formación Solimões desde el punto de vista palinológico, a lo largo de las orillas del río Acre en la frontera Brasil / Perú / Bolivia e identificaron dos zonas (zonas *Grimsdalea* y *Asteraceae*).

El ambiente inferido a partir de los vertebrados y palinomorfos de los sedimentos de la Formación Solimões señalan la presencia de praderas herbáceas y arbustivas, bosques ribereños, pantanos y lagos pocos profundos. Además, Latrubesse *et al.* (2007) señalan que existió variación y fluctuación en los niveles ácuos y que el clima fue estacionalmente seco a húmedo tropical.

En la región Noreste de la provincia de Acre, Barbosa, (2010) realizó un análisis palinológico preliminar en los afloramientos del Río Envira, donde se registra polen de *Inaperturopollenites solimoensis*, (*Psychotria*) perteneciente a la familia *Rubiaceae*, y *Cicatricosisporites sp.* perteneciente a la familia *Anemiaceae*.

El registro de hojas, fitofósiles preservados por proceso de momificación en los afloramientos de los ríos Juruá y Envira, reveló algunos ejemplares con afinidades a los géneros: *Annona*, *Astronium*, *Cecropia*, *Eugenia*, *Myrcia*, *Psidium* y familias (Anacardiaceae, Urticaceae, Myrtaceae, Lauraceae y Caryocaceae) (Brito de Oliveira *et al.* 2009). Estos autores afirman que todos los géneros son encontrados actualmente en la selva amazónica, lo que demuestra que estaban bien adaptados a la selva húmeda.

Para la Cuenca de Acre en los márgenes del río Envira, se hallaron tres ejemplares de ámbar provenientes de diferentes niveles estratigráficos. Las muestras fueron analizadas por Pereira *et al.* (2009). Dos muestras presentaron afinidades botánicas con gimnospermas de las familias Araucariaceae y Podocarpaceae y una tercera relacionado a la familia Fabaceae. Este es el primer registro de ámbar para Brasil con diferentes orígenes vegetales en una misma unidad sedimentaria, revelando la presencia de una flora diversa productora de resinas para el Mioceno de la Formación Solimões.

## 3.2 Paleofauna

Los estudios paleofaunísticos de Acre son bien conocidos desde el punto de vista de los vertebrados. Los grupos están muy bien representados y los fósiles de Acre son mundialmente conocidos.

Los vertebrados son bastante diversos, pero, los que poseen mayor variedad de especies son los reptiles y mamíferos. Los reptiles cocodrilos están representados por cuatro familias Crocodylidae (*Charactosuchus*), Alligatoridae (*Caiman* y *Purussaurus*), Netosuchidae (*Mourasuchus*) y Gavialidae (*Brasilosuchus*, *Gryposuchus* y *Hesperogavialis*) (Bocquentin y Santos, 1989; Bocquentin y Souza-Filho, 1990; Souza-Filho *et al.* 1993). Las tortugas están representadas por tres familias Podocnemididae (*Podocnemys Stupendemys*), Chelidae (*Chelus*) y Testudinidae (*Chelonoidis*) (Bocquentin *et al.* 2001; Bocquentin y Melo, 2006). Restos de Squamata fueron estudiados e identificados como lagartos Teiidae (cf. *Paradracaena*) y serpientes Aniliidae, Boidae y Colubridae (Hsiou y Albino, 2009, 2010; Hsiou *et al.* 2007, 2010),

En las antiguas colectas realizadas a lo largo del Río Juruá, Río Purús y Río Acre, fueron hallados taxones de mamíferos miocénicos de Astrapotheria, Notoungulata, Rodentia y Xenarthra como también en colectas posteriores realizadas por la Universidad Federal de Acre (UFAC), registraron material craneano y mandíbulas con dientes asociados. El conocimiento del material de Xenarthra del Río Juruá es aún muy escaso (e.g. Rancy, 1991, Paula-Couto, 1983a). En relación a los roedores, Sant'Anna-Filho (1994) hace referencia a varias familias para el Alto Juruá sobre la base de dientes aislados, lo mismo ocurre con Astrapotheria y Notoungulata.

Particularmente, los mamíferos han aportado importantes informaciones taxonómicas y sistemáticas, como también, biogeográficas y bioestratigráficas relacionadas con otras faunas neógenas del norte del continente sudamericano, tales como las de Perú, Colombia y Venezuela y de latitudes más altas como, por ejemplo, la región Mesopotámica de Argentina (Noriega, 1995; Cione *et al.*, 2000, 2007; Cozzuol, 2006; Cione y Báez, 2007; Noriega y Agnolin, 2008; Latrubesse *et al.* 2007; 2010; Brandoni y Carlini, 2009; Negri *et al.* 2010; Brandoni, 2010, 2011).

Entre los taxones más frecuentemente encontrados, los más conspicuos pertenecen a los Rodentia (e.g. Paula-Couto, 1978; Mones y Toledo, 1989; Bocquentin *et al.* 1990; Negri y Ferigolo, 1999), Xenarthra (e.g. Paula-Couto, 1983a, b; Mones, 1986; Bocquentin y Guilherme, 1999; Negri, 2004) y Notoungulata (e.g. Paula-Couto, 1944, 1976, 1981, 1982; Frailey, 1986; Bocquentin y Silva, 1994; Bayá y Bocquentin, 1997; Ribeiro *et al.* 2005). Sin embargo, otros grupos como Liptopterna, Astrapotheria, Proboscidea, Cetacea, Primates y Chiroptera también han sido registrados para esta región (Cozzuol *et al.* 2006, Latrubesse *et al.* 2010, Negri *et al.* 2010).

Fósiles de aves son raros para la Formación Solimões, pero todos los registros existentes pertenecen a la familia Anhingidae (*Macranhinga* e *Anhinga*) (Alvarenga y Guilherme, 2003; Negri *et al.* 2010).

Los peces están representados por los dipnóicos del género *Lepidosiren* (Barbosa y Benchimol, 1993), caracideos del género *Colossoma*, eritrinideos del género extinto *Paleohoplias* (Gayet *et al.* 2003) y por pimelodideos del género *Phractocephalus* (Aguilera *et al.* 2008).



## **CAPÍTULO 4**

# **GEOLOGÍA DE LA CUENCA DE ACRE, ESTADO DE ACRE**

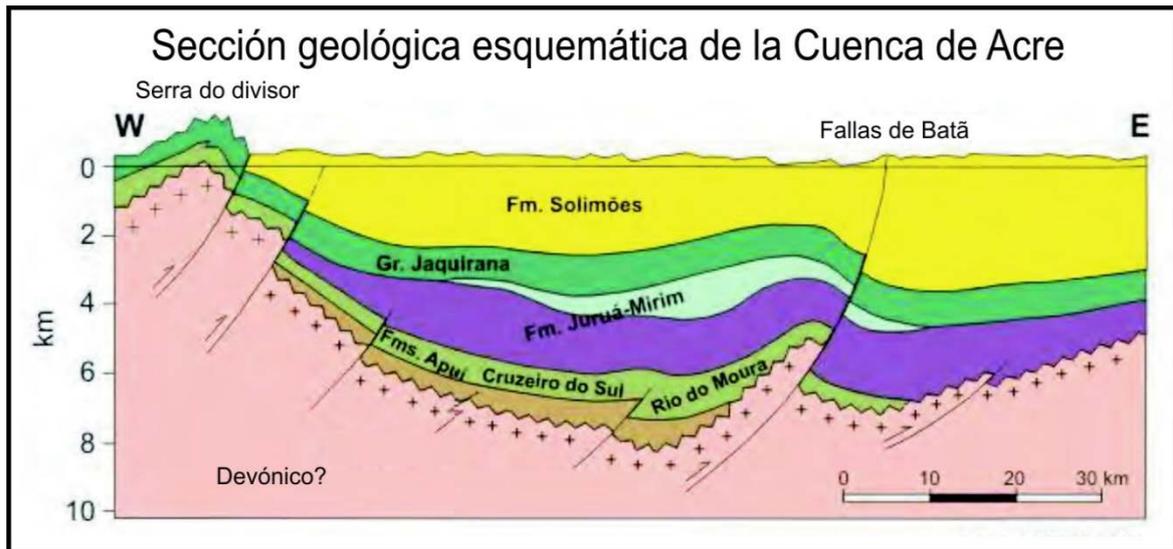


## **Capítulo 4**

# **Geología de la Cuenca de Acre, Estado de Acre**

### **4.1 Ubicación geográfica y características generales**

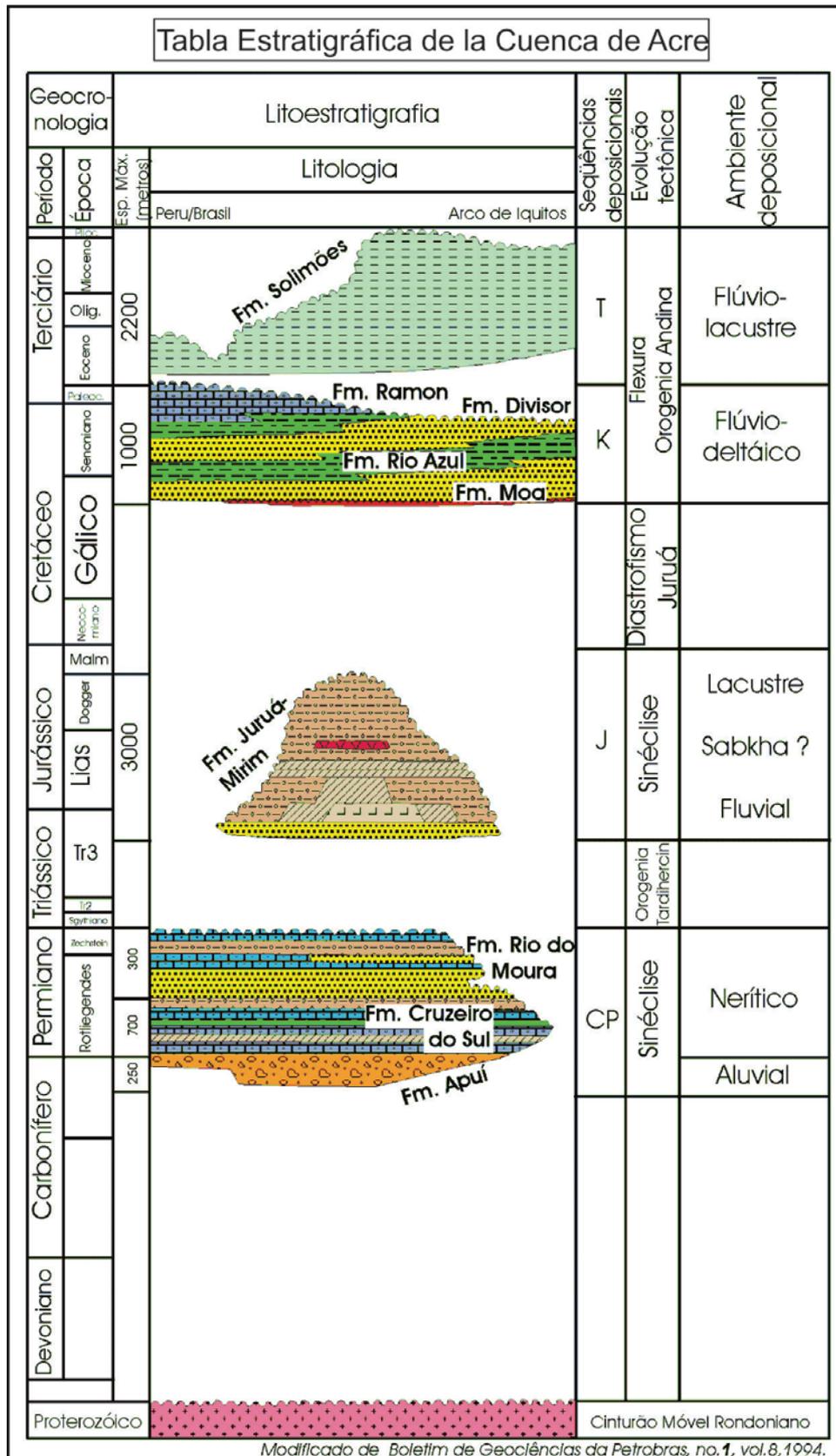
El estado de Acre, está ubicado entre las latitudes de S 07°07' y S 11°08', y longitudes W 66°30' y W 74° 0' y limita al Norte con el estado Amazonas, al Este con Rondônia y una línea de frontera internacional de 2.183 km, dividido así al Sureste por Bolivia y Perú. El estado de Acre posee una extensión territorial de 164.221,36 km<sup>2</sup>. En este estado afloran algunas formaciones geológicas, pero, la Formación Solimões es la que se extiende ampliamente cerca de 85% del estado, siendo por lo tanto la más significativa (Figura 4.1 y 4.2).



**Figura 4.1.** Sección Geológica esquemática de la Cuenca de Acre. Adaptado de (Cunha, 2007).

Fuente Petrobras

Esta formación se originó a partir de sedimentos procedentes de los ríos del período Cretácico que dieron paso a los grandes lagos de agua dulce y someros, alimentados por un sistema de ríos de meandros, con estrecha conexión de baja energía, con el mar al Oeste (hacia el Océano Pacífico) y el área-fuente proveniente del Este (en el arco de Iquitos) (Figura 4.3) (Cavalcante, 2006; Cunha, 2007).

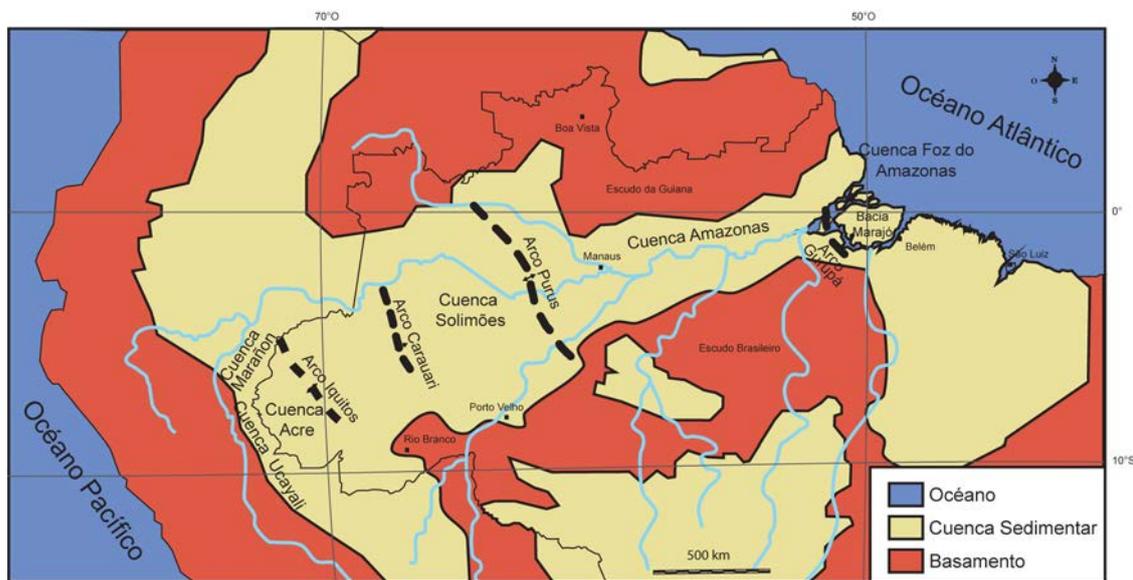


**Figura 4.2.** Cuadro estratigráfico de la Cuenca de Acre (tomado de Boletim de Geociências da Petrobras, n°1, vol. 8, 1994).

El intervalo Eoceno inferior-Plioceno en la Cuenca de Acre fue afectado por la orogenia Andina, principalmente durante el Mioceno-Plioceno (fase Quéchua) (Oliveira, 1994). Las fallas de Batan y Oeste de Batan fueron reactivadas causando la elevación de la Sierra del Divisor (Figura 4.1). La fase Quéchua es considerada la más amplia manifestación topográfica de la tectónica Andina en Sudamérica (Cunha, 2007).

El nombre Series Solimões fue utilizado por primera vez por (Rego, 1930 Caputo, 1984), en su trabajo sobre la geología del territorio de Acre. Posteriormente, Caputo (1984) correlacionó varias secciones descritas en las Cuencas de Acre y Solimões y denominó a los depósitos pelíticos como Formación Solimões.

La Formación Solimões está compuesta, en la parte superior de la sección por areniscas consolidadas con pequeños granos blancos sub-angular a sub-redondeado de finos a gruesos (Caputo, 1984) (Figura 4.3), seguidas por areniscas, arcillas, concreciones calcáreas, y en menores proporciones materiales carbonizados (turba y lignito), ocurren también limolitas, calizas limosas-arcillosa, areniscas con hierro, conglomerados, lutitas, limolitas, gipsítas y hierro, concentraciones esparzas de pirita y gran cantidad de fragmentos fósiles de vertebrados (Projeto Radambrasil, 1978; Hoorn, 1993).



**Figura 4.3.** Mapa de ubicación de la Formación Solimões. (Modificado de Hoorn y Wesselingh, 2010).

## 4.2 Geología de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre

La hipótesis sobre posibles intrusiones marinas que habrían ocurrido durante el Mioceno son aún a la fecha motivo de discusión. Räsänen *et al.*, (1995), por ejemplo, proponen la existencia de una vía marítima intracontinental por el Arco oeste de Amazonia, uniendo el oeste del Caribe con el estuario del río de la Plata vía el oeste de Amazonia y la cuenca de Paraná. Estos autores interpretan que los sedimentos periódicos que afloran en los ríos Purus, Acre y Branco en el SO de Amazonia fueron depositados por un mar somero o estuarios. Nuevos estudios continúan postulando la existencia de las intrusiones marinas durante el Mioceno Tardío (Marshall y Lundberg, 1996; Praxton *et al.*, 1996; Hoorn, 1996; Rebata *et al.*, 2006).

Räsänen *et al.*, (1998) y Hoorn (1988, 1990, 1991, 1993a, 1994a, 1994b, 1994c) definen que la Formación Solimões corresponde a un ambiente de sedimentación similar a un sistema lacustre que cubría completamente el área de Amazonía Occidental con una estrecha conexión con el mar. Otros autores sugieren que hubo una influencia marina con sus transgresiones (Räsänen *et al.*, 1995, Gingras *et al.*, 2002, Jaramillo *et al.*, 2010). Mendes (2005) vinculó este origen con la abundancia de niveles de carbón y de fósiles y el dominio de sedimentos finos y precipitaciones químicas en algunos niveles (Jaramillo *et al.*, 2011 pp. 558). Según Hovikoski *et al.*, (2008), la génesis de las formaciones del Mioceno tardío de la subcuenca de Acre fueron claramente controladas por las mareas. Se documentó la existencia de canales de agua salobre (icnofósiles controlados por variaciones estacionales y de restos de *Purussaurus sp.*). Uba *et al.*, (2009) plantearon que en la formación Yecua de Bolivia (Mioceno) se reconoce la influencia de una intrusión marina que afectó áreas bolivianas desde Colombia a través de Perú, Bolivia y territorios del Norte de Argentina (Jaramillo *et al.*, 2011 pp. 560).

Sin embargo, este modelo ha recibido algunas críticas: Latrubesse *et al.*, (1997) y Westaway (2006) defienden la postura de un origen fluvial/lacustre para los sedimentos de la formación. Latrubesse (2010) y Latrubesse *et al.*, (2010), analizaron la paleogeografía del Mioceno Tardío en la cuenca del Amazonas y su connotación en la evolución del río Amazonas. La secuencia completa del Mioceno se depositó en un ambiente continental al interior de una cuenca subsidente. El análisis de facies, el contenido de fauna fósil y el

registro palinológico indican que el ambiente de deposición fue dominado por ríos, llanuras aluviales y llanuras de inundación (pantanos, lagos, deltas internos, y abanicos aluviales), donde los pastizales y el bosque de galería se desarrollaron en un clima tropical a subtropical (Jaramillo *et al.*, 2011 pp. 561-562).

La Formación Solimões fue depositada principalmente entre el final del Mioceno y el inicio del Plioceno (Westaway, 2006). El origen fluvial/lacustre para los sedimentos de la Formación es sostenido por Latrubesse *et al.*, (1997) y Westaway (2006). Gross *et al.*, (2011) plantearon que desde el Mioceno en la Amazonía Occidental existieron extensas zonas de humedales. Los depósitos de la parte superior del Solimões (bioestratigráficamente datados como Mioceno Tardío) representan depósitos fluviales probablemente de sistemas de ríos anastomosados, con cuerpos de arenas que se formaron al interior de canales activos, deltas, canales abandonados, llanuras de inundación y paleosuelos. Todas estas condiciones se presentaron en sistemas lacustres localmente restringidos a lagos. Los moluscos y ostrácodos que se han encontrado son exclusivamente de aguas dulces y descartan completamente la ingesión de aguas marinas durante el Mioceno tardío, así como la existencia de paleolagos, como el lago Pebas (Latrubesse, 2010; Jaramillo *et al.*, 2011 pp. 561-562).

Jaramillo *et al.*, (2011) consideraron que las interpretaciones referidas a la presencia de ingresiones marinas y a la existencia de paleolagos en la Formación Solimões durante el Mioceno Superior-Plioceno, requieren de más evidencias para confirmar dichas interpretaciones. Se necesita conocer la evolución de los drenajes en el territorio y el origen del Solimões propiamente dicho, considerado de naturaleza fluvio-lacustre. No se tienen evidencias del proceso de distribución de drenajes coetáneos con la formación Solimões asimismo se desconoce la formación del abanico del Sistema Jutaí – Juruá de tendencia SW-NE desde el Perú. Se desconocen los eventos coetáneos en la formación del drenaje del Amazonas moderno (Purus, Acre, Solimões) desde el Plio-Pleistoceno. A este respecto solamente se cuenta con algunas aproximaciones geomorfológicas fragmentadas, pero de gran valor, como la realizada por Vitulich (1987). (Jaramillo *et al.*, 2011 pp. 562).

### 4.3 La Edad de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre

La edad de la Formación Solimões todavía es un continuo debate entre los investigadores, no solamente sobre la edad precisa, sino también por las correlaciones de esta unidad geológica con otras formaciones conocidas para el norte de Sudamérica. La Cuenca de Acre, fue atribuída por Cunha (2007) al intervalo Eoceno Temprano-Plioceno.

La Formación Solimões, originalmente, fue asignada al Cenozoico (Caputo *et al.*, 1972; Santos, 1974), donde las capas más superiores de la Formación fueron consideradas Pleistocénicas.

Sobre la base de estudios palinológicos de Cruz (1984), fue definida la posición bioestratigráfica de esta unidad entre el Mioceno y el Plioceno para la región del Estado del Amazonas (23,5–11,6 Ma). Los trabajos de Latrubesse (1992) y Latrubesse *et al.*, (1997) consideraron una edad entre el Mioceno Tardío y el Plioceno. Posteriormente, Latrubesse *et al.* (2007, 2010) refirieron los fósiles de vertebrados de la Formación Solimões al Mioceno Tardío, conjuntamente con los trabajos palinológicos desarrollados por Silva-Caminha *et al.* (2010).

Es importante destacar que muchos trabajos bioestratigráficos sobre palinomorfos estuvieron basados en las regiones centrales y noroeste del Amazonas (Hoorn, 1993, 1994a, b, 1995), y la gran mayoría de los vertebrados fósiles provienen del Sureste del Amazonas, particularmente, del Sur de los estados de Acre y del estado del Amazonas en Brasil y el Sudoeste de Perú (Campbell *et al.*, 2000, 2001, 2006), y hasta el momento no fue realizado una correlación entre los sedimentos del Norte y del Sur de la Formación Solimões (Cozzuol, 2006; Hsiou, 2010).

Algunas propuestas bioestratigráficas se basaron en la asociación de mamíferos fósiles. Así, Paula-Couto (1983b), afirma que los mamíferos encontrados en Acre indicarían diferentes edades entre el Oligoceno y el Pleistoceno Tardío. Otros, propusieron una edad entre el Plioceno Tardío y el Pleistoceno (Projeto Radambrasil, 1977) o el Pleistoceno Tardío (Frailey *et al.*, 1988; Kronberg *et al.*, 1991). Mientras que para Ranzi (2000), los fósiles de vertebrados de las diversas localidades del Sudoeste del Amazonas brasileño indicarían una edad entre el Eoceno y el Pleistoceno Tardío. Sin embargo,

Latrubesse (1992) y Latrubesse *et al.*, (1997) consideraron que la fauna fósil de esta región corresponde a la Edad Mamífero Huayqueriense, posiblemente alcanzando una Edad Mamífero Montehermosense (Mioceno Tardío-Plioceno). (Ribeiro *et al.*, 2013, pp. 210).

Posteriormente, Latrubesse *et al.*, (2007, 2010) consideraron que los vertebrados fósiles de la Formación Solimões corresponden sólo al Mioceno Tardío, cuya edad sería correlacionable con la Edad Mamífero Huayqueriense/“Mesopotamiense” (9 - 6,5 Ma, Cione *et al.*, 2000). De acuerdo con Negri *et al.*, (2010), la fauna correspondería al Mioceno Tardío. Sin duda, la mayor parte de la fauna de mamíferos encontrada a lo largo del río Acre y de las carreteras presenta similitudes con aquellas de edades Huayqueriense/“Mesopotamiense”-Montehermosense; pero es relevante observar que no ocurre lo mismo sobre el río Juruá, el cual presenta particularidades distintas a lo largo de su curso próximo al Perú (Ribeiro *et al.*, 2013, pp. 210).

Para Cozzuol (2006; pp. 198), existen diferencias faunísticas entre las localidades con vertebrados fósiles de la región Sudoeste del Amazonas brasileño que: (1) aunque no son contemporáneas, corresponden al Mioceno Tardío (localidades más recientes que las del Noroeste del Amazonas); (2) la fauna de vertebrados es bastante diversa y abundante, y algunos grupos presentan endemismos (*e.g.*, crocodrilomorfos, roedores y xenartros), siendo elementos importantes para establecer inferencias biogeográficas y bioestratigráficas; (3) la fauna de la región sudoeste del Amazonas podría correlacionarse con las faunas del “Mesopotamiense” de Argentina y de Uruguay, además de las de Urumaco en Venezuela, por compartir elementos faunísticos (especies de mamíferos); y (4) el escenario paleogeográfico estaría vinculado a la regresión del mar Paranaense durante el Mioceno Medio e inicio del Mioceno Tardío. Tal regresión habría posibilitado el desarrollo del Pre-Sistema Paraná, que habría mantenido conexiones con el sistema fluvial amazónico a lo largo de la cuenca del Chaco. Esta hipótesis es sostenida por la presencia de fósiles de cetáceos, sirenios, crocodrilomorfos y peces, junto a una paleoflora de baja altitud durante el Mioceno Tardío al norte del Altiplano de Bolivia (Cozzuol, 2006).

De acuerdo con los estudios de Hoorn *et al.* (2010), la evolución geográfica y paleoambiental, así como la edad, son coincidentes con la propuesta de Latrubesse *et al.* (2007) y posteriormente Ribeiro *et al.* (2013) afirman que los mamíferos fósiles del río Acre son claramente atribuibles al Mioceno Tardío (Huayqueriense-Montehermosense).

Sin embargo, algunos fósiles de mamíferos del Alto Juruá, aunque fragmentarios, muestran una mayor afinidad con antiguas faunas sugiriendo que esta parte del Amazonas brasileño se correlacionaría de acuerdo al código SALMAs (“*South American land mammal ages*”), con edades más antiguas, refiriéndose al Mioceno Medio (Laventense) e incluso niveles más bajos de Formación Solimões se refieren a otra unidad estratigráfica más antigua.

## **4.4 Localidades fosilíferas**

A continuación se realiza una breve descripción sedimentológica y estratigráfica de las localidades fosilíferas en estudio con sus perfiles estratigráficos correspondientes.

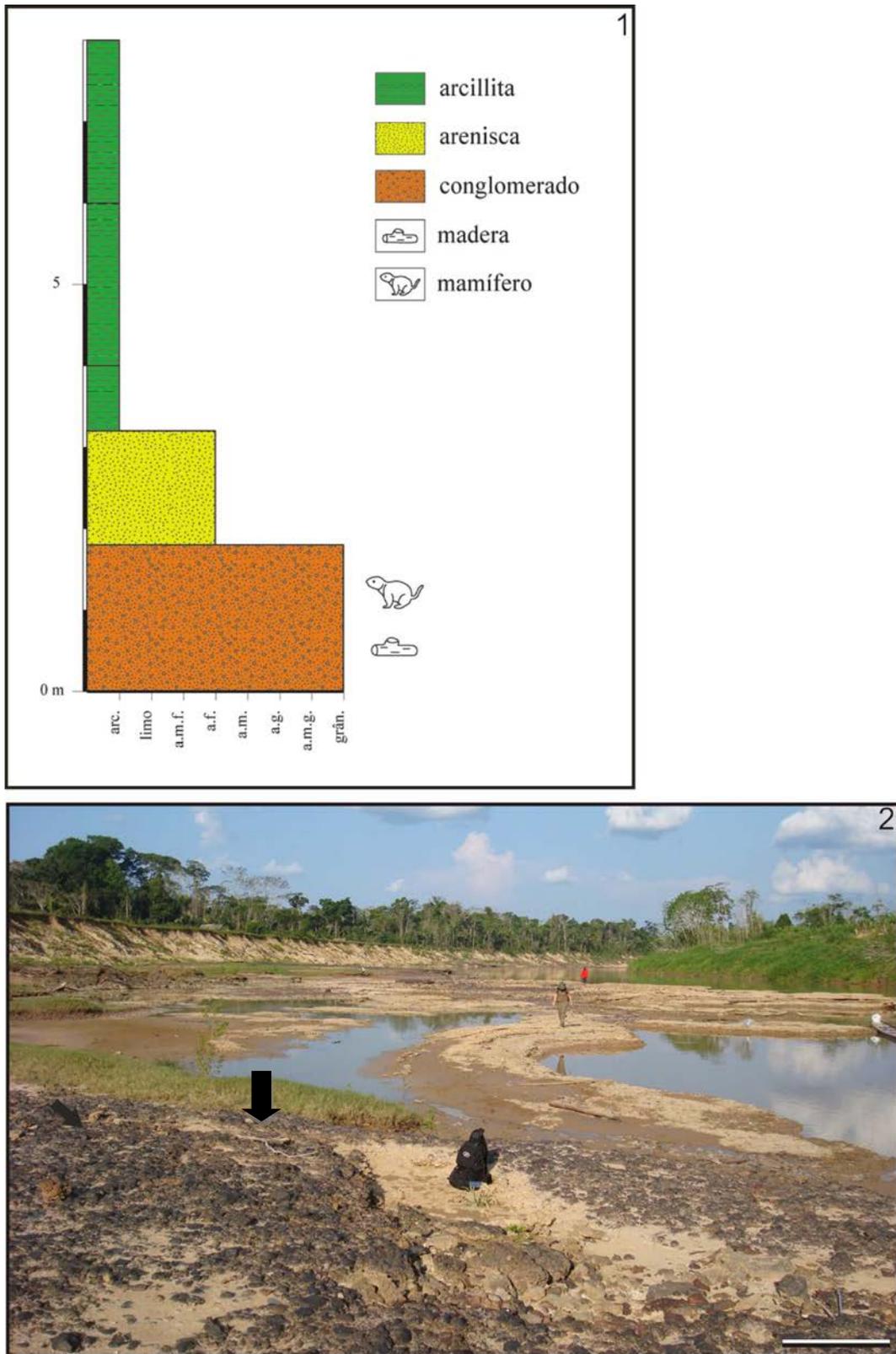
### **4.4.1-Perfiles estratigráficos de afloramientos en el Río Juruá.**

Las localidades que afloran en los márgenes del río Juruá, ubicado entre la ciudad de Marechal Thaumaturgo y el límite con Perú (Ver cap. 2, Figura. 2.2) son: Museu (PRJ 1), Estirão do Mississippi (PRJ 2), Estirão do Besouro (PRJ 3), Cantagalo (PRJ 4), Fazenda Paraguá (PRJ 5), Belford (PRJ 6), Cachoeira (PRJ 7), Pedra Pintada (PRJ 8) y Foz do Breu (PRJ 9).

#### **Localidad (PRJ 1) Museu**

(Figura 4.4)

Sección estratigráfica de 8 m de alto. La base del perfil está formada por 2 m de conglomerado con cementación carbonática con troncos fósiles y restos de vertebrados. Luego, aproximadamente 1,5 m de arenisca, seguido por 4,5 m de arcillita, blanca y roja.



**Figura 4.4.** Localidad fosilífera PRJ 1. 1- perfil estratigráfico, 2- vista panorámica de la localidad. Escala gráfica = 2 m.

### **Localidad (PRJ 2) Estirão do Mississippi**

(Figura 4.5)

La columna analizada consta aproximadamente de 11 m de potencia, y se encuentra en la parte superior del nivel del río. El lecho está formado por conglomerados oscuros y restos fósiles. Las estructuras litoestratigráficas son de difícil visualización, el afloramiento posee intercalaciones de sedimentos: arcilla gris y roja con un estrato basal arenoso, rica en hierro. En este perfil, las maderas fósiles fueron coleccionadas en la parte media del río, en conglomerados negros formando pequeñas islas.

### **Localidad (PRJ 3) Estirão do Besouro**

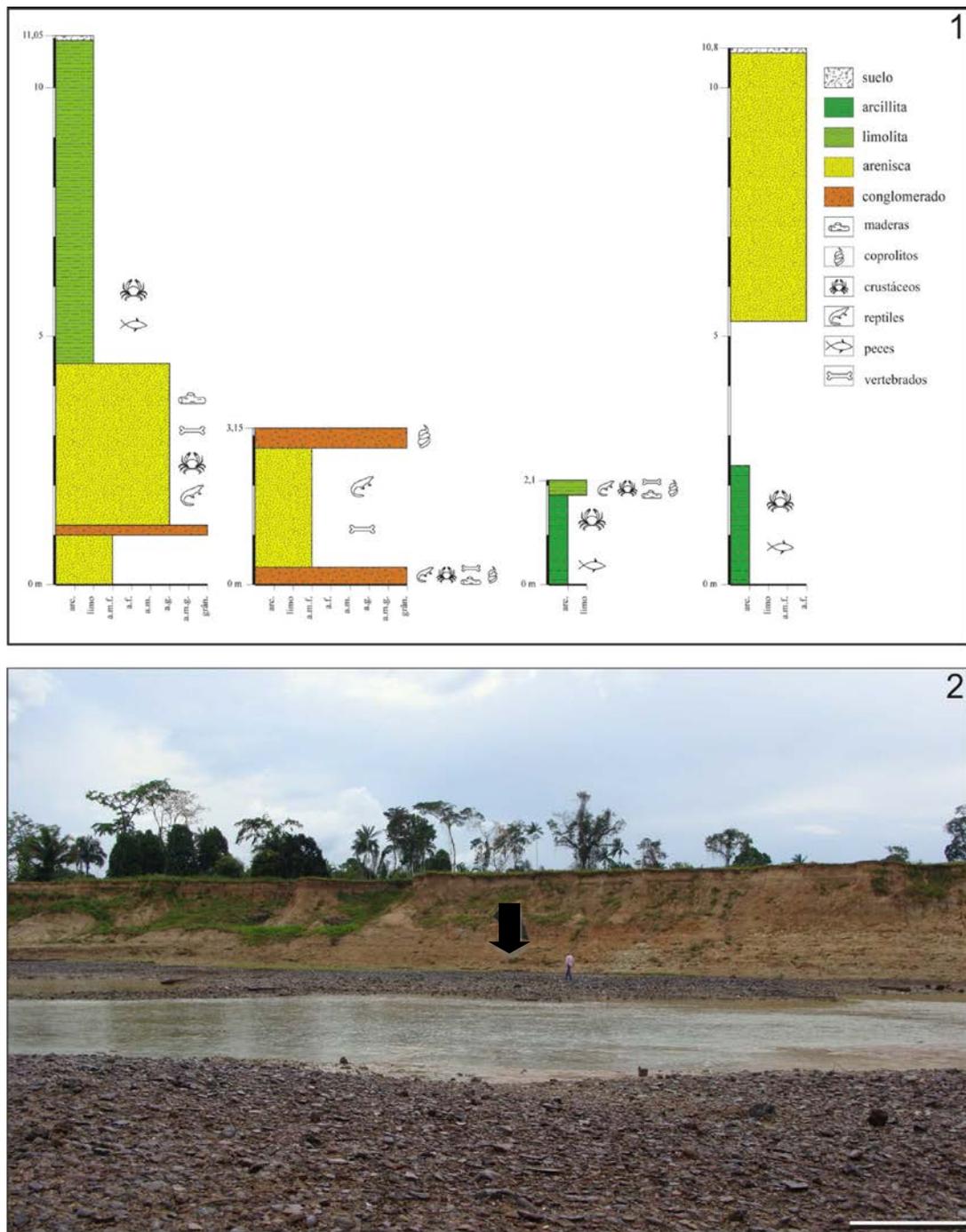
(Figura 4.6)

El perfil estratigráfico posee 16 m de alto, en la base el conglomerado mide aproximadamente 1 m y es allí donde se coleccionaron icnofósiles, crustáceos, coprolitos, troncos y vertebrados como tortuga. Por encima del conglomerado, hay 6 m de arcillita y posteriormente 6 m de arenisca y en el tope 3 m de arcillita.

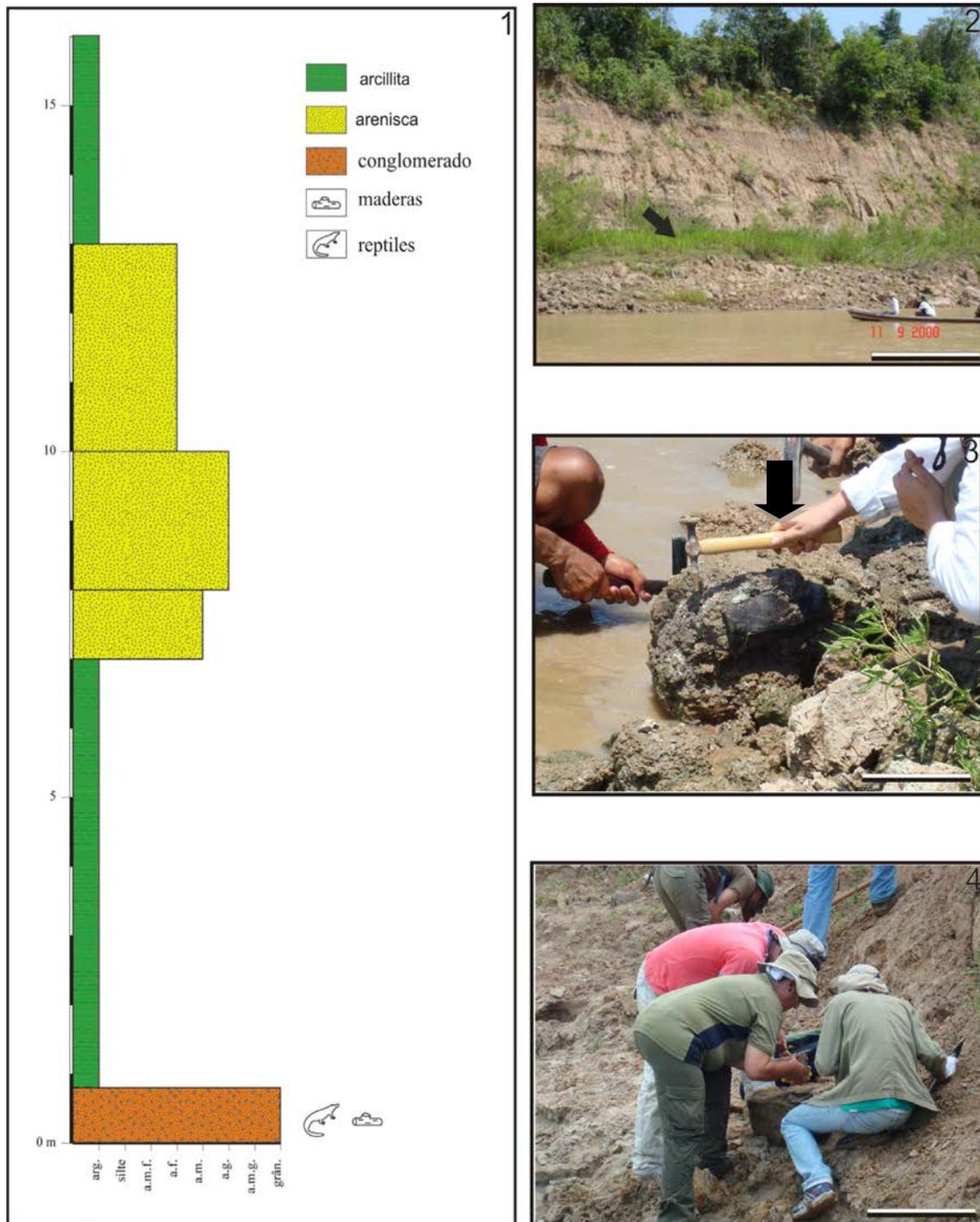
### **Localidad (PRJ 4) Cantagalo**

(Figura 4.7)

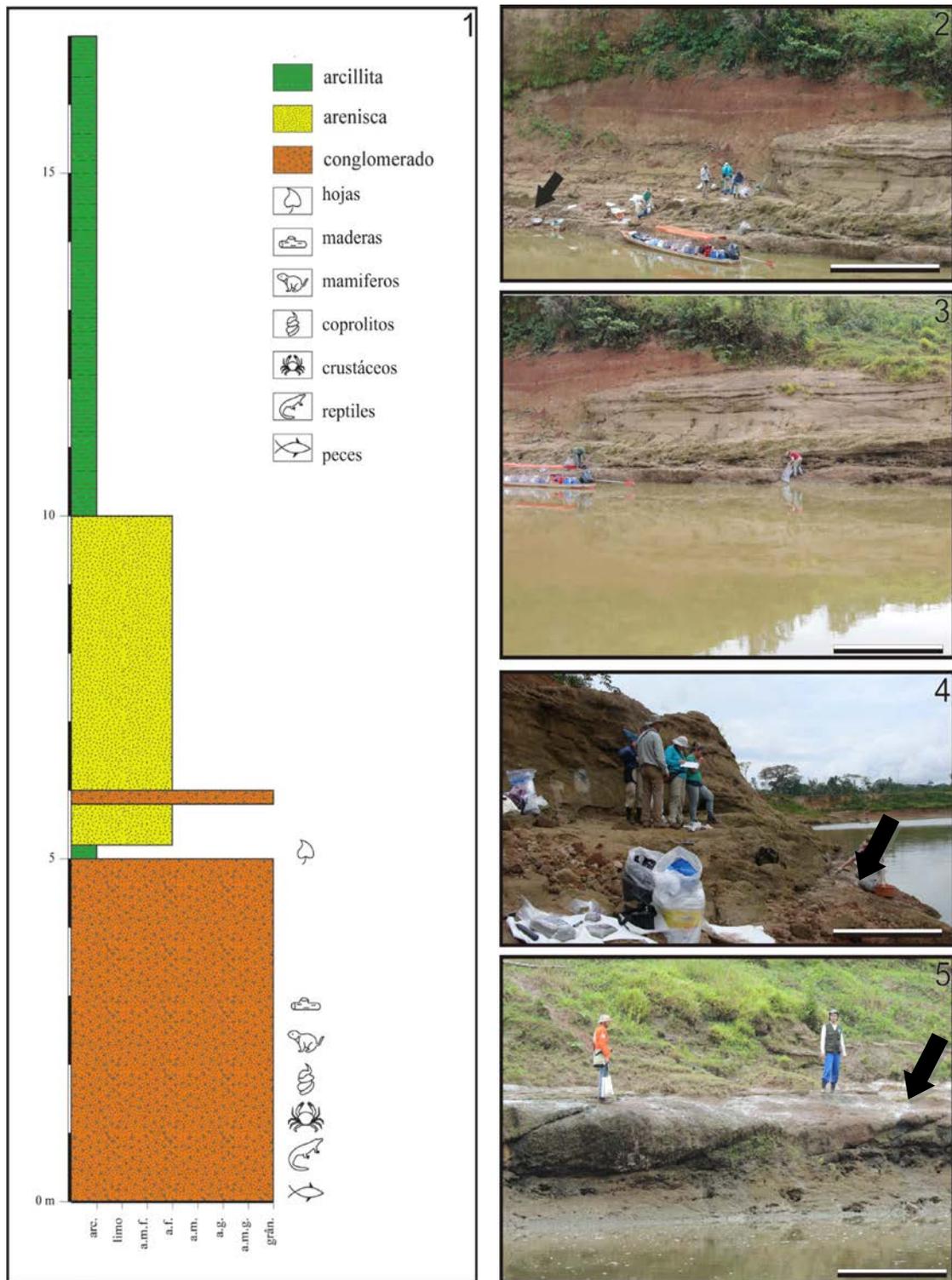
Sección estratigráfica de 17 m. La base de la sección está formada por aproximadamente 5 m de conglomerado con matriz arcillosa, seguida de una capa delgada de arcillita, posteriormente una sección de 0,5 m de arenisca. Por encima, continúa una delgada capa de aproximadamente 30 cm de conglomerado, luego 4 m de arenisca, donde se pueden observar barras de canal; en la parte superior la sección está formada por 6 m de arcilla. En esta localidad fueron encontrados materiales fósiles en el conglomerado de la base, como: madera, dientes de cocodrilo (*Purussaurus sp.*), placas de tortuga, coprólitos, hojas, micro dientes, vértebras de serpientes, y caparazón de *Chelus sp.*



**Figura 4.5.** Localidad fosilífera PRJ 2. 1- perfil estratigráfico, 2- vista panorámica de la localidad. Escala gráfica = 2 m.



**Figura 4.6.** Localidad fosilifera PRJ 3. 1- perfil estratigráfico, 2- vista panorámica. Escala 3 m, 3- vista de un conglomerado con fragmentos de vertebrados, 4- colecta de material, 7-8. Escala gráfica = 1m.

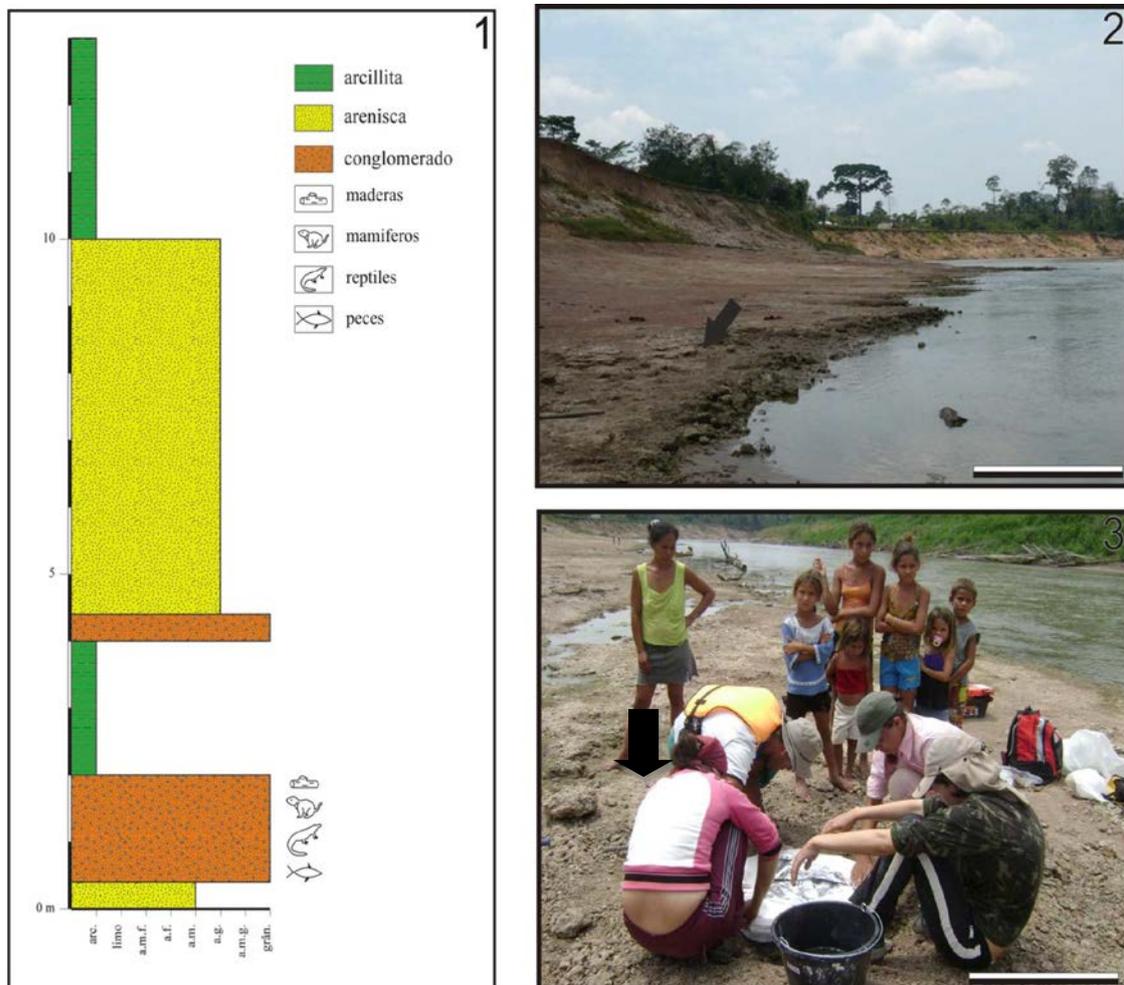


**Figura. 4.7.** Localidad fosilífera PRJ 4. 1- Perfil estratigráfico, 2 y 3- vista panorámica de la localidad (flecha) indica en nivel del conglomerado. Escala 4 m, 4 y 5- colecta de materiales (flecha) indica el conglomerado. Escala gráfica = 2 m.

**Localidad (PRJ 5) Fazenda Paraguá**

(Figura 4.8)

Perfil estratigráfico con 13 m de altura. La base del perfil está formada con una capa de 0,5 m de limolita gris, seguido por una capa de casi 2 m de conglomerado. Arriba una capa de 2 m de arcilla roja (Puca), y más de 1m de arcilla con hierro. Está seguido de una delgada capa de 0,30 cm de conglomerado y aproximadamente 6 m de arena delgada con hierro y la parte superior está formada por una capa de 2 m de paleosuelo. En este afloramiento se coleccionaron plastrón de tortuga “*in situ*”, diente de cocodrilo, fragmentos de huesos largos “*in situ*”, fragmentos de cintura pélvica, placas de Gliptodontidae, diente de Astrapotheria, diente de pece dipnóico, y madera fósil.



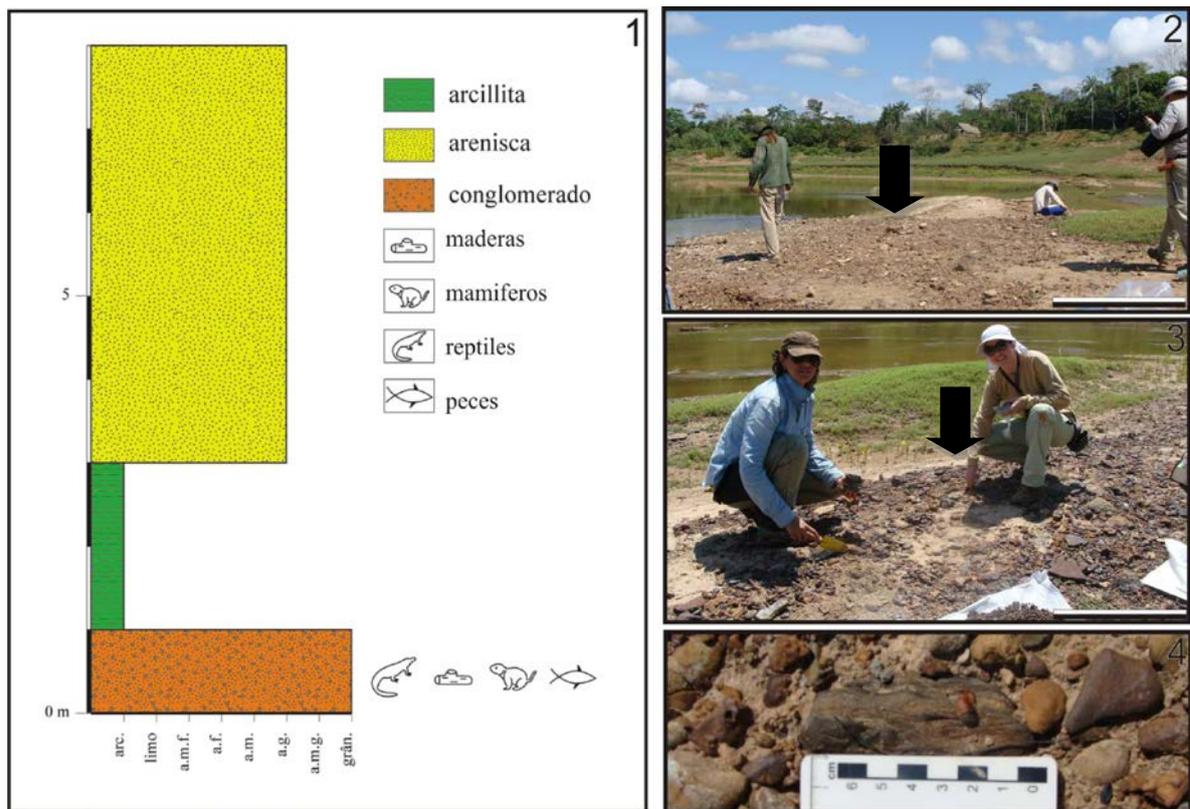
**Figura 4.8.** Localidad fosilífera PRJ 5. **1-** Perfil estratigráfico, **2-** vista panorámica del afloramiento (flecha) indica el conglomerado, **3-** colecta de material. Escalas gráficas: en 2 = 2 m y en 3 = 1m.

### Localidad (PRJ 6) Belford

(Figura 4.9)

Sección estratigráfica con 8 m. La base está formada por 1 m de conglomerado, seguido por 2 m de arcillita y el tope con aproximadamente 5 m de arenisca.

En el conglomerado fueron hallados fósiles de dientes de Astrapotheria, Notoungulados, fragmentos de varios peces, vértebra de Colubridae, dientes de diversos cocodrilos, fragmentos de tortuga, placas de gliptodonte y madera.



**Figura. 4.9.** Localidad fosilífera PRJ 6. 1- Perfil estratigráfico, 2 y 3 vista general de la localidad. Escala gráfica = 1 m, 19- fragmento de madera fósil.

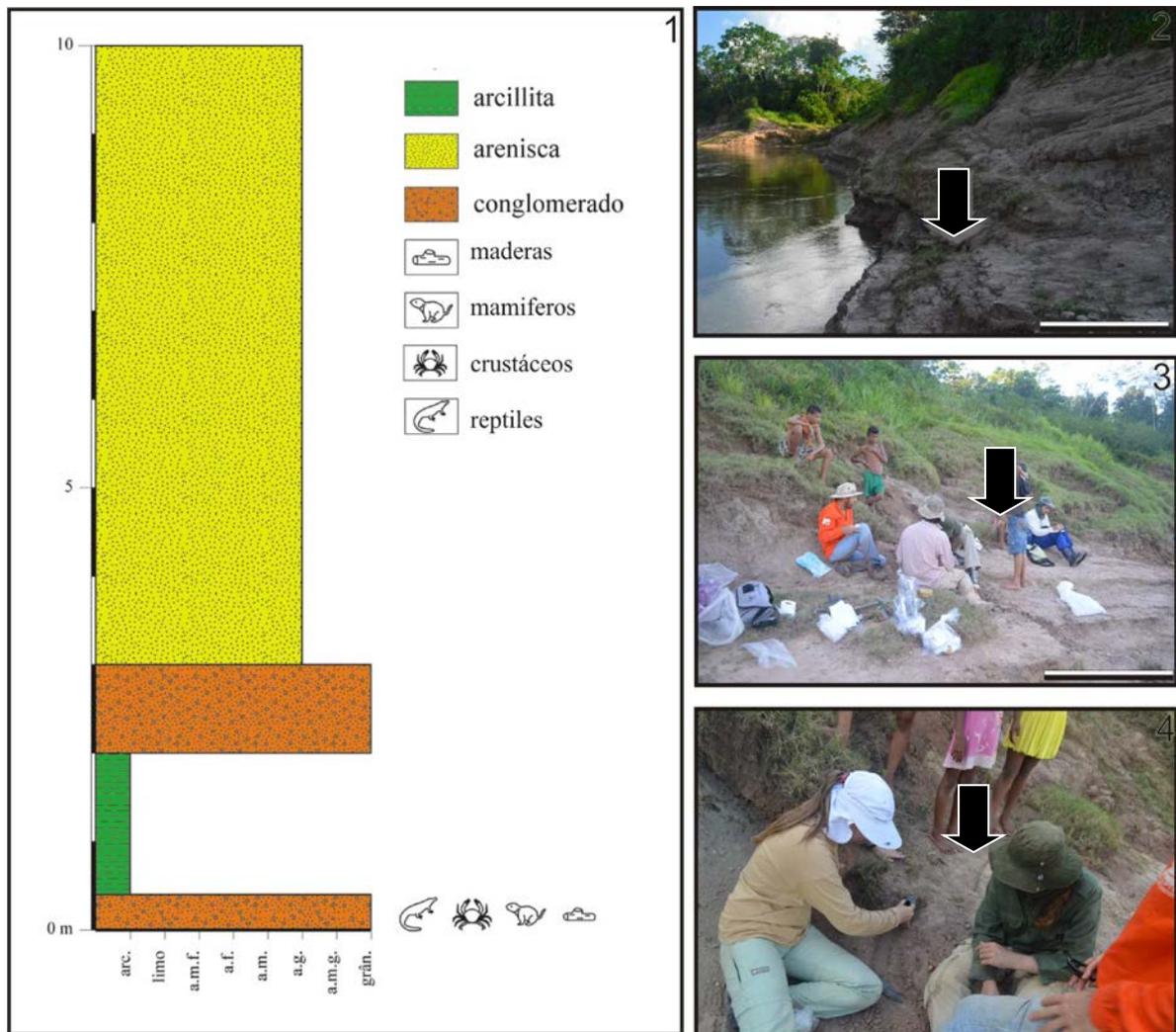
### Localidad (PRJ 7) Cachoeira

(Figura 4.10)

Perfil estratigráfico con 10 m de altura. La base del perfil está formada por una capa de 0,30 cm de conglomerado, seguido por 1,5 m de arcilla roja (Puca), a continuación más de 1 m de conglomerado oscuro. Posteriormente una capa de 7 m de arenisca con hierro.

En esta localidad se coleccionaron en el conglomerado basal fragmentos de Bradypodidae; dientes de Notoungulados; crustáceos; vértebra de Xenathra; dientes de

cocodrilos; fragmentos de tortuga; fragmentos de troncos; dientes de cetáceos; vértebras de cocodrilos; dientes de Astrapotheria y dientes de Tapir.

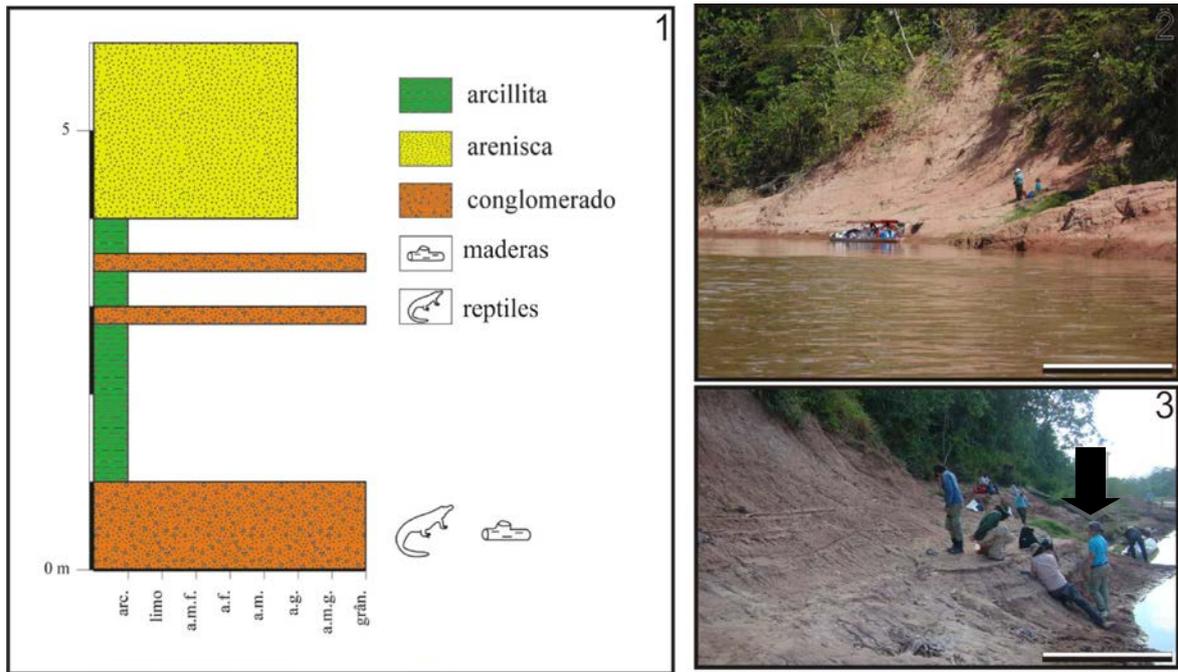


**Figura 4.10.** Localidad fosilifera PRJ 7. 1- Perfil estratigráfico, 2- vista general de la localidad, 3 y 4- colecta de material. Escala gráfica = 2 m.

### Localidad (PRJ 8) Pedra Pintada

(Figura 4.11)

Perfil estratigráfico de 6 m de altura. La base del perfil está constituida por 1 m de conglomerado con cementación carbonática donde se coleccionaron reptiles y madera. Seguido por una capa de 3 m de arcilla roja (puca) y la parte superior formada por arcillita con hierro y el tope formado por 2 m de arenisca.

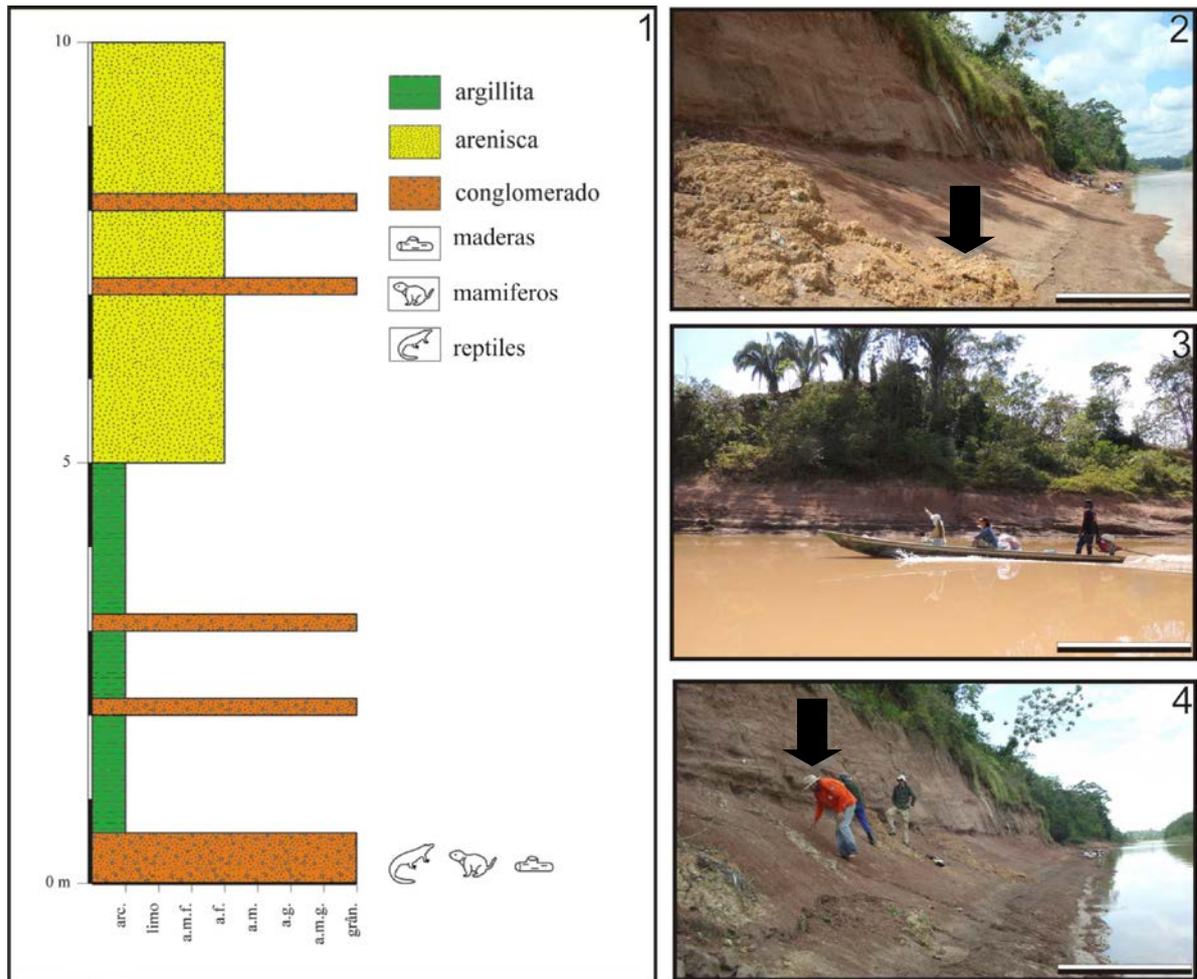


**Figura 4.11.** Localidad fosilifera PRJ 8. 1- Perfil estratigráfico, 2- vista general de la localidad, 3- colecta de material. Escala gráfica = 2 m.

### Localidad (PRJ 9) Foz do Breu

(Figura 4.12)

Perfil Estratigráfico de 10 m de altura. La base del perfil está constituida por 0,30 cm de conglomerado, seguidos de 1,30 m de arcilla, alternando con 0,20 cm de conglomerado, más 0,80 cm de arcillita, más 0,20 cm de conglomerado, más 1,80 m de arcillita roja (Puca), después más 2 m de arenisca, más 0,20 cm de conglomerado, más 0,80 cm de arenisca, más 0,20 de conglomerado y por último 1,80 de arenisca en el tope. Algunos de los fósiles coleccionados en el conglomerado basal son: placas de tortuga, madera fósil, fragmentos de réptiles, dientes de Astrapotheria y Notoungulados.



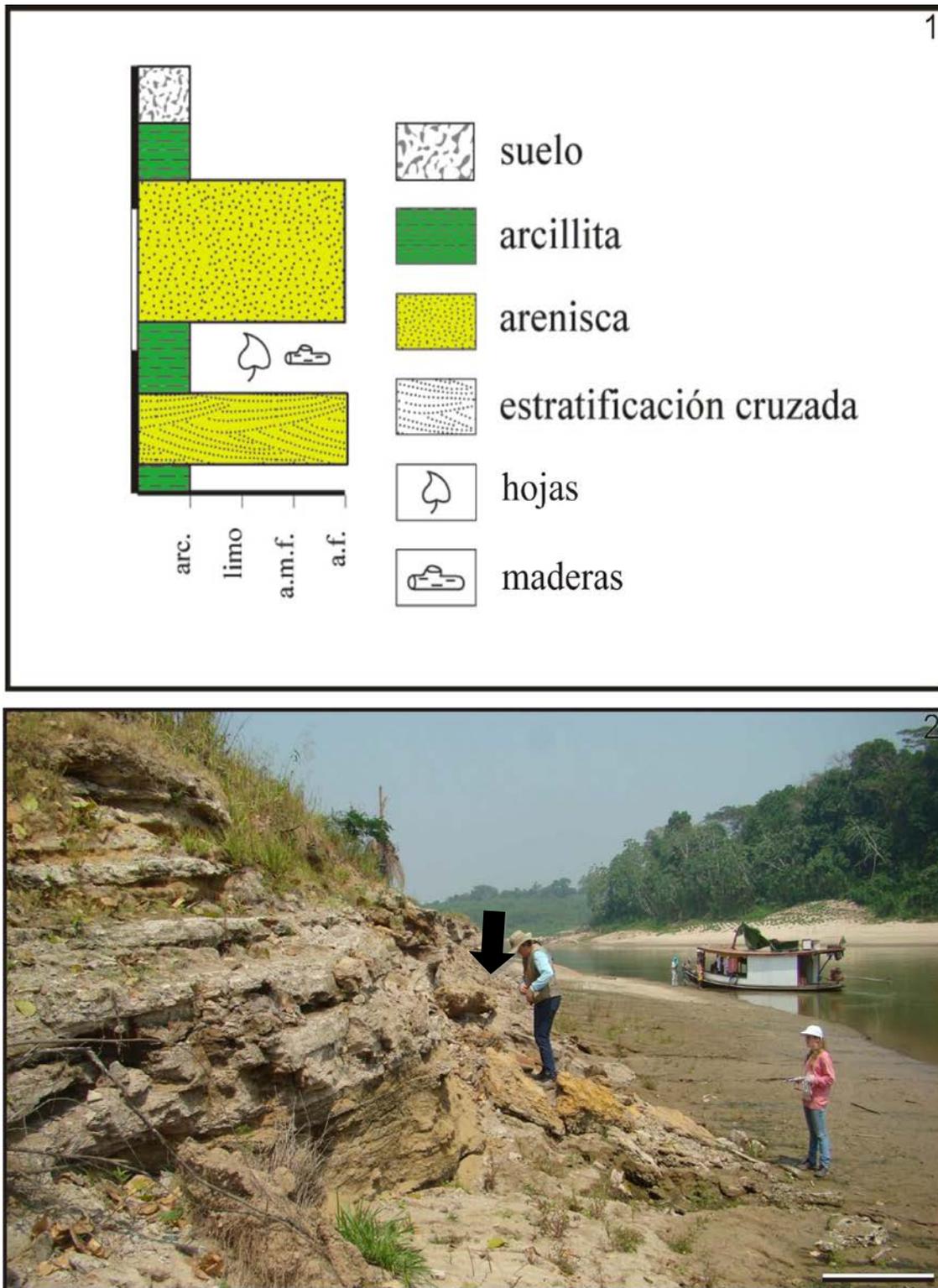
**Figura 4.12.** Localidad fosilífera PRJ 9. 1- Perfil estratigráfico, 2, 3 y 4 vista panorámica de la localidad. Escala gráfica = 2 m.

#### 4.4.2-Perfiles estratigráficos de afloramientos en río Envira.

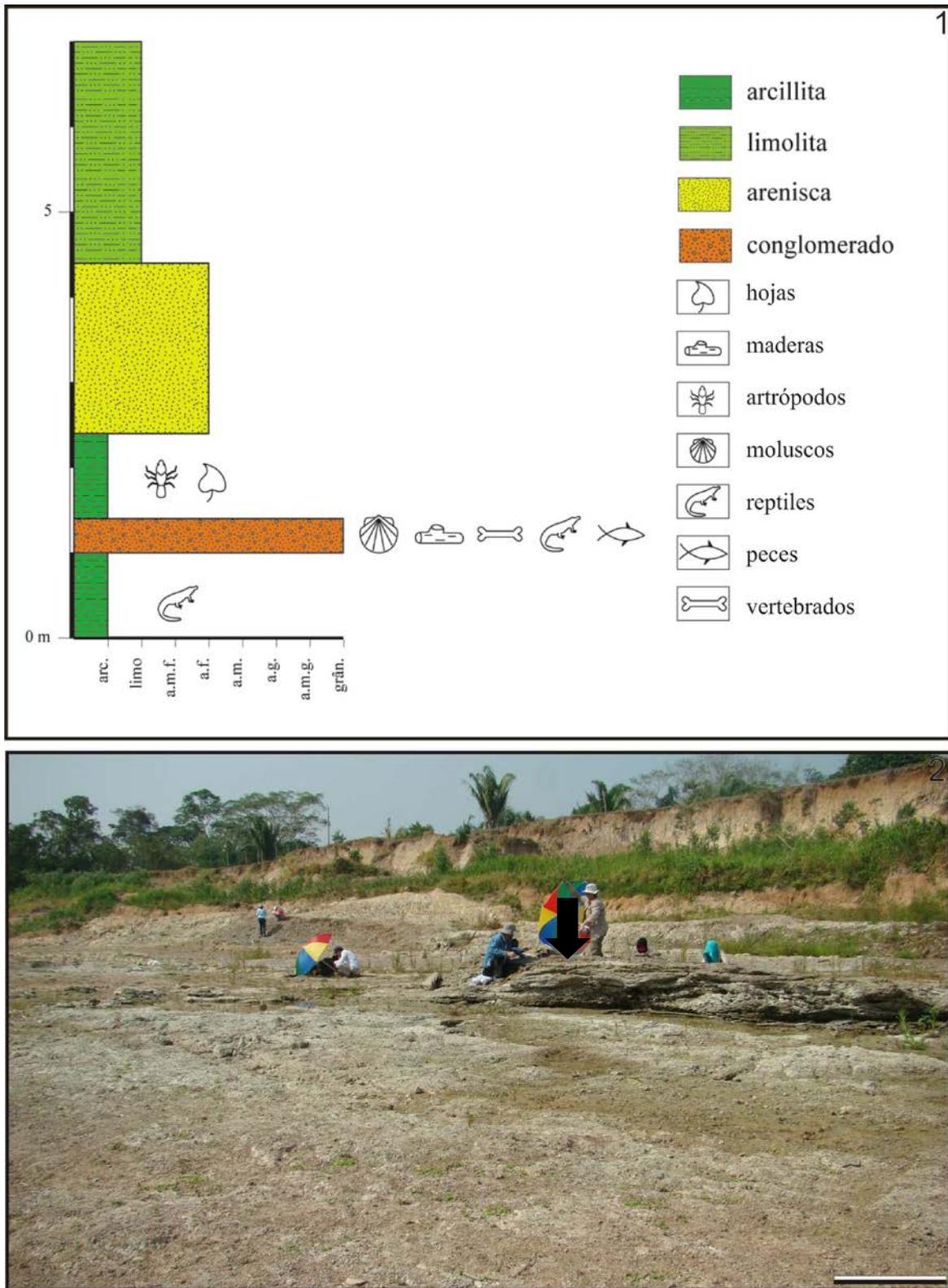
##### Localidad PRE 04 Río Envira

(Figura 4.13)

Perfil estratigráfico con aproximadamente 3 m de altura. La base está constituida por una delgada capa de arcillita (lutita carbonosa con muscovita), seguida de aproximadamente 1 m de arenisca fina con estratificación cruzada acanalada de pocos centímetros y de color verde. Seguida de una capa de 0,30 cm de arcillita gris con piritita, donde se coleccionaron hojas y maderas. Por encima, una capa de 1,5 m de arenisca fina con estratificación incipiente y la capa superior con 1 m de arcillita verdosa y paleosuelo.



**Figura. 4.13.** Localidad fosilífera PRE 04. 1- Perfil estratigráfico, 2- vista general de la localidad, la flecha indica el nivel de arcillita con hojas y maderas. Escala gráfica = 2 m.



**Figura 4.14.** Localidad fosilífera PRE 06. 1- Perfil estratigráfico, 2- vista panorámica de la localidad, la flecha indica el nivel de conglomerado donde se coleccionan las maderas y otros fósiles. Escala gráfica = 2 m.

## **PRE 06 Río Envira**

(Figura 4.14)

Perfil Estratigráfico con aproximadamente 6 m de altura. La base está constituída por 1 m de arcillita gris, seguido por una capa de aproximadamente 0,30 m de conglomerado con gravas y gránulos mal seleccionados, subangulosos, grisáceos con matriz arenosa. A continuación 1,5 m de arcillita gris clara con muscovita y estructura maciza, seguida por una capa de 2,3 m de arenisca fina con estructura maciza y la parte superior está formada por casi 2 m de limolita rosada. En este afloramiento fueron colectados: moluscos, maderas, aves, réptiles y peces.

### **4.4.3-Perfiles estratigráficos de afloramientos en Ruta BR-364,**

#### **Localidad ponto 9 (Município de Feijó)**

(Figura 4.15)

Aspectos generales de la región entre Tarauacá y Feijó:

Este punto fosilífero aflora sobre la ruta BR-364, ubicada entre los municipios de Feijó y Tarauacá (ver Figura 2.3 en el cap. 2). En esta localidad no se ha confeccionado perfil estratigráfico porque las maderas fósiles fueron halladas “*in situ*” en la base, del corte de la ruta de referencia (Figura 4.15). Pero las localidades más cercanas a ella están formadas por sedimentos como arcillitas con intercalaciones de limolitas, areniscas calcáreas y material carbonoso descritas por Oliveira (2013) para afloramientos de esta formación en la ruta BR-364.



**Figura. 4.15.** Localidad fosilífera Punto 9 Br-364, entre los municipios de Feijó y Tarauacá. 1- vista general de la localidad, escala gráfica = 1 m. 2, 3 y 4, colecta de maderas fósiles, escalas gráficas = 0,30 cm.

---

## 4.5-Interpretación geológica de la Formación Solimões en la Cuenca de Acre (Juruá, Envira y Ruta BR-364)

Los sedimentos terciarios que afloran en la Formación Solimões fueron depositados por un complejo sistema de “*megafan*” originario de los Andes peruanos. Este sistema complejo de “*megafan*” representa una respuesta sedimentaria a la fase Quechuá, ocurrida en los Andes durante el Mioceno Medio-Superior. Los sedimentos fueron acumulados en la Cuenca sedimentaria del Amazonas Sur-Occidental (Latrubesse *et al.*, 1997).

El estado de Acre se caracteriza por un paisaje fluvial diseccionado, causado por incisión en la parte superior de los depósitos de la Formación Solimões. Los afloramientos analizados por Räsänen *et al.*, (1995), e investigado por Latrubesse *et al.*, (2007), afloran a lo largo de riberas de los ríos y rutas. El relieve en esta región, entre las partes más altas de los niveles de suelo y del paisaje del valle, no es superior a aproximadamente 80 m.

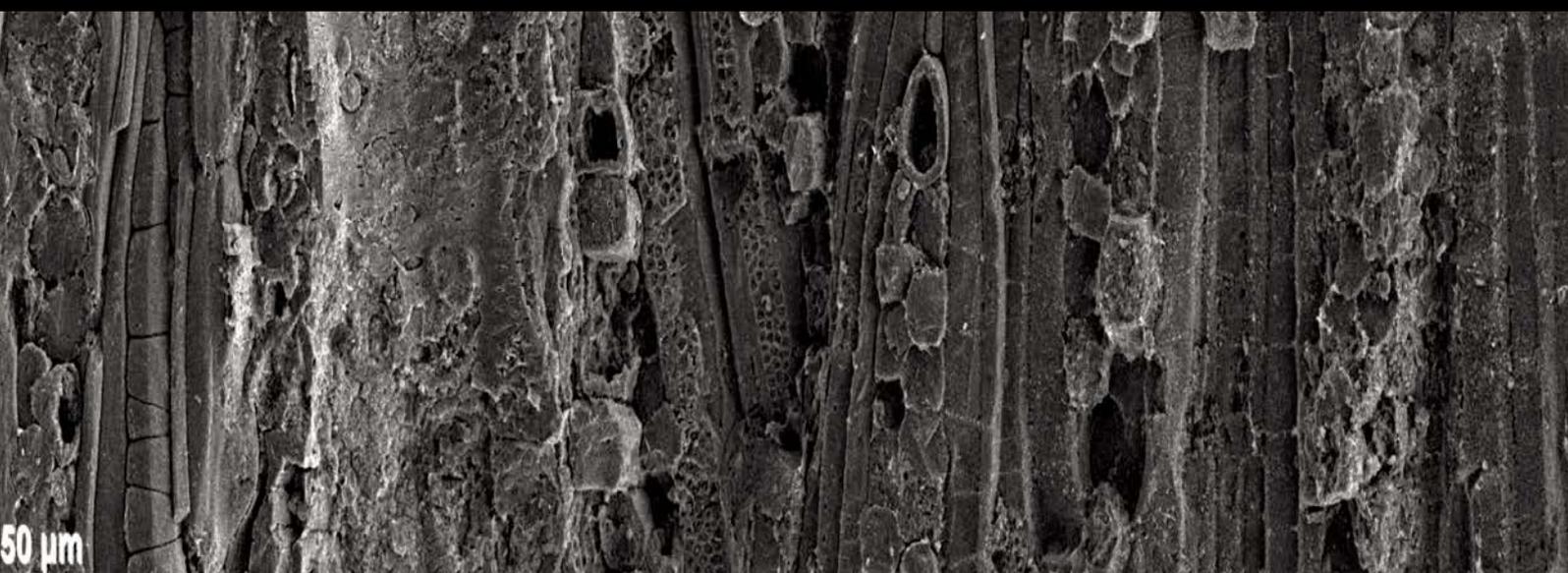
A lo largo de las orillas de los ríos: Acre, Iaco, Purus, Juruá y Moa y en los cortes de carretera (ruta, br-364), Latrubesse *et al.*, (2007) identificaron dos conjuntos principales de facies: una facies de canal dominante y una facies de baja energía (llanura de inundación-lacustre) (Latrubesse *et al.*, 2007).

La facies de canal se compone típicamente de areniscas pardo rojizas a pardas), arena limosa y arena arcillosa, y capas fangosas intraformacionales. Está dominado por estructuras de acreción lateral y canales abandonados, y muestran características onduladas y estratificaciones cruzadas. La facies de baja energía se compone principalmente de arcilla verde a verde grisácea y arcilla limosa, interpretada como sedimentos depositados en un ambiente de llanura de inundación / lacustre / ambiente palustre. Estos sedimentos muestran estructura masiva y laminación en algunos casos. Paleosuelos están señalados por la presencia de horizontes nodular, rizolitos, moldes de raíces, grietas de desecación y estructuras moteadas. En algunos otros sedimentos lacustres también se encuentran estructuras convolutas. Las diferencias en color varían desde verde y gris verdoso a rojo pálido, pueden ser atribuidas en la profundidad y oxigenación del agua. Las capas con lignito son escasas en los sedimentos lacustres pantanosos que afloran en el Acre. Sin embargo, en algunas localidades tales como el río Acre superior, es posible hallar madera fosilizada y otro tipo de materia orgánica y pirita asociada a fragmentos leñosos o capas orgánicas. En ambos conjuntos de facies se observan huesos fosilizados, venas de yeso y concreciones calcáreas. Los sedimentos son ricos en huesos de vertebrados autóctonos y paraautóctonos, como también huesos y valvas de invertebrados tales como bivalvos y gasterópodos. En algunos afloramientos se registraron abundantes coprolitos de cocodrilos (Latrubesse *et al.*, 2007).



## CAPÍTULO 5

# SISTEMÁTICA PALEOBOTÁNICA



50 µm

# Capítulo 5

## Sistemática Paleobotánica

En este capítulo se abordan las descripciones y clasificaciones sistemáticas realizadas en las maderas. Así también, se presenta un breve resumen sobre el origen, registro, distribución y sistemática de los grupos taxonómicos involucrados.

### Listado Sistemático

#### Clase Dicotyledoneae

Orden Sapindales

Familia **Anacardiaceae** Lindley R. Brown 1818

Género *Astronioxylon* Suguio y Mussa 1978

*Astronioxylon sp. nov.*

Familia **Sapindaceae** Jusseau. 1789

Género *Sapindoylon lamegoi* Mussa 1959

*Sapindoylon lamegoi* Mussa 1959

Orden Fabales Bromhead 1838

Familia **Leguminosae** Lindley 1836

Subfamilia **Mimosoideae** Lindley 1836

*Xilotipo1 gen. y sp. nov.*

Subfamilia **Caesalpinoideae** Lindley 1836

Género *Zollernioxylon* Mussa 1959

*Zollernioxylon tinocoi* Mussa 1959

*Caesalpinoideae Xilotipo 2*

Subfamilia **Papilionoideae** Lindley 1836

Género *Swartzioxylon* Delteil-Desneux 1980

*Swartzioxylon naraense* Delteil-Desneux  
1980

Orden Ericales

Familia **Lecythidaceae** Richard 1825

Género *Carinianoxylon* Selmeier 2003

*Carinianoxylon brasiliense* Selmeier  
2003

Género *Lecythioxylon* Milanez 1935

*Lecythioxylon sp.nov.*

Familia **Sapotaceae** Jussieu 1789

Género *Manilkaroxylon* Grambast-Fessard  
1968

*Manilkaroxylon sp. nov.*

Orden Myrtales

Familia **Combretaceae** R. Brown 1810

Género *Terminalioxylon* Schönfeld 1949

*Terminalioxylon erichsenii* Mussa 1958

Familia **Myrtaceae** Jussieu 1789

*Myrtaceae xilotipo 1*

Orden Oxalidales

Familia **Elaeocarpaceae** Jussieu 1816

Género *Elaeocarpoxyton* (Prakash y Dayal  
1963) Prakash y Tripathi 1973

*Elaeocarpoxyton sp. nov.*

Orden Malpighiales

Familia **Humiriaceae** Jussieu 1829

*Humiriaceae Xilotipo 1 gen. y sp. nov.*

Familia **Calophyllaceae** J. Agardh 1858

Género *Calophylloxylon* Lakhanpal y Awasthi 1965

*Calophylloxylon einoxyllum* Prakash y Awasthi  
1969

## Clase **Monocotyledoneae**

Orden Arecales Bromhead 1840

Familia **Arecaceae** Berchtold y J. Presl 1820

## 5.1 Descripción Sistemática

Clase **Dicotyledoneae**

Orden **Sapindales** Berchtold y J. Presl 1820

Familia **Anacardiaceae** R. Brown 1818

Género *Astronioxylon* Suguio y Mussa 1978

**Especie tipo.** *Astronioxylon mainieri* Suguio y Mussa, 1978, p28-30, figs. 1-4

*Astronioxylon sp. nov.*

Láminas (5.1-5.2)

**Afinidad botánica.** Anacardiaceae. *Astronium* Jacquin

**Materiales estudiados y localidades.**

**De referencia.** LPP-CZS 0066 PRJ 1

**Adicionales.** 0008 PRJ 2 y 0182 Br- 364 p. 9

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, y ruta Br- 364, Acre, Brasil

### **Descripción**

Fragmento de estructura secundaria del xilema preservada con aproximadamente 20 cm de largo. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa y no presentan un patrón de distribución. Los vasos son de contorno circular. Los elementos de vasos son predominantemente solitarios (70%), pero, también se observan múltiples de 2 (20%), y 3 (10%). Los vasos poseen un diámetro tangencial de 133  $\mu\text{m}$  (82-190), y con una densidad media de 18 vasos por  $\text{mm}^2$  (láminas 5.1, 1, 2 y 5.2, 1). La mayoría de los vasos presentan un contenido oscuro y tilosis. Los elementos de vasos son de trayecto rectilíneo, son cortos, con una longitud de 285  $\mu\text{m}$  (137-432), (lámina 5.1, 3), presentan paredes terminales rectilíneas a oblicuas y placas de perforación de tipo simples. Las puntuaciones intervasculares son alternas, de pequeñas a medianas, con abertura lenticular inclusa, circulares y con diámetro de 4,5  $\mu\text{m}$  (3-6) (lámina 5.2, 1). Traqueidas vasculares/vasicéntricas presentes (lámina 5.2, 2). Las fibras son simples, no septadas, con paredes gruesas y lumen 9  $\mu\text{m}$  (6-11) de diámetro, (láminas 5.1, 2 y 5.2, 2). El parénquima axial es paratraqueal escaso (lámina 5.1, 1, 2). Los radios son numerosos, se encuentran en

un promedio de 10 (8-12) por mm lineal, son heterogéneos, constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, uniseriados a triseriados, mayormente biseriados y triseriados, son lineales, tipo I y II B de Kribs (láminas 5.1, 3 y 5.2, 3, 4, 5), presentan una altura de 327 $\mu$ m (205-433) y 46 $\mu$ m (31-73) de ancho, y la altura en número de células es de 14 (10-21) (láminas 5.1, 3, 4 y 5.2, 3, 4, 5). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares y aparentemente simples, redondeadas o angulares. Poseen canales esquizógenos en los radios, un canal por radio (lámina 5.2, 5, 6). Presentan cristales prismáticos romboidales en las células cuadradas superiores de los radios, formando idioblastos (lámina 5.2, 3).

### Discusión

Metcalf y Chalk (1950), Terrazas (1994) y León (2003) puntualizan que las características más comunes entre los géneros de Anacardiaceae son: porosidad difusa; vasos solitarios y múltiples radiales, sin patrón definido de disposición; puntuaciones intervasculares alternas, circulares a ovaladas, ocasionalmente poligonales, no ornadas; placas de perforación simples, puntuaciones radiovasculares distintas a las intervasculares; tilosis presentes; parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico, o aliforme o con bandas irregulares o terminales en algunos géneros; radios heterogéneos con canales esquizógenos; menores que 1 mm de altura; presencia de cristales y traqueidas vasculares.

Mitchell y Mori (1987) establecieron cinco tribus: Anacardieae, Spondiadeae, Semecarpeae, Rhoeeae y Dobineae. León, (2003) estudió la anatomía de diecisiete Anacardiaceas de Venezuela, donde, distinguió dos grupos principales de especies:

*Grupo I:* especies con canales radiales: *Astronium graveolens*, *A. obliquum*, *A. ulei*, *Camptosperma gumifera*, *Cyrtocarpa velutinifolia*, *Loxopterygium sagotii*, *Spondias lutea*, *S. mombin*, *Tapirira guianensis*, *T. obtusa* y *Thyrsodium spruceanum*.

*Grupo II:* especies sin canales: *Anacardium excelsum*, *A. spruceanum*, *Mangifera indica*, *Mauria heterophylla*, *Ochoterena colombiana*, *Rhus striata*

Además, León, (2003) observó que el 76,47 % de las 17 especies mencionadas arriba, presentan cristales sólo en las células parenquimáticas radiales. Otro carácter anatómico frecuente es la presencia de parénquima radial disyuntivo, en 70,59 % de las

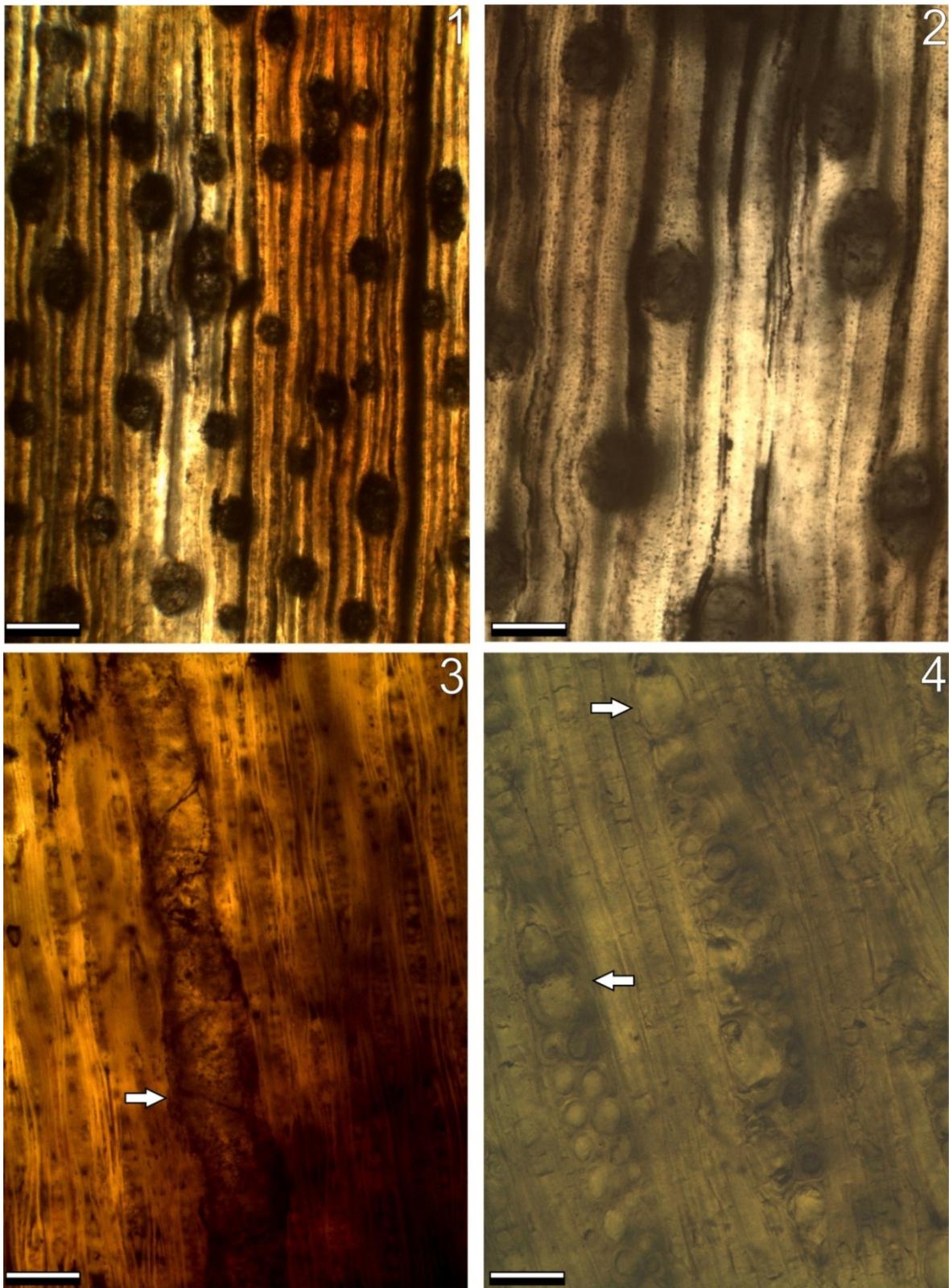
especies; pero está completamente ausente en las especies pertenecientes a los géneros *Astronium* y *Spondias*.

Todos estos caracteres mencionados en cuanto a presencia o ausencia señalan que los ejemplares fósiles analizados están estrictamente relacionados con la familia Anacardiaceae, y más precisamente con *Astronium* Jacquin, ya que comparten los siguientes rasgos anatómicos diagnósticos: diámetro de los vasos, densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, presencia de canales radiales y tipo de radios, escasez de parénquima y las fibras no septadas y cristales prismáticos en las células superiores de los radios.

### **Comparación**

Las maderas fósiles de Anacardiaceae tienen un registro desde el Neógeno y la mayoría de los registros provienen de Asia, África, Sudamérica e India. En la literatura existen diversos géneros asignados a esta familia, entre los que se encuentran: *Rhodium* Unger 1850, *Anacardioxylon* Felix 1882, *Glutoxylon* Chowdhury 1936, *Schinoxylon* Krüse 1954, *Edenexylon* Krüse 1954, *Mangiferoxylon* Awasthi 1966, *Lanneoxylon* Prakash y Tripathi 1967, *Swintonioxylon* Prakash y Tripathi 1968, *Astronioxylon* Suguio y Mussa 1978, *Schinopsixylon* Lutz 1979 y *Astroniumxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 (tomado del listado de Gregory *et al.* 2009). Por su parte, *Anacardioxylon* es un género muy amplio, ya que reúne prácticamente todas las características anatómicas de todos los géneros que comprenden la Familia Anacardiaceae (Lutz, 1979; Brea, *et al.*, 2001).

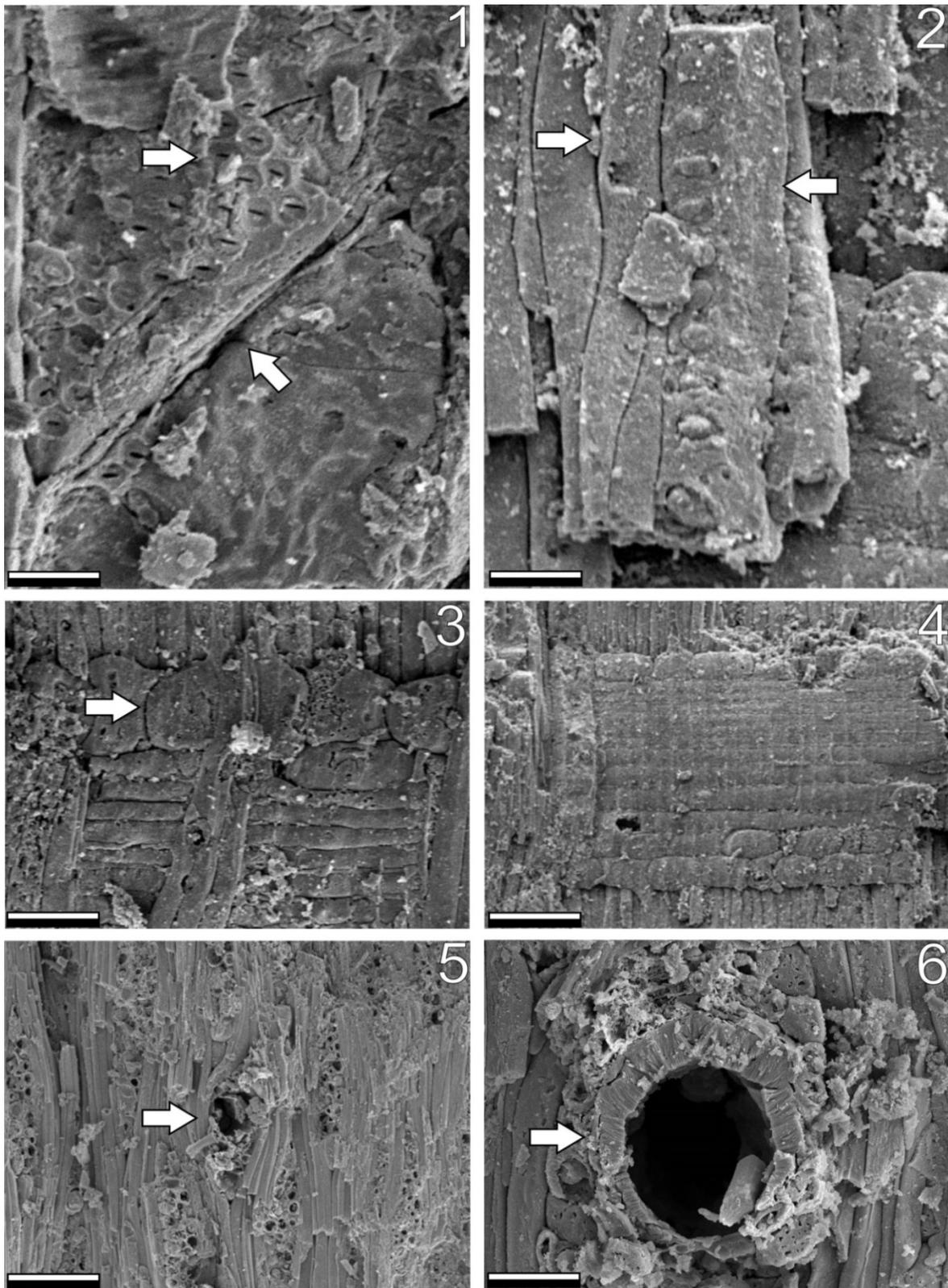
Los ejemplares fósiles poseen afinidad estrecha con el género actual *Astronium*, por la presencia de caracteres como: vasos solitarios y múltiples de 2, 3 y 4, tilosis; puntuaciones intervasculares alternas; placas de perforación simples; fibras simples; radios de 1 a 5 seriados, siendo del tipo Heterogéneo II B de Kribs, algunos radios presentan canales esquizógenos y cristales romboidales en las células terminales y parénquima axial escaso (Tabla 5.1.B).



**Lámina 5.1.** *Astronioxylon sp. nov.* MO. 1-2 CT. Distribución de los vasos, vasos solitarios, parénquima axial escaso y presencia de tilosis en los vasos. Escala 100  $\mu\text{m}$  y 50  $\mu\text{m}$ . 3. CLR. Elementos de vasos cortos (flecha), de trayecto rectilíneo. Escala 100  $\mu\text{m}$ . 4. CLT. Radios heterogéneos 1-3 seriados y cristales en las células superiores (idioblastos) (flechas). Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . (LPP-CZS 0066).

En la literatura, existen dos géneros fósiles, para establecer la afinidad con *Astronium*, estos son: *Astronioxylon* Suguio y Mussa 1978 y *Astroniumxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001. La distinción entre estos dos géneros están dadas por el tipo de parénquima axial, radios y número de canal por radios (Tabla 5.1.A) y de acuerdo con estas características diagnósticas los ejemplares aquí estudiados son asignados sin dudas a *Astronioxylon*.

En la tabla 5.1.B, se comparó el espécimen de Amazonas con las especies descritas de *Astronioxylon* y *Astroniumxylon*. Se diferencia de *Astronioxylon mainieri* (Suguio y Mussa, 1978) porque éste posee fibras septadas, radios de 3 a 5 seriados y por la ausencia de cristales en las células radiales; y se diferencia de *Astroniumxylon portmannii* Brea, Aceñolaza y Zucol, 2001 por tener mayor densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, parénquima escaso, radios 1-3 seriados y 1 canal por radio; de *Astroniumxylon bonplandinum* Franco, 2009 por la densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, y por el parénquima; y de *Astroniumxylon parabalansae* (Franco y Brea, 2008) por el tipo de parénquima y radios, y porque presenta 2 canales por radio. De esta comparación realizada surge que el ejemplar analizado corresponde a una nueva especie (Tabla 5.1.B).



**Lámina 5.2.** *Astronioxylon sp. nov.* MEB. **1.** Vasos con placas de perforación simples (flecha) y puntuaciones intervasculares alternas con aberturas lenticulares (flecha). Escala 20  $\mu\text{m}$  **2.** Traqueídas vasculares/vasicentricas y fibras (flechas). Escala 20  $\mu\text{m}$ . **3.** Detalle de los idioblastos (flecha). Escala 50  $\mu\text{m}$  **4.** Vista longitudinal radial de un radio. Escala gráfica = 100 $\mu\text{m}$ . **5.** Radios

heterogéneos 1-3 seriados y detalle de un radio con canal esquizógeno (flecha). Escala 50 µm. **6.** Detalle de un canal esquizógeno en el radio (flecha). Escala gráfica = 20 µm (LPP-CZS 0066).

| <b>Género</b>                       | <i>Astronioxylon</i> Suguio y Mussa 1978                     | <i>Astroniumxylon</i> Brea et al., 2001  |
|-------------------------------------|--|--|
| <b>Caracteres</b>                   |  |  |
| <b>Porosidad</b>                    | _____  | difusa   |
| <b>Disposición</b>                  | _____  | diagonal   |
| <b>Vasos</b>                        | solitarios y en series múltiples radiales<br>_____<br>cortos | solitarios, rara vez, en series múltiples radiales de 2-3 elementos.<br>escasos<br>cortos  |
| <b>Tilosis</b>                      | presente   | presente   |
| <b>Placas de perforación</b>        | Simples  | simples  |
| <b>Puntuaciones intervasculares</b> | alternas, medianas a grandes                                 | _____  |
| <b>Parénquima axial</b>             | paratraqueal axial vasicéntrico y escaso                     | escaso, apotraqueal, difuso-agregado y paratraqueal vasicéntrico completo de 3-7 hileras de células. parénquima axial confluyente escaso |
| <b>Fibras</b>                       | no septadas  | _____  |
| <b>Radios</b>                       | heterogéneos,<br>1 a 4 seriados                              | heterogéneos,<br>1-3 seriados y multiseriados de 4-7   |
| <b>Canal esquizógeno</b>            | 1 por radio  | 1-2 por radio  |

**Tabla 5.1.A.** Comparación de los principales caracteres anatómicos entre los géneros fósiles *Astronioxylon* y *Astroniumxylon*.

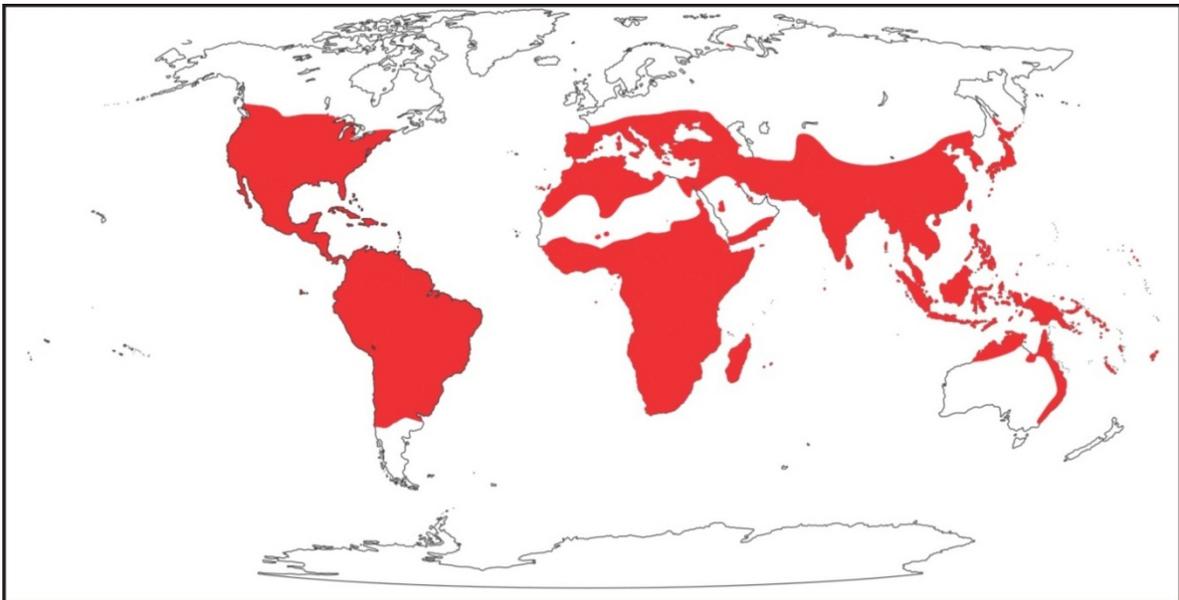
| Especie                            | Vasos                  | Fibras             | Parénquima   | Radios                    | Cristales | Canales                 |
|------------------------------------|------------------------|--------------------|--|---------------------------|-----------|-------------------------|
| <i>Astronioxylon mainieri</i>      | 15-18 mm <sup>2</sup>  | algunas septadas   | paratraqueal escaso  | 3 a 5 seriados            | —         | 1 canal por radio       |
| Suguio y Mussa 1978                | 40-60 μm               | cerca de los vasos |  |                           |           |                         |
| <i>Astroniumxylon portmannii</i>   | 3-10 mm <sup>2</sup>   | ?                  | paratraqueal vasicéntrico completo de 3 a 7 hileras de células y apotraqueal difuso y agregado | heterogéneos a 7 seriados | ausente   | 1 a 2 canales por radio |
| Brea <i>et al.</i> , 2001          | 90-150 μm              |                    |  |                           |           |                         |
| <i>Astroniumxylon bonplandinum</i> | 20 mm <sup>2</sup>     | ?                  | axial escaso, paratraqueal vasicéntrico, completo e incompleto                                 | heterogéneos 1-3 seriados | presentes | 1 por radio             |
| Franco 2009                        | 67-130 μm              |                    |  |                           |           |                         |
| <i>Astroniumxylon parabalansae</i> | 14 por mm <sup>2</sup> | no septadas        | axial escaso, paratraqueal vasicéntrico, completo e incompleto                                 | heterogéneos 1-5 seriados | presentes | 1 a 2 canales por radio |
| Franco y Brea 2008                 | 40-100 μm              |                    |  |                           |           |                         |
| <i>Astronium ulei</i>              | 7-13 mm <sup>2</sup>   | septadas           | paratraqueal escaso  | 1 a 3 seriados            | presentes | 1 por radio             |
| Mattick                            |                        |                    |  |                           |           |                         |
| <i>Astronioxylon sp. nov.</i>      | 18 mm <sup>2</sup>     | no septadas        | paratraqueal escaso  | 1 a 3 seriados            | presentes | 1 por radio             |
| LPP-CZS 0066-0008 y 0182           | 80-190 μm              |                    |  |                           |           |                         |

**Tabla 5.1.B.** Comparación de los principales caracteres entre las especies fósiles de *Astronioxylon* y *Astroniumxylon* y la actual *Astronium ulei*.

### **Familia Anacardiaceae**

La familia Anacardiaceae tiene una distribución pantropical (Figura 5.1), y está constituida por aproximadamente 73 géneros y 850 especies de amplia distribución a nivel mundial; incluye árboles, arbustos y lianas (Mabberley, 1990). Los integrantes de esta familia se agrupan en cinco tribus: Anacardiaceae, Spondiadeae, Semecarpeae, Rhoeae y Dobineae (Mitchell y Mori, 1987). Aproximadamente el 41% de sus géneros son nativos de América, el 77% de los géneros son endémicos al continente americano (Terrazas, 1994).

Las plantas de esta familia son de valor económico, producen frutos comestibles, gomas, resinas, taninos, tintes y maderas de importancia comercial (Dong y Baas, 1993). Esta es una de las familias más importantes de la flora Brasileña, porque producen además de especies maderables, frutos ampliamente utilizados en la culinaria regional (Paula y Alves, 2007) y está mayormente representada por los géneros: *Anacardium*, *Astronium*, *Tapirira*, *Schinopsis* y *Spondias*. El género *Astronium* se encuentra distribuido en toda la región Amazónica y habita en las selvas, son árboles de gran porte, y varían entre generalmente entre 15 y 20 metros pero pueden alcanzar hasta los 50m (Loureiro *et al.*, 2000; Lorenzi, 2002).



**Figura 5.1.** Mapa de distribución actual de la familia Anacardiaceae.

---

Familia **Sapindaceae** Jusseau 1789

Género **Sapindoxylon** Kräusel 1939

**Especie tipo.** *Sapindoxylon stromeri* Kräusel 1939

*Sapindoxylon lamegoi* Mussa 1959 emend (este trabajo)

Láminas (5.3, 5.4)

**Afinidad botánica.** Sapindaceae. *Matayba* Aublet y *Cupania* L.

**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0199 PRE 06

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Río Envira, Acre, Brasil

**Diagnosis específica enmendada.** Porosidad difusa; vasos pequeños a medianos, solitarios y múltiples radiales; con contenido oscuro semejante a goma/resina; placas de perforación simple; puntuaciones intervasculares alternas; parénquima paratraqueal desde escaso a aliforme y confluyente; fibras simples septadas; radios homocelulares, uniseriados, formados por células procumbentes; pueden presentar contenido oscuros en las células radiales o cristales, parénquima disyuntivo presente; estratificación ausente.

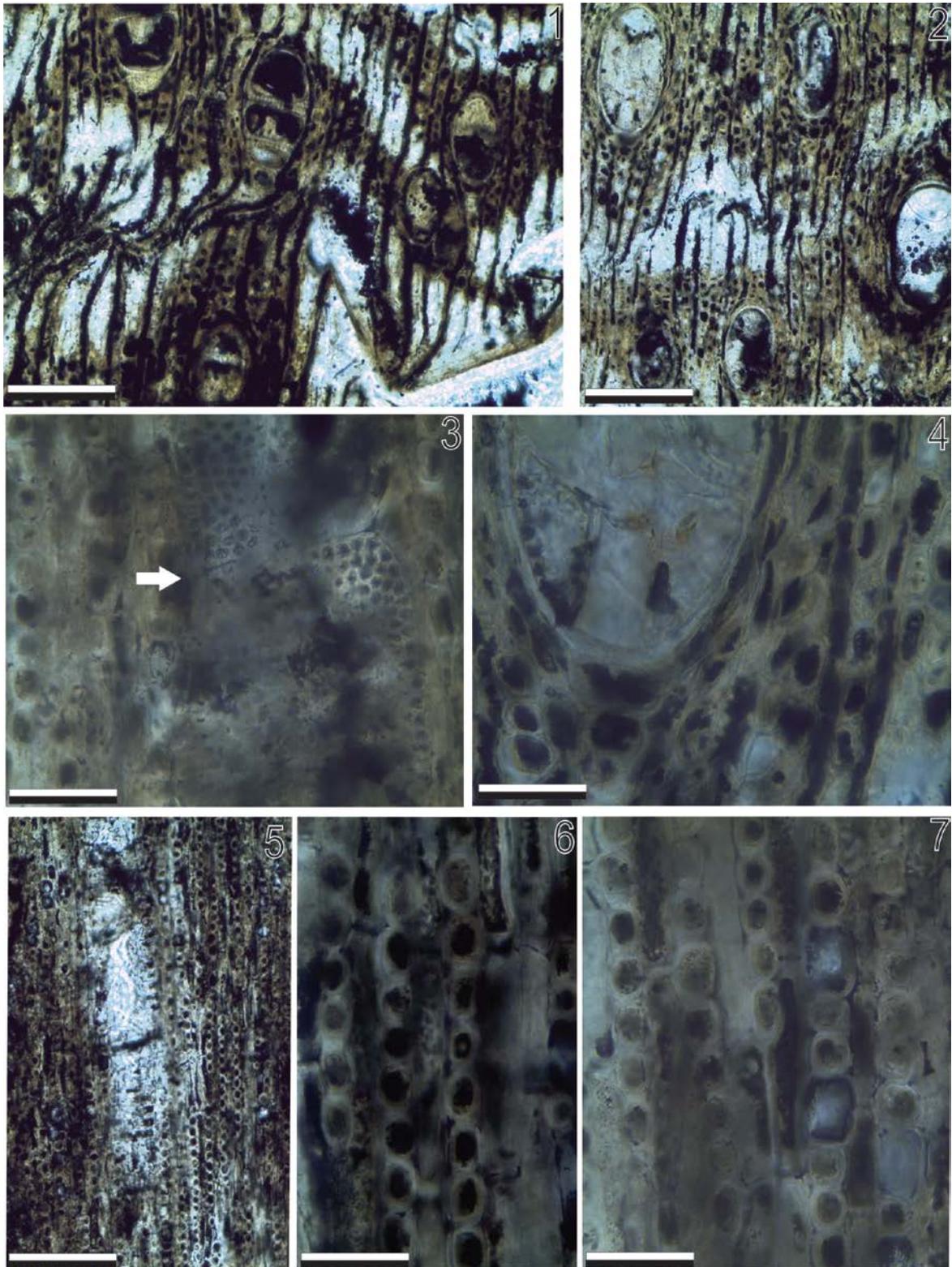
### **Descripción**

Fragmento de leño con estructura secundaria preservada de aproximadamente 25 cm de largo. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos son de tamaños similares, de contorno oval/circular; predominantemente solitarios (46%) pero, también se observan múltiples de 2 (30%), y 3 (24%), no presentan un patrón de distribución; los vasos presentan contenido oscuro semejante a goma/resina tienen y son de trayecto rectilíneo, con un diámetro tangencial promedio de 188  $\mu\text{m}$  (129-288), y una densidad media de 7 vasos por  $\text{mm}^2$  (láminas 5.3, 1, 2 y 5.4 1). Los elementos de vasos son cortos a medianos, con una longitud de 385 $\mu\text{m}$  (255-580), presentan paredes terminales rectilíneas y placas de perforación de tipo simples (láminas 5.3, 1 y 5.4, 1). Las puntuaciones intervasculares son alternas, circulares y miden 8 $\mu\text{m}$  (5-10) de diámetro (lámina 5.3, 3). Las fibras son simples, de sección, poligonal, septadas, con paredes de

espesor mediano (2 a 6  $\mu\text{m}$ ) y lumen (8 a 14 $\mu\text{m}$ ) (lámina 5.4, 2). El parénquima axial es paratraqueal, tipo aliforme y confluyente, series parenquimáticas constan de 4 a 6 células de altura (lámina 5.3, 1, 2, 4). Parénquima disyuntivo presente (lámina 5.4, 3). Los radios son homogéneos tipo III de Kribs, lineales, compuestos por células procumbentes, exclusivamente uniseriados, se encuentran en un promedio de 10 por mm lineal con una altura de 180 $\mu\text{m}$  (120-500) y 15 $\mu\text{m}$  (10-25) de ancho, la altura en número de células es de 10 (5-25) (láminas 5.3, 5, 6, 7 y 5.4, 4). Presencia de cristales en las células de los radios. Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares (lámina 5.3, 7).

### **Discusión.**

Según Metcalfe y Chalk (1950), Détienne y Jacquet, (1983) y Klaassen, (1999), los caracteres anatómicos de las sapindáceas son: vasos solitarios y múltiples de 2 y 3, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, las puntuaciones radiovasculares semejantes a las intervasculares, parénquima axial comúnmente paratraqueal esparciado, a veces vasicéntrico, o en bandas aliformes o confluentes, ausencia de estratificación y radios típicamente uniseriados, a veces, parcialmente biseriados, homogéneos, en algunos géneros heterogéneos, fibras septadas o no; muchas especies presentan cristales en cámaras en el parénquima axial. La mayoría de estos caracteres coinciden con el ejemplar descrito, por ello es incluido en esta familia.



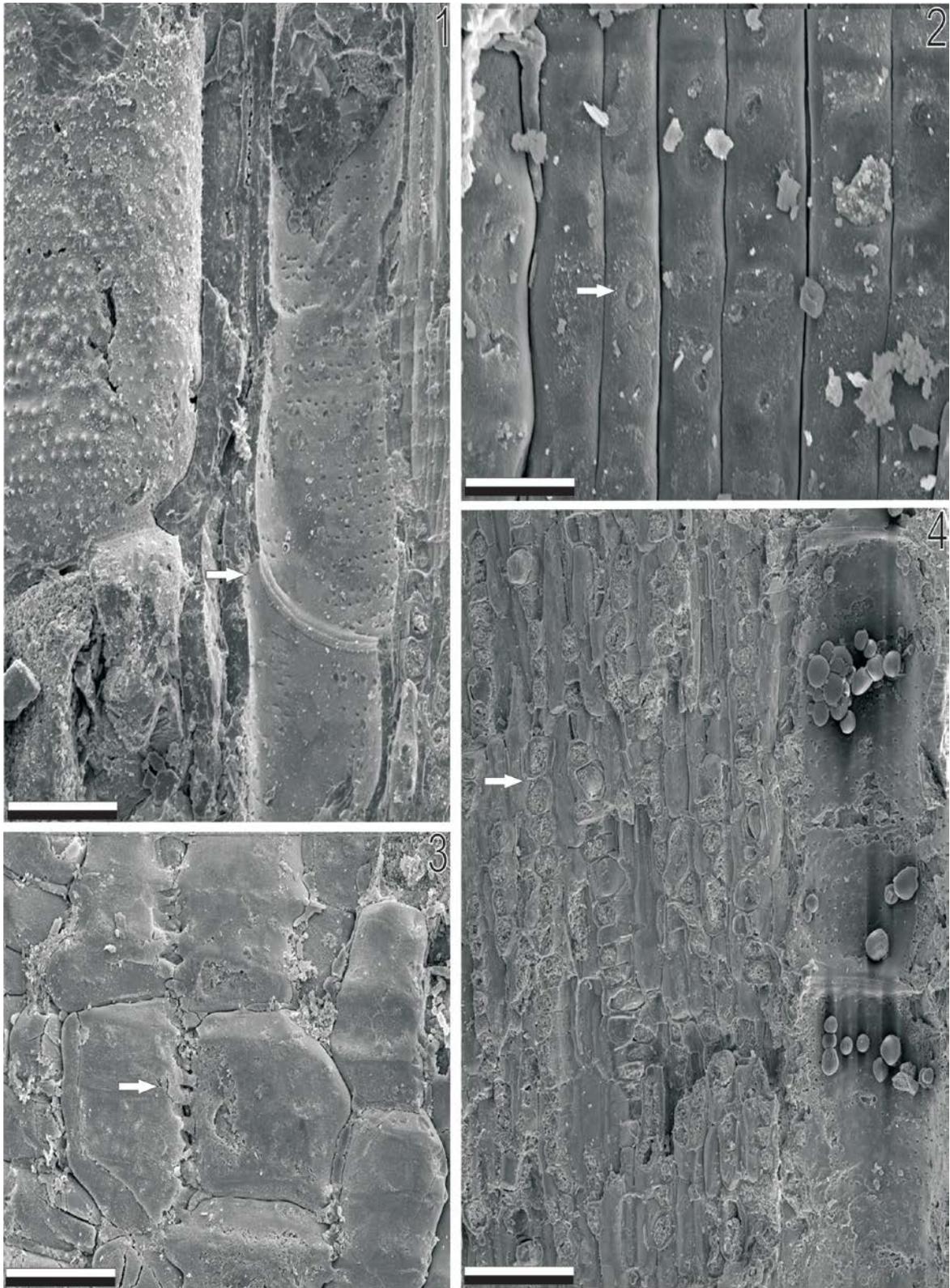
**Lámina 5.3.** *Sapindoylon lamegoi* Mussa. M.O. **1- 2.** CT, vasos solitarios y múltiples, parénquima axial paratraqueal aliforme y confluyente, vasos con contenido oscuro, semejante a goma/resina. Escalas 100µm y 50 µm. **3.** CLR, puntuaciones intervasculares alternas. Escala 50 µm. **4.** CT, parénquima axial y fibras. Escala 50 µm. **5, 6 y 7.** CLT, **5-** Vista general de miembros de vasos y radios. Escala 200 µm. **6 y 7-** radios homogéneos uniseriados. Escala gráfica = 100 µm (LPP-CZS 0199).

## Comparación

Se realiza la enmienda de la diagnosis de *Sapindoxylon lamegoi* Mussa, porque el ejemplar estudiado en esta tesis, que procede de la misma Formación que el holotipo, evidencia mayores detalles de la anatomía de la especie como detalles del parénquima axial, y además, por la presencia de parénquima disyuntivo; de cristales y sílice en las células radiales, contenido semejante a goma/resina y por la clasificación de los radios.

La especie descrita en este trabajo fue comparada con las siguientes especies fósiles *Aceroylon pennsylvanicum* Prakash 1968, *Matayboxylon tietense* Suguio y Mussa 1978, *Sapindoxylon indicum* Awasthi 1981, *Euphorioxylon indicum* Awasthi *et al.*, 1982, *Scheleicheroxylon kachchhensis* Awasthi *et al.*, 1982, *Sapindoxylon klaassenii* Wheeler y Manchester 2002 (Tabla 5.2). El ejemplar se diferencia de *Aceroylon pennsylvanicum* por el parénquima, por las fibras no septadas y por los radios 2-3 seriados; de *Matayboxylon tietense* por el parénquima escaso y por los radios 1-2 seriados; de *Sapindoxylon indicum* por la presencia fibras no septadas y radios heterogéneos 1-2 seriados. Además, se distingue de *Euphorioxylon indicum* y *Scheleicheroxylon kachchhensis* por poseer radios 1-3 seriados y finalmente de *Sapindoxylon klaassenii* por parénquima escaso y radios heterogéneos (Tabla 5.2).

De acuerdo con Mussa (1959), la especie *Sapindoylon lamegoi* presenta similitudes con los géneros actuales *Matayba* Aublet y *Cupania* L. por la densidad y distribución de vasos por mm<sup>2</sup>, puntuaciones intervasculares alternas, parénquima axial, fibras simples septada y radios homogéneos uniseriados.



**Lámina 5.4.** *Sapindoxylon lamegoi* Mussa **MEB.** 1. Trayecto rectilíneo de los vasos, placa de perforación simples (flecha) y pared interna de los vasos con puntuaciones intervasculares. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. 2. Fibras con puntuaciones simples (flecha). Escala gráfica = 40  $\mu$ m. 3. Parénquima disyuntivo (flecha). Escala gráfica = 50  $\mu$ m. 4. Radios homogéneos, uniseriados (flecha). Escala gráfica = 100  $\mu$ m (LPP-CZS 0199).

| <b>Especie</b>  | <b>Vasos</b>              | <b>Parénquima</b>   | <b>Fibras</b>                | <b>Radios</b>                | <b>Cristales</b> |
|---|---------------------------|---|------------------------------|------------------------------|------------------|
| <i>Aceroylon pennsylvanicum</i><br>Prakash 1968                       | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>escaso                                      | no<br>septadas               | homogéneos<br>2-3 seriados   | _____            |
| <i>Matayboxylon tietense</i><br>Suguo y Mussa<br>1978                 | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>vasicéntrico<br>escaso                      | septadas                     | homogéneos<br>1-2 seriados   | _____            |
| <i>Euphorioxylon indicum</i><br>Awasthi 1981                          | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>escaso<br>formando<br>bandas<br>incompletas | no<br>septadas y<br>septadas | homogéneos<br>1-2 seriado    | _____            |
| <i>Scheleicheroxylon kachchhensis</i><br>Awasthi <i>et al.</i> , 1982 | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>escaso<br>formando<br>bandas<br>incompletas | septadas                     | homogéneos<br>1-3 seriados   | _____            |
| <i>Sapindoxylon indicum</i><br>Awasthi <i>et al.</i> , 1982           | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>vasicéntrico<br>1-2 células de<br>alto      | no<br>septadas               | heterogéneos<br>1-2 seriados | _____            |

| Especie  | Vasos                     | Parénquima                               | Fibras                       | Radios  | Cristales |
|--|---------------------------|--|------------------------------|---|-----------|
| <i>Sapindoxylon<br/>klaassenii</i><br>Wheeler y<br>Manchester 2002                       | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>escaso                     | no<br>septadas y<br>septadas | heterogéneos<br>1- seriados   | —         |
| <i>Sapindoxylon<br/>lamegoi</i> Mussa<br>1959  | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>axial escaso               | septadas                     | homogéneos<br>1- seriados y<br>1-seriado<br>parcialmente<br>2- seriados | presente  |
| <i>Sapindoxylon<br/>lamegoi</i> (Mussa)<br>enmend. LPP-CZS<br>0199<br><br>(Este Trabajo) | solitarios y<br>múltiples | parénquima<br>vasicéntrico a<br>aliforme | septadas                     | homogéneos<br>1- seriados   | presente  |

**Tabla 5.2.** Comparación entre especies fósiles de Sapindaceae.

### Familia Sapindaceae

La familia Sapindaceae actualmente posee aproximadamente 1600 especies dentro de 140 géneros y es de distribución pantropical con algunos géneros en áreas templadas (Judd *et al.*, (2008). En Brasil está representada por 25 géneros y cerca de 411 especies, donde 187 son endémicas (Somner *et al.*, 2010). Los géneros con mayor número de especies son *Serjania* (220 sp), *Paullinia* (150 sp), *Acer* (110 sp) y *Allophylus* (100 sp) (Judd *et al.*, 2008). En Brasil y en la zona del Amazonas las tribus mejores representadas son Paullinieae y Cupaniaeae y los géneros más frecuentes son *Allophyllus*, *Cupania*, *Magonia*, *Matayba*, *Pseudodima*, *Sapindus*, *Talisia*, *Vouarana* con habito arbustivo y arbóreo y *Paullinia*, *Serjania* con habito de liana. (Ribeiro *et al.*, 1999).



**Figura 5.2.** Mapa de distribución actual de la Familia Sapindaceae.

---

Orden **Fabales** Bromhead 1838

Familia **Leguminosae** Lindley 1836

La presencia de caracteres como porosidad difusa, vasos solitarios y múltiples, placas de perforación simples, parénquima axial abundante, vasicéntrico, aliforme, confluyente y o en bandas, puntuaciones intervasculares ornadas, radios homogéneos, y fibras simples son característicos de la familia Leguminosae (Metcalfé y Chalk, 1950; Cozzo, 1950, 1951; Wheeler y Baas, 1992). A partir de las mismas, se identificaron ejemplares de las tres subfamilias Mimosoideae, Caesalpinoideae y Papilionoideae que comprenden las leguminosas. Estas subfamilias están caracterizadas anatómicamente por:

**Mimosoideae:** vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; parénquima vasicéntrico, aliforme y confluyente, terminal, fibras simples, radios (mayoría 2-5 seriados), exclusivamente homocelulares formados por células procumbentes; estratificación de todos los elementos ausente (Metcalfé y Chalk, 1950; Cozzo, 1951; Tortorelli, 2009; Wheeler y Baas, 1992; Evans *et al.*, 2006).

**Caesalpinoideae:** vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; parénquima vasicéntrico, aliforme y confluyente, fibras simples, radios (mayoría 1-3 seriados), homocelulares; o

heterocelulares en cerca 30% de los géneros, y cerca de 20% de los géneros pueden presentar estratificación de los elementos (Metcalf y Chalk, 1950; Cozzo, 1951; Tortorelli, 2009; Wheeler y Baas, 1992).

**Papilionoideae:** vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; parénquima vasicéntrico, aliforme y confluyente, a veces terminales; fibras simples; radios (mayoría 1-3 seriados), homocelulares; o heterocelulares en cerca 20% de los géneros, y cerca de 75% de los géneros pueden presentar estratificación de los elementos (Metcalf y Chalk, 1950; Cozzo, 1950; Tortorelli, 2009; Wheeler y Baas, 1992).

Subfamilia **Mimosoideae** Lindley 1836

*Xilotipol* **gen. y sp. nov.**

Láminas (5.5-5.6)

**Afinidad botánica.** Leguminosae. Mimosoideae. *Zygia* P. Browne

**Material estudiado y localidad.** LLP-CZS 0061 PRJ 2

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Acre, Brasil.

**Descripción**

Fragmento de leño con estructura secundaria preservada de aproximadamente 15 cm de diámetro. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos son de tamaños similares, de contorno oval/circular. Los elementos de vasos son predominantemente solitarios (62,5%). Pero, también se observan múltiples de 2 (19,64%), 3 (12,5%) y 4 (5,35%) o más, algunos vasos agrupados (lámina 5.5, 1). Los vasos tienen un diámetro tangencial de 195,2µm (72-268), con densidad media de 7 (5-8) vasos por mm<sup>2</sup> (láminas 5.5, 1, 2 y 5.6, 1,2). Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan un patrón de distribución. La mayoría de ellos presentan contenido oscuro, como depósitos de goma/resina (láminas 5.5, 3 y 5.6, 3). Los elementos de vasos son cortos, con

una longitud de 354  $\mu\text{m}$  (153-512), presentan paredes terminales rectilíneas y placas de perforación de tipo simples; las puntuaciones intervasculares son alternas, ornadas, con diámetro de 5  $\mu\text{m}$  (3-7) (lámina 5.6, 4, 5). Las fibras son simples, no septadas, de sección transversal poligonal con paredes gruesas y lumen de 3,75  $\mu\text{m}$  (lámina 5.5, 2). El parénquima axial es paratraqueal, tipo vasicéntrico, aliforme y confluyente, formando bandas irregulares con más de 3 células de alto (láminas 5.5, 1,2 y 5.6, 1). Se observan series parenquimáticas con cristales en cámaras (lámina 5.5, 4). Los radios son numerosos, homogéneos, formados por células procumbentes, se encuentran en un promedio de 15 (10-18) por mm lineal; en su mayoría uniseriados (90%), algunos son uniseriados parcialmente biseriados (10%). Son lineales, tipo II de Kribs. (lámina 5.5, 5, 6). Presentan una altura de 291  $\mu\text{m}$  (209-384) y 23,5  $\mu\text{m}$  (19-28) de ancho. La altura en número de células es de 15 (3-24). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares en forma y tamaño. Estratificación ausente. (lámina 5.5, 5, 6).

### **Discusión.**

Evans *et al.*, (2006), agruparon a los integrantes de la subfamilia Mimosoideae en las siguientes tribus: Mimoseae, Ingeae, Acacieae y Mimozygantheae.

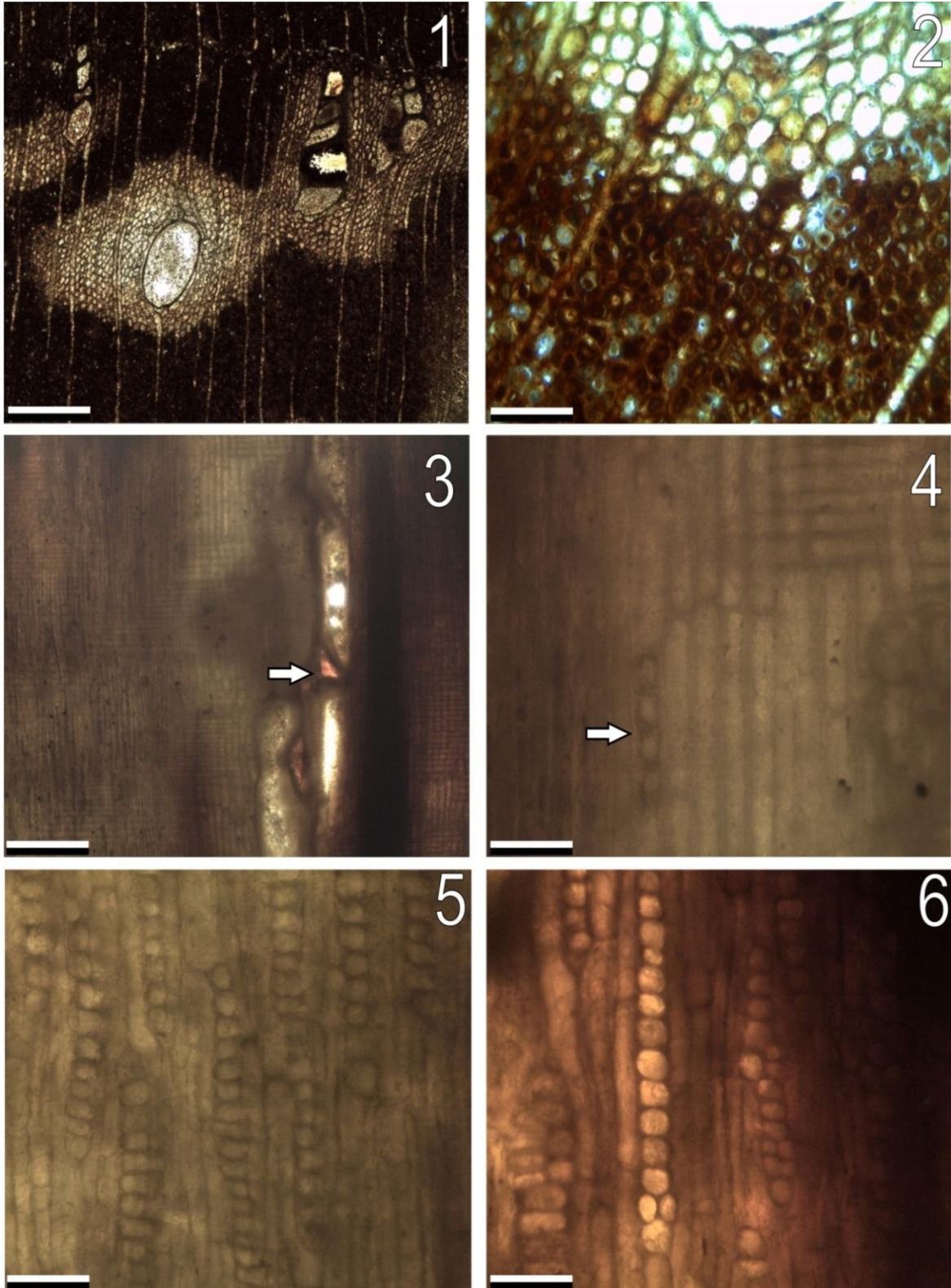
De acuerdo con Evans *et al.*, (2006), el leño analizado fue clasificado dentro la tribu Ingeae, Inga alianza por los caracteres: parénquima vasicéntrico, aliforme, confluyente, formando bandas irregulares, puntuaciones intervasculares alternas pequeñas y ornadas, depósitos de goma/resina en los vasos, radios homocelulares uniseriados y uniseriados parcialmente biseridos, no estratificados, y fibras simples no septadas.

Actualmente la tribu *Ingeae* es la más numerosa dentro de la subfamilia Mimosoideae e incluye cerca de 10 géneros y 300 especies.

La mayoría de los géneros que comprenden la alianza *Inga* presentan radios uniseriados y homogéneos; parénquima axial vasicéntrico, confluyente, a veces formando bandas irregulares y ausencia de estratificación, algunas veces irregularmente estratificados. Los cristales de oxalato de calcio son comunes encontrados en cámaras, en las fibras o en el parénquima (Evans *et al.*, 2006). De acuerdo con estos autores, los géneros se clasifican en dos grupos:

Grupo I - con fibras septadas (*Inga* y *Cedrelinga*).

Grupo II- con fibras no septadas (*Archidendron*, *Calliandra*, *Cojoba*, *Marmaroxylon* y *Zygia*).



**Lámina 5.5.** *Xilotipo1 gen. y sp. nov.* MO. CT. **1-**Vasos solitarios y múltiples y distribución del parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente formando bandas. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . **2-CT.** Detalle de un vaso, parénquima y fibras. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **3 y 4-CLR.** **3-**vasos de trayecto rectilíneo, depósitos de goma (flecha), **4-** detalle de una serie de 4 cristales en cámaras (flecha) en el parénquima axial. Escalas gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . **5 y 6- CLT.** **5-** vista general de los radios uniseriados, homogéneos. **6-** vista de los radios uniseriados parcialmente biseriados. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  (LLP-CZS 0061).

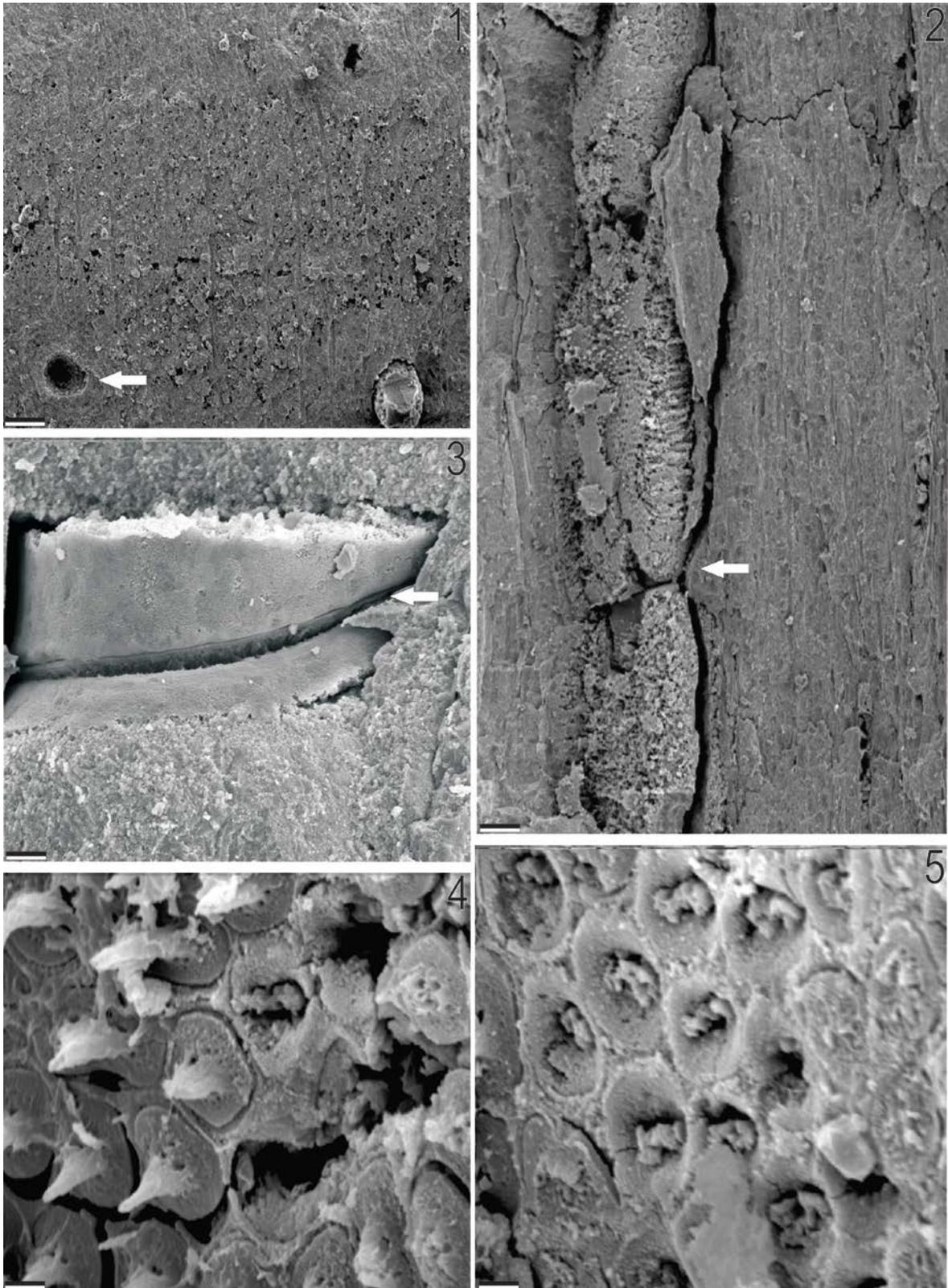
---

El ejemplar estudiado presenta caracteres que son especialmente similares a estos géneros neotropicales actuales, más precisamente con el género actual *Zygia* por la distribución del parénquima, depósitos de goma/resina en los vasos, fibras no septadas, estratificación ausente, radios homogéneos uniseriados y uniseriados, parcialmente biseriados.

La ausencia de un género fósil que comparta todas estas características, justifica la creación de un nuevo género y especie para identificar este espécimen y se lo relaciona con el género actual *Zygia* P. Browne y pertenece al grupo de los géneros con fibras no septadas (Evans *et al.*, 2006; Détienne y Jacquet, 1983) y es de ocurrencia abundante en el Amazonas (Silva *et al.*, 1989). Se identifica claramente con la especie *Zygia cauliflora* Willd. por la configuración del parénquima, depósitos de goma/resina en los vasos, fibras no septadas, estratificación ausente, radios homogéneos uniseriados y uni parcialmente biseriados.

## Comparación

Los géneros fósiles referidos a Mimosoideae son: *Acacioxylon* Schenk, 1883, *Adenanthoxylon* Prakash y Tripathi, 1968, *Albizinium* Prakash, 1975, *Albizzioxylon* Nikitin, 1935, *Dichrostachyoxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Eucacioxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Ingoxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Menendoxylon* Lutz, 1979, *Metacacioxylon* Gros, 1981, *Mimosoxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Mimosaceoxylon* Lakhanpal y Prakash, 1970, *Paraalbizioxylon* Gros, 1992 diagnosis emendada por Martínez, 2014. *Paracacioxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Piptadenioxylon* Suguio y Mussa, 1978, *Tetrapleuroxylon* Müller-Stöll y Mädler, 1967, *Anadenanthoxylon* Brea *et al.*, 2001, diagnosis emendada por Franco, 2011 y *Microlobiusxylon* Franco y Brea, 2010 (Tabla 5.3).



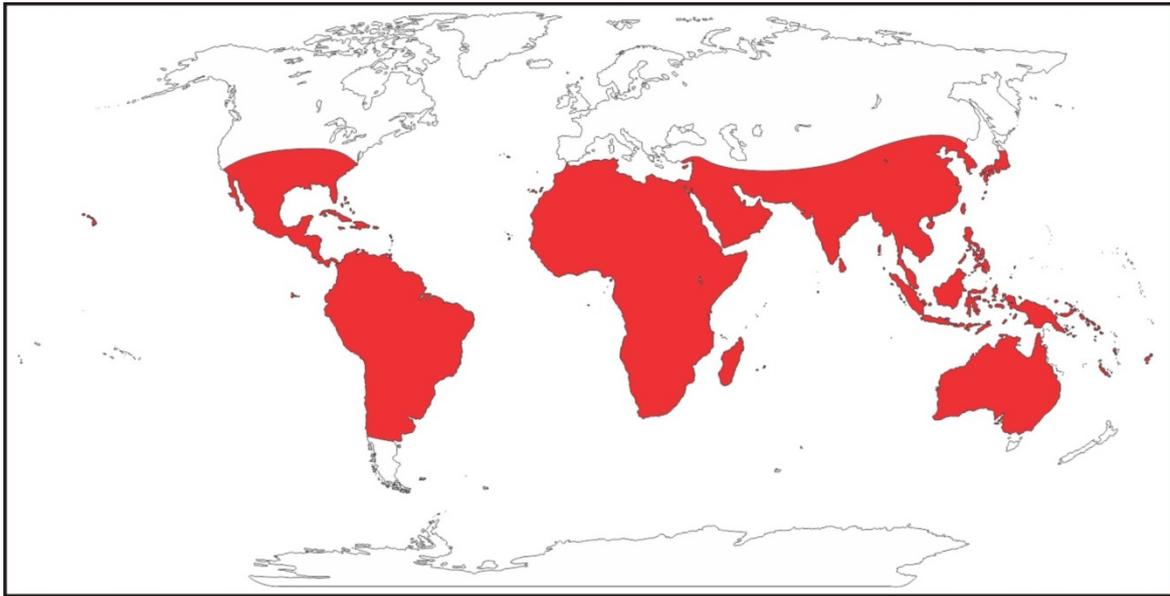
**Lámina 5.6.** *Xilotipo 1 gen. y sp. nov.* MEB. 1- CT. vasos y parénquima. Escala gráfica = 50  $\mu$ m 2- elementos de vasos de trayecto rectilíneo. 3- detalle de un depósito de goma/resina y placa de perforación simples. Escala gráfica = 25  $\mu$ m 4- puntuaciones intervasculares alternas, pequeñas y ornadas. Escala gráfica = 10 $\mu$ m 5- detalle de las ornamentaciones de las puntuaciones intervasculares. Escala gráfica = 10 $\mu$ m (LLP-CZS 0061).

El ejemplar fue comparado con los géneros mencionados (tabla 5.3), y observa mayor similitud dentro del conjunto de caracteres anatómicos diagnósticos con *Anadenantheroxylon*, *Microlobiusxylon* y *Piptadenioxylon*. El material estudiado se diferencia de *Microlobiusxylon* y *Piptadenioxylon* por tener diferentes densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, y porque los radios son más bajos en *Microlobiusxylon* y 2-3 seriados en *Piptadenioxylon*, y se diferencia de *Anadenantheroxylon* por no tener parénquima axial vasicéntrico completo, aliforme (de forma romboidal) y confluyente, ni radios 1-3 seriados.

| Géneros fósiles  | Vasos                        | Puntuaciones | Radios                                     | Parénquima   | Fibras      |
|--|------------------------------|--------------|--|--|-------------|
| <i>Acacioxylon</i><br>Schenk 1883                      | predominan solitarios        | —            | homogéneos<br>1-3 seriados                 | paratraqueal, uniseriado, apotraqueal en bandas        | —           |
| <i>Adenantheroxylon</i><br>Prakash y Tripathi 1968     | predominan solitarios        | —            | homogéneos<br>1-3 seriados                 | difuso, vasicéntrico a aliforme, confluyente           | no septadas |
| <i>Albizzinium</i><br>Prakash 1975                     | predominan solitarios        | medianas     | homogéneos 1-seriados                      | difuso, vasicéntrico a aliforme, ocasional confluyente | septadas    |
| <i>Albizzioxylon</i><br>Nikitin 1935                   | solitarios y algunos grupos  | —            | —  | paratraqueal   | —           |
| <i>Dichrostachyoxylon</i><br>Müller-Stöll y Mädél 1967 | solitarios y pequeños grupos | medianas     | homogéneos y heterogéneos<br>1-10 seriados | vasicéntrico, poco aliforme, y raro confluyente        | no septadas |
| <i>Euacacioxylon</i><br>Müller-Stöll y Mädél 1967      | solitarios y pequeños grupos | medianas     | homogéneos<br>1-10 seriados                | aliforme a confluyente y bandas tangenciales           | no septadas |
| <i>Ingoxylon</i><br>Müller-Stöll y Mädél 1967          | solitarios y pequeños grupos | medianas     | homogéneos<br>1-5 seriados                 | vasicéntrico a aliforme, y ocasional confluyente       | septadas    |

| <b>Géneros fósiles</b>                                  | <b>Vasos</b>                       | <b>Puntuaciones</b>    | <b>Radios</b>                               | <b>Parénquima</b>   | <b>Fibras</b>                |
|---|------------------------------------|------------------------|---|---|------------------------------|
| <i>Menendoylon</i><br>Lutz 1979                         | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | pequeñas a<br>medianas | homogéneos/<br>heterogéneos<br>1-3 seriados | vasicéntrico a<br>aliforme, y<br>bandas cortas                                    | no<br>septadas               |
| <i>Metacacioxylon</i><br>Gros 1981                      | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | medianas               | homogéneos<br>1-18 seriados                 | vasicéntrico a<br>aliforme, y<br>bandas oblicuas                                  | no<br>septadas               |
| <i>Mimosoxylon</i><br>Müller-Stöll y<br>Mädel 1967      | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | pequeñas a<br>medianas | homogéneos<br>1-3 seriados                  | vasicéntrico y<br>ocasional<br>aliforme, y<br>confluente                          | no<br>septadas               |
| <i>Mimosaceoxylon</i><br>Lakhanpal y<br>Prakash 1970    | solitarios y<br>múltiples          | medianas               | homogéneos<br>1-9 seriados                  | paratraqueal y<br>difuso  | —                            |
| <i>Paraalbizioxylon</i><br>Gros 1992                    | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | pequeñas a<br>medianas | homogéneos<br>1-6 seriados                  | paratraqueal,<br>escaso a<br>confluente y<br>apotraqueal<br>presente o<br>ausente | septadas<br>o no<br>septadas |
| <i>Paracacioxylon</i><br>Müller-Stöll y<br>Mädel 1967   | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | medianas               | homogéneos<br>1-10 seriados                 | vasicéntrico,<br>confluente<br>formando<br>pequeñas bandas                        | septadas                     |
| <i>Piptadenioxylon</i><br>Suguio y Mussa<br>1978        | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | pequeñas               | homogéneos 2-3<br>seriados                  | paratraqueal,<br>vasicéntrico y en<br>bandas                                      | no<br>septadas               |
| <i>Tetrapleuroxylon</i><br>Müller-Stöll y<br>Mädel 1967 | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | medianas               | homogéneos<br>1-5 seriados                  | vasicéntrico a<br>aliforme, y<br>ocasional<br>confluente                          | no<br>septadas               |
| <i>Anadenantheroxylon</i><br>Brea <i>et al.</i> , 2001  | solitarios y<br>múltiples          | pequeñas               | homogéneos<br>1-3 seriados                  | vasicéntrico<br>completo,<br>aliforme (de<br>forma<br>romboidal) y<br>confluente  | —                            |
| <i>Microlobiusxylon</i><br>Franco y Brea 2010           | solitarios y<br>pequeños<br>grupos | pequeñas               | homogéneos<br>1-2 seriados                  | vasicéntrico a<br>aliforme,<br>confluente y<br>bandeado                           | no<br>septadas               |
| <b>LPP-CZS 0061</b><br>Este trabajo                     | solitarios y<br>múltiples          | pequeñas               | homogéneos<br>1-2 seriados                  | vasicéntrico a<br>aliforme,<br>confluente y<br>bandeado                           | no<br>septadas               |

**Tabla 5.3.** Tabla comparando los géneros fósiles de Mimosoideae. (adaptado de Gros, 1992).



**Figura 5.3.** Mapa de Distribución actual de la subfamilia Mimosoideae.

---

Subfamilia **Caesalpineae** Lindley 1836

Género *Zollernioxylon* Mussa 1959

Especie tipo. *Zollernioylon tinocoi* Mussa 1959

*Zollernioylon tinocoi* Mussa 1959

Láminas (5.7-5.8)

**Afinidad botánica.** Leguminosae. Caesalpinoideae. *Zollernia* Wied-Neuwied

**Material estudiado y localidades.**

**De referencia.** LPP-CZS 0045 PRJ 2

**Adicional.** LLP-CZS 0132 PRJ 8, LLP-CZS 0140 PRJ 9, LLP-CZS 0206, 0207, 0211, 0214, 0219, 0230, 0241 PRE 06, LLP-CZS 0252, 0253, 0390 PONTO 9 BR-364).

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Río Envira y Ruta BR-364, Acre, Brasil

### **Descripción.**

La descripción está basada en 13 fragmentos de diversos tamaños. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan patrón de distribución. La mayoría de los vasos presentan contenido oscuro. Los vasos son de tamaños similares de contorno oval. Los elementos de vasos son predominantemente solitarios (65%) pero también se observan múltiples de 2 (20%), 3 (15%) y algunos agrupados (láminas 5.7, 1, 2, y 5.8, 1). Los vasos en general son de diámetro tangencial de 105  $\mu\text{m}$  (67-170), con densidad media de 5 (2-7) por  $\text{mm}^2$ . Los elementos de vasos son cortos, con una longitud de 223  $\mu\text{m}$  (151-281, presentan paredes terminales rectilíneas y placas de perforación de tipo simples (láminas 5.7, 3 y 5.8, 2), las puntuaciones intervasculares son alternas, circulares y ornadas con diámetro de 5  $\mu\text{m}$  (4-9) (láminas 5.7, 3 y 5.8, 3). El parénquima axial es paratraqueal tipo vasicéntrico, aliforme y confluyente, formando bandas irregulares (láminas 5.7, 1, 2 y 5.8, 4). Series parenquimáticas con más de 3 células de alto. Se observan cristales en cámaras en el parénquima axial, series a veces con más de 10 cristales (láminas 5.7, 4 y 5.8, 4). Las fibras son simples de sección poligonal, no septadas, con paredes gruesas y lumen de 6  $\mu\text{m}$  (5-8) (láminas 5.7, 2 y 5.8, 5). Los radios son numerosos, se encuentran en un promedio de 10 (8-15) por  $\text{mm}$  lineal. Son homogéneos, constituídos por células procumbentes, de uniseriados hasta triseriados, mayormente biseriados (85%), triseriados (10%) y uniseriados (5%). Son lineales, tipo I de Kribs. Presentan una altura de 50  $\mu\text{m}$  (40-60) y 30  $\mu\text{m}$  (10-40) de ancho. La altura en número de células es de 10 (5-12) y el ancho expresado en número es de 2 (1-3) (láminas 5.7, 5, 6 y 5.8, 6). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares. Estratificación completa presente.

### **Discusión.**

El fósil *Zollernioxylon* Mussa (1959) presenta similitudes con el género actual *Zollernia* Wied. Para la autora las características que permitió esta correlación fueron la cantidad y distribución de vasos por  $\text{mm}^2$ , puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, la distribución y cantidad de células del parénquima, fibras simples y no septadas, la presencia de radios homogéneos 1-3 seriados, y la estratificación completa.

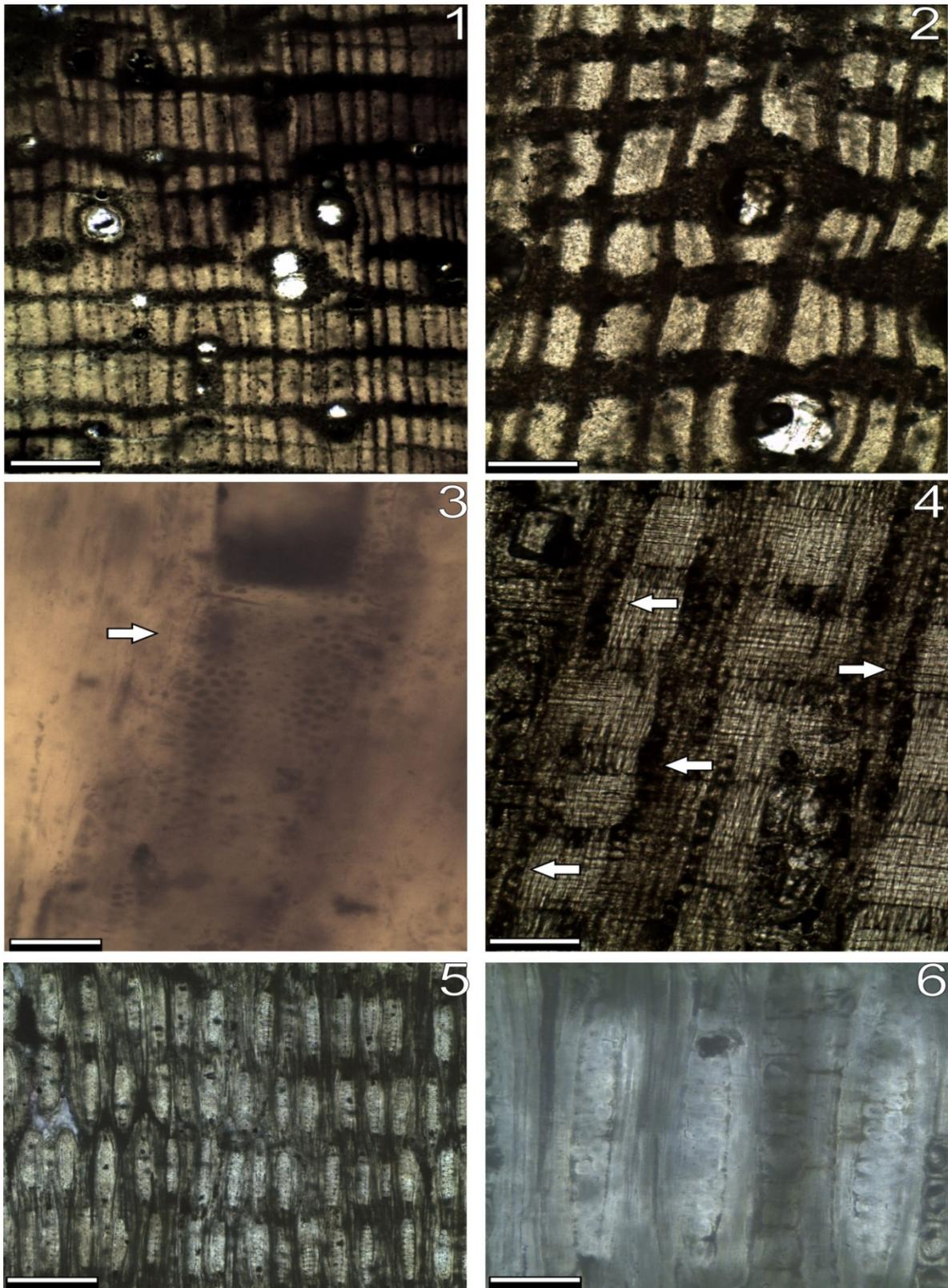
Kloster *et al.*, 2013 presentan una enmienda a la diagnosis específica de *Zollernioxylon* Mussa, evidenciando mayores detalles de la anatomía de la especie como detalles de las puntuaciones y sus ornamentaciones, la presencia de las puntuaciones radio-vasculares e incluso la disposición del parénquima y los cristales en cámaras. *Zollernioxylon* fue creado por Mussa (1959) por presentar similitud al género actual *Zollernia*.

Para la autora, sus características serían la cantidad y distribución de los vasos por mm<sup>2</sup>, la distribución y la cantidad de células del parénquima, la presencia de radios uniseriados a triseriados y estratificados, las puntuaciones intervasculares ornamentadas, las radio-vasculares semejantes a las intervasculares, y fibras simples no septadas. El actual género *Zollernia* pertenece a la subfamilia Papilionoideae L. y está ubicado dentro de la tribu Swartzieae Schreb, un grupo basal dentro de las Papilionoideae (Mansano, 2002). Sin embargo, en la década de 1950, cuando el primer espécimen fósil fue descrito, el género estaba ubicado adentro de la subfamilia Caesalpinoideae. Sin embargo, actualmente este género tiene su posición taxonómica bastante discutida.

### **Comparación**

Se comparó el material estudiado con las especies del género *Zollernioxylon* Mussa:

*Z. sommeri*, *Z. santosii* y *Z. tinocoi* las especies comparten diversos caracteres, pero por la densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, disposición del parénquima y radios se identifican a los nuevos ejemplares fósiles como *Z. tinocoi* (Tabla 5.4).



**Lámina 5.7.** *Zollerniylon tinocoi*. Mussa 1959. **MO.** 1 y 2 - **CT.** 1- Vasos solitarios y múltiples, con contenido oscuro semejante a goma/resina, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente formando bandas irregulares. 2- detalle del parénquima y fibras. Escalas gráficas = 200 y 100  $\mu\text{m}$ . 3 y 4. **CLR.** 3- vaso de trayecto rectilíneo, placa de perforación simples (flecha) e puntuaciones intervasculares alternas y ornadas. 4- detalle de una serie de cristales en cámaras en el parénquima axial (flecha). Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . 5 y 6 **CLT.** 5- Radios

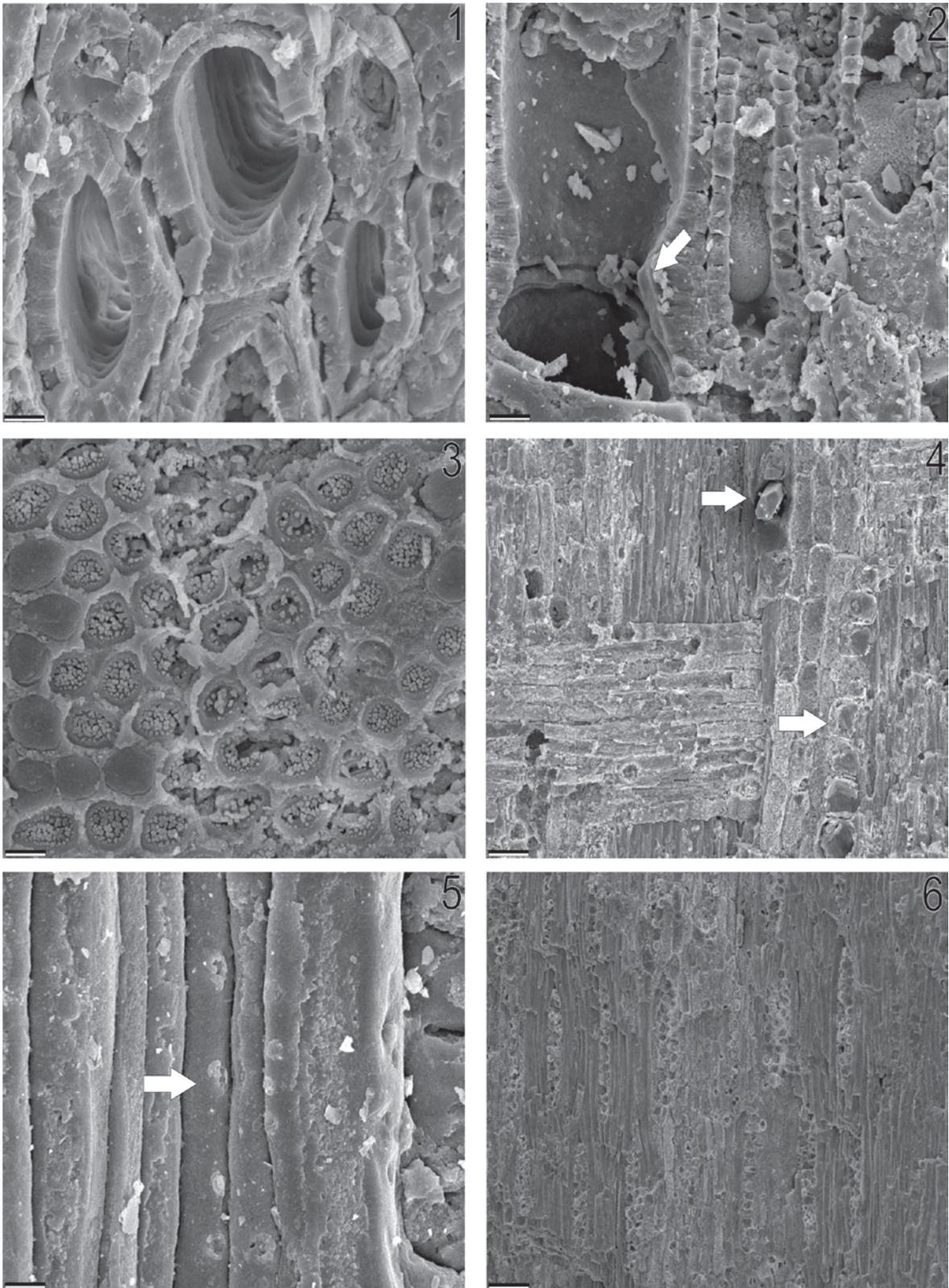
homogéneos mayoría bi y triseriados, estratificación completa. **6-** detalle de dos radios biseriados. Escalas gráficas = 200 y 100  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0045).

En la Tabla 5.4 se comparan las tres especies del género *Zollernioxylon* Mussa:

*Z. sommeri*, *Z. santosii* y *Z. tinocoi* las especies presentan similitudes, pero se diferencian por: la densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , disposición del parénquima y radios.

| <b>Especie</b>                   | <b>Vasos por <math>\text{mm}^2</math></b> | <b>Parénquima</b>                       | <b>Fibras</b> | <b>Radios por mm lineal</b>                             |
|----------------------------------|---|---|---------------|---|
| <i>Z. sommeri</i><br>Mussa 1959  | 5   | bandas vasicéntricas total o unilateral | no septadas   | homogéneos 10-12<br>mayoría biseriados<br>1-3 seriados  |
| <i>Z. santosii</i><br>Mussa 1959 | 5-7                                       | bandas regulares y vasicéntricas        | no septadas   | homogéneos 10-12<br>mayoría triseriados<br>1-3 seriados |
| <i>Z. tinocoi</i><br>Mussa 1959  | 7-8                                       | bandas vasicéntricas                    | no septadas   | homogéneos 11-12<br>mayoría biseriados<br>1-3 seriados  |

**Tabla 5.4.** Comparación entre especies del género *Zollernioxylon* Mussa, adaptado de Mussa 1959.



**Lámina 5.8.** *Zollerniylon tinocoi* Mussa 1959. **MEB.** **1-** Detalle de un agrupamiento de vasos, los vasos son de paredes gruesas. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  **2-** detalle de puntuaciones intervasculares ornadas. Escala gráfica = 10  $\mu\text{m}$ . **3-** Placa de perforación simples (flecha). Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **4-** parénquima axial y detalles de los cristales (flechas) en cámaras y estiloides. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **5-** detalle de las fibras simples (flecha) y no septadas. Escala gráfica = 10  $\mu\text{m}$ . **6-** vista

general de los radios homogéneos, mayoría biseriados y estratificación completa. Escala gráfica = 100µm (LPP-CZS 0045).

---

Subfamilia **Caesalpinaceae** Lindley 1836

***Caesalpinaceae* Xilotipo 2**

Láminas (5.9-5.10)

**Afinidad botánica actual.** Leguminosae, *Caesalpinaceae*

**Material estudiado y localidad.**

**De referencia.** LPP-CZS 0184 PRE 04

**Adicional.** (0067 PRJ 1, 0128 PRJ 3, 0134 PRJ 9, 0184, 0208, 0228, 0244 PRE 06, 0251 P.9 BR-364).

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Río Envira y Ruta BR-364, Acre, Brasil

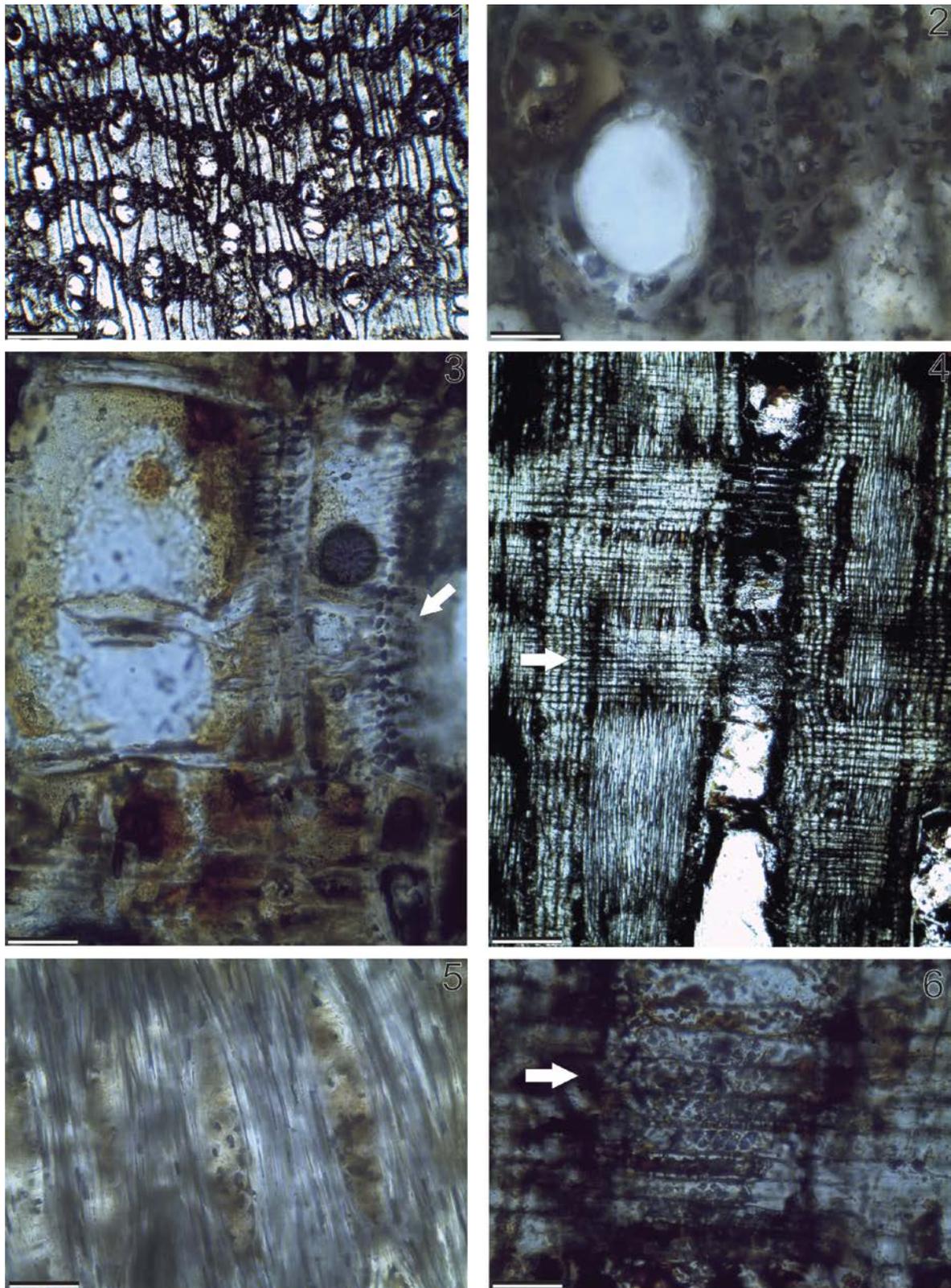
**Descripción**

La descripción está basada en 8 fragmentos de diversos tamaños. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo sin patrón de distribución, son de contorno oval/circular. Los vasos son predominantemente solitarios (50%) y múltiples de 2 (35%), 3 (15%) o agrupados. En general el diámetro tangencial de los vasos es de 200 µm (120-250), con densidad media de 8 (6-15) por mm<sup>2</sup> (láminas 5.9, 1, 2 y 5.10, 1). Los miembros de vasos son cortos a medianos, con una longitud de 300 µm (180-350), presentan paredes terminales rectilíneas y placas de perforación de tipo simples, las puntuaciones intervasculares son alternas, ornadas y con diámetro de 8 µm (5-9) (láminas 5.9, 3, 4 y 5.10, 2). Las fibras son simples, no septadas con paredes medianas a gruesas y lumen de 6 µm (5-10) (láminas 5.9, 2 y 5.10, 3). El parénquima axial es paratraqueal, vasicéntrico, aliforme y confluyente. Series de cristales en cámaras observados en el parénquima axial (láminas 5.9, 1, 2, 4 y 5.10, 3). Los radios son moderadamente numerosos, homogéneos formados por células procumbentes,

se encuentran en un promedio de 10 (8-13) por mm lineal. Son mayormente biseriados (46%), también son triseriados (40%) uniseriados (10%) y tetraseriados (4%). Son lineales, tipo I de Kribs. Presentan una altura de 60  $\mu\text{m}$  (40-80) y 50  $\mu\text{m}$  (25-60) de ancho. La altura en número de células es de 10 (6-12), los radios presentan estratificación (láminas 5.9, 5, y 5.10, 4). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares (lámina 5.9, 6).

### **Discusión**

De acuerdo con (Détienne y Jacquet, 1983 pp. 152) sobre un estudio realizado con la estructura anatómica de maderas de Caesalpineaceae del Amazonas concluyeron que éstas son relativamente homogénea. Las características anatómicas son: vasos solitarios y múltiples radiales, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares ornadas (excepto en *Bauhinia*). El parénquima está generalmente asociado a los vasos (vasicéntrico), de escaso a abundante, generalmente en bandas y la presencia en bandas terminales son bastante comunes, series parenquimáticas de 2 a 8 células y con frecuencia cristales en cámaras en el parénquima. Los radios son homogéneos, excepto en (*Brownea*, *Cynometra*, *Dicornia*, *Eperua*, *Heterostermon*, *Macrolobium*, *Priora*, *Apoplanesia*, *Diploptropis*, *Erythrina*, *Ormosia* y *Poecilanthé*). Las puntuaciones radiovasculares son similares en tamaño y forma a las intervasculares. Estratificación de los elementos son comunes en Caesalpineas (*Aldina*, *Apuleia*, *Bauhinia*, *Bocoa*, *Crudia*, *Dialium*, *Dicornia*, *Guilandinia*, *Holocalyx*, *Lecointea*, *Libidibia*, *Peltogyne*, *Poeppigia*, *Pseudocopaiva*, *Pterogyne*, *Swartzia* y *Zollernia*). Tres géneros poseen canales axiales secretoras: *Copaifera* y *Eperua* (líneas de canal) y *Priora* (canales dispersos). (Détienne y Jacquet, 1983 pp. 152).

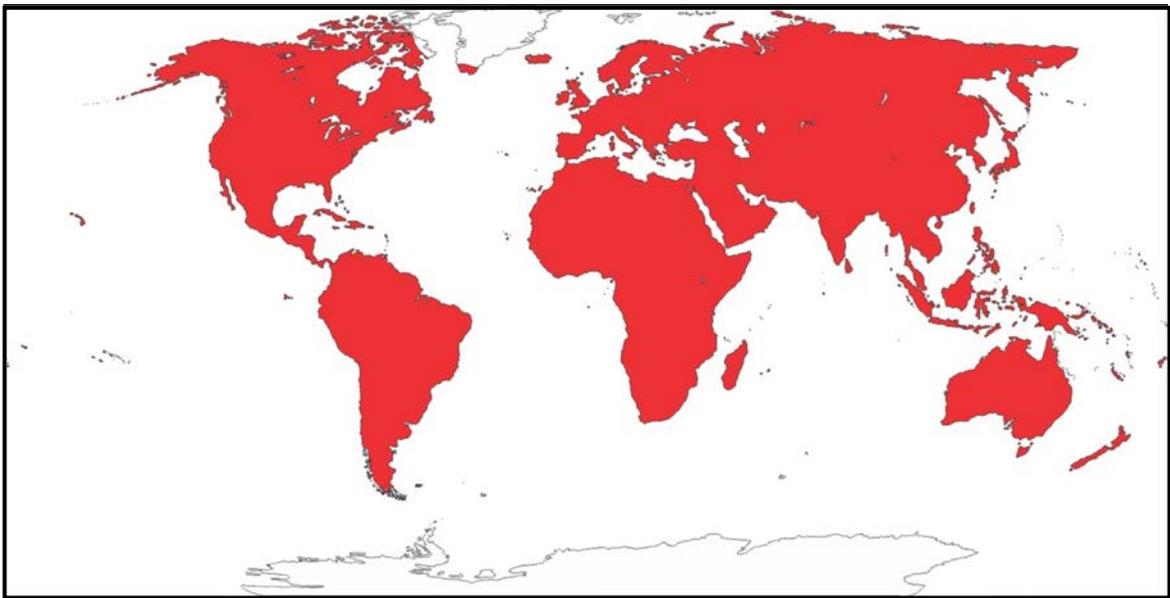


**Lámina 5.9.** *Caesalpiniaceae Xilotipo 2.* MO. 1 y 2. CT. 1- vasos solitarios y múltiples, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente formando bandas irregulares. 2- detalle del parénquima y fibras. Escalas gráficas = 200 y 100  $\mu\text{m}$ . 3 y 4. CLR. 3- vaso de trayecto rectilíneo, placa de perforación simples y puntuaciones intervasculares alternas y ornadas (flecha). Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . 4- detalle de una serie de cristales en cámaras en el parénquima axial

(flecha). Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . **5 y 6 CLT. 5-** Radios homogéneos mayoría bi y triseriados, **6-** detalle de las puntuaciones radio-vasculares. Escalas gráficas =. 100  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0184).

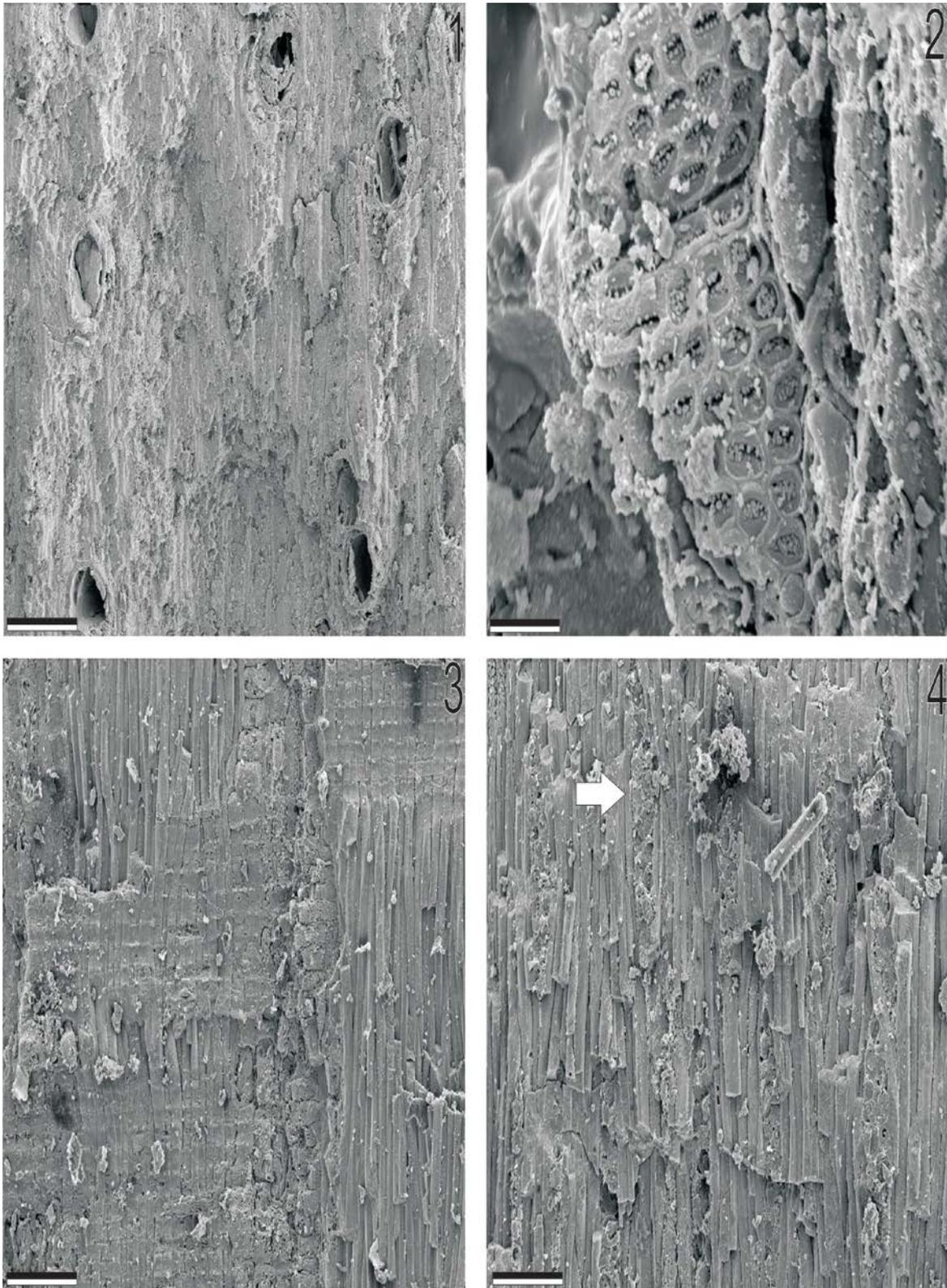
---

Los rasgos anatómicos que permitieron incluir a los ejemplares fósiles en la subfamilia Caesalpineae son: cantidad y distribución de vasos por  $\text{mm}^2$ , puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, parénquima axial paratraqueal, vasicéntrico, aliforme y confluyente. Series de cristales en cámaras observados en el parénquima axial, fibras simples y no septadas, radios homogéneos 1-3 seriado, y estratificación celular.



**Figura 5.4.** Mapa de distribución actual de la subfamilia Caesalpineaceae.

---



**Lámina 5.10. *Caesalpinaceae* Xilotipo 2. MEB.** 1- Vasos solitarios y múltiples y distribución del parénquima. Escala gráfica =100  $\mu$ m. 2- detalle de las puntuaciones intervasculares ornadas. Escala gráfica = 20 $\mu$ m. 3- vista general de las fibras, parénquima y radio. Escala gráfica =200  $\mu$ m. 4- radios homogéneos de 1 hasta 4 seriados. Escala gráfica = 100  $\mu$ m (LPP-CZS 0184).

Subfamilia **Papilionoideae** Lindley 1836

Género *Swartzioxylon* Delteil-Desneux 1980

**Especie tipo.** *Swartzioxylon naraense* Delteil-Desneux 1980

*Swartzioxylon naraense* Delteil-Desneux 1980

Lámina (5.11)

**Afinidad botánica.** Leguminosae. Papilionoideae. *Swartzia* Schreb.

**Material estudiado y localidades.** LPP-CZS0069 PRJ 2

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Acre, Brasil

### **Descripción**

La descripción está basada en un fragmento de 30 cm de diámetro. Se encuentra preservada apenas la estructura secundaria del xilema, presentando un buen estado de preservación. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan patrón de distribución, son de tamaños similares, de contorno oval/circular. Los vasos son predominantemente solitarios (55%) pero también se observan múltiples de 2 (30%), 3 (15%) y algunos agrupados. Poseen un diámetro tangencial de 87,5  $\mu\text{m}$  (32-137), con densidad media de 22 (17-27) por  $\text{mm}^2$  (lámina 5.11, 1, 2). Son miembros de vasos cortos, con una longitud de 200  $\mu\text{m}$  (100-270), presentan paredes terminales rectilíneas y placas de perforación de tipo simples (lámina 5.11, 3), las puntuaciones intervasculares son alternas, circulares y ornadas y con diámetro de 6  $\mu\text{m}$  (5-8) (lámina 5.11, 4). Las fibras son simples, no septadas, de sección poligonal con paredes medianas a gruesas y lumen 5  $\mu\text{m}$  (4-7) (lámina 5.11, 2). El parénquima axial es paratraqueal, tipo vasicéntrico, aliforme y confluyente, series parenquimáticas con más de 3 células de altura (lámina 5.11, 1, 2). Se observan cristales en cámaras en el parénquima axial. Los radios son numerosos, se encuentran en un promedio de 12 (10-14) por mm lineal, son homogéneos formados por células procumbentes, uniseriados y biseriados, la mayoría biseriados (55%) y uniseriados (45%). Son lineales,

tipo III de Kribs, presentan una altura de 25  $\mu\text{m}$  (15-32) y 7 (5-10) de ancho, la altura en número de células es de 5 (2-6) (lámina 5.11, 5, 6). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares. Presenta estratificación completa de los radios y el parénquima axial (lámina 5.11, 5, 6).

## Discusión

La subfamilia Papilionoideae es representada por los siguientes caracteres anatómicos: vasos solitarios y múltiples, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, generalmente muy pequeñas y ornamentadas. Puntuaciones radiovasculares similares a las intervasculares. Fibras simples, no septadas. Parénquima axial paratraqueal generalmente abundante, confluyente, bandeado. Radios homocelulares, de 1 a 3 seriados, bajos. Cristales en cámaras presente en el parénquima axial presente en muchos géneros (Metcalf y Chalk 1950, Cozzo 1951, Wheeler y Baas 1992).

Actualmente, la subfamilia Papilionoideae es la mayor de las tres subfamilias de Leguminosae, contiene aproximadamente 500 géneros y más de 10.000 especies distribuidas en 31 tribus.

Esta subfamilia se distribuye geográficamente en zonas tropicales y subtropicales. A pesar de que su distribución es amplia, su mayor diversidad se concentra en las regiones tropicales de los continentes Americano y Africano (Ribeiro *et al.*, 1999).

Angyalossy y Miller (2002) describieron caracteres diagnósticos para los géneros actuales de *Swartzia* Schreb de Brasil y concluyeron que el tamaño de las puntuaciones, tamaño y frecuencia de los radios, patrón de distribución de parénquima bandeado, vasos cortos, son las características más frecuentes en los géneros de la tribu *Swartzieae*, caracteres que se observan en el fósil estudiado.

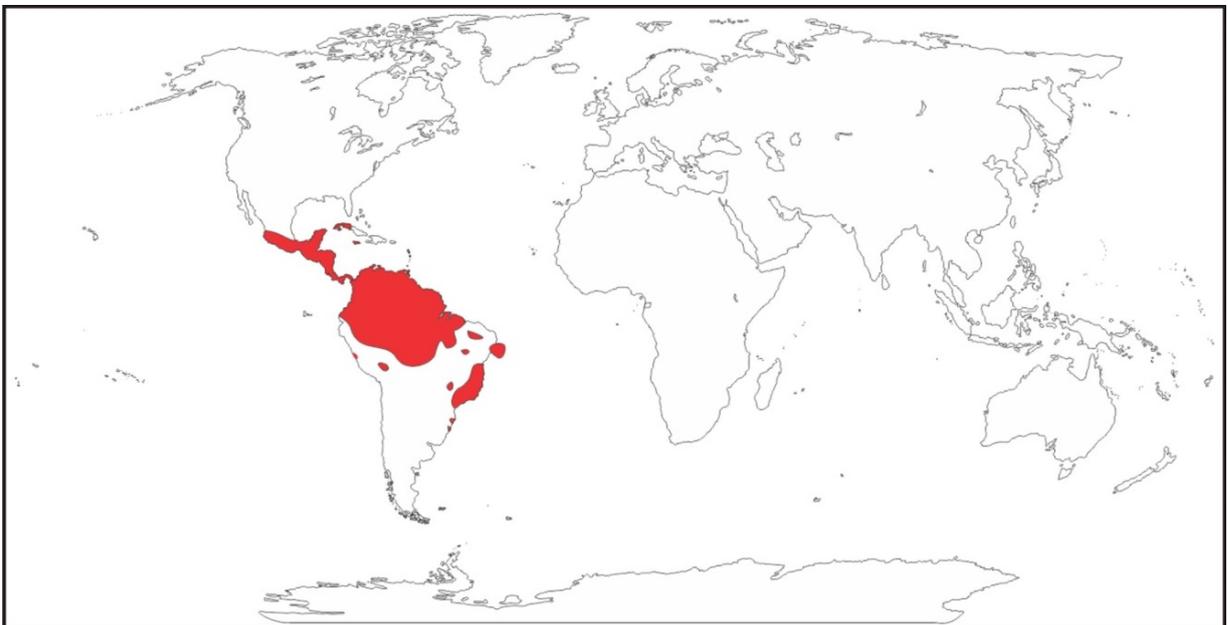
En la selva Amazónica, la tribu *Swartzieae* está representada por importantes géneros de valor económico, como: *Dipteryx*, *Hymenolobium*, *Platymiscum*, *Dalbergia*, *Derris*, *Pterocarpus*, *Vaitarea*, *Aldina* y *Andira*.

## Comparación

Se comparó el ejemplar descrito con las especies fósiles de papilionoideae: *Dalbergioxylon antiquum* Ramanujam 1960, *Andiroxylon cinnamomeus* Martínez-Cabrera *et al.*, 2006, *Pterocarpoxyton arcotense* Ramanujam 1960 y *Swartziaxylon naraense* Delteil-Desneux 1980.

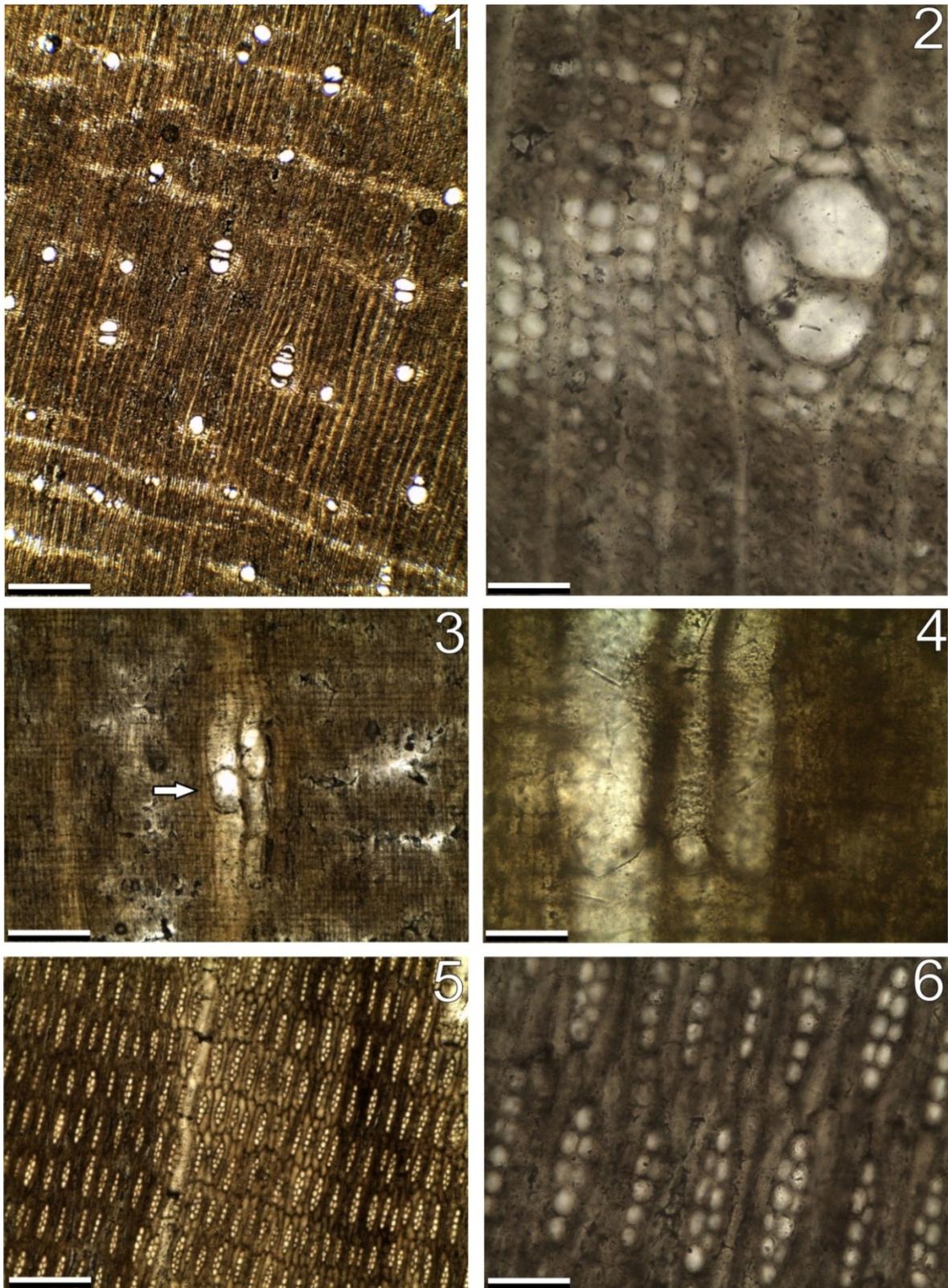
El ejemplar analizado de la Formación Solimões se distingue de *Dalbergioxylon antiquum* Ramanujam 1960 por la menor cantidad de vasos por mm<sup>2</sup> y por presentar radios 1-3 seriado y más altos. Se diferencia de *Andiroxylon cinnamomeus* Martínez-Cabrera *et al.*, 2006 porque este posee radios heterogéneos y de *Pterocarpoxyton arcotense* Ramanujam 1960 por tener mayor cantidad de vasos por mm<sup>2</sup> y radios más bajos. La especie que presenta mayor similitud con el material estudiado es *Swartziaxylon naraense* Delteil-Desneux 1980 (Tabla 5.5).

En el mapa 5.5 se da la distribución actual de la tribu Swartzia, que es típicamente tropical y en el continente americano.



**Figura 5.5.** Mapa de distribución actual de la tribu *Swartzia*.

---



**Lámina 5.11.** *Swartzioxylon naraense*. MO. 1 y 2 CT. 1- vista general de los vasos solitarios y múltiples, y distribución del parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. 2- detalle de un vaso múltiple de 3 y el parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme. Escala gráfica = 50  $\mu$ m 3 y 4. CLR. 3- vista general del trayecto rectilíneo de los vasos, vasos cortos, placa de perforación simples (flecha). Escala gráfica = 200  $\mu$ m. 4-

puntuaciones intervasculares alternas, pequeñas y ornadas. Escala gráfica = 100 µm. **5** y **6**. **CLT**. **5**- vista general de los radios homogéneos, uni y biseriados, estratificación completa de los elementos. Escala gráfica = 200 µm. **6**- detalle de los radios uni y biseriados. Escala gráfica = 100 µm (LPP-CZS0069).

| Especie  | Vasos mm <sup>2</sup> | Parénquima   | Fibras      | Radios por mm lineal                 | Estratificación |
|--|-----------------------|--|-------------|--------------------------------------|-----------------|
| <i>Dalbergioxylon antiquum</i><br>Ramanujam<br>1960                            | 6-12<br>190-275µm     | abundante<br>aliforme,<br>confluente y<br>apotratraqueal   | no septadas | homogéneos<br>8-14<br>1-3 seriados   | —               |
| <i>Andiroxylon cinnamomeus</i><br>Martinez-<br>Cabrera <i>et al.</i> ,<br>2006 | 6<br>120-225µm        | aliforme,<br>confluente<br>formando<br>bandas 3-6<br>células de<br>altura                                  | no septadas | heterogéneos<br>6-10<br>2-4 seriados | presente        |
| <i>Pterocarpo_xylon arcotense</i><br>Ramanujam<br>1960                         | 10-15<br>165-215µm    | abundante<br>aliforme,<br>confluente<br>formando<br>bandas 1-3<br>células de<br>altura y<br>apotratraqueal | no septadas | homogéneos<br>12-18<br>1-2 seriados  | —               |
| <i>Swartziaxylon naraense</i><br>Delteil-Desneux<br>1980                       | 27<br>68-100 µm       | vasicéntrico y<br>confluente 1-4<br>células altura   | no septadas | homogéneos<br>12-13<br>1-2 seriados  | presente        |
| <b>LPP-CZS 0069</b><br>Este trabajo  | 17-27<br>32-137µm     | vasicéntrico<br>aliforme,<br>confluente 1-3<br>células de<br>altura  | no septadas | homogéneos<br>10-14<br>1-2 seriados  | presente        |

**Tabla 5.5.** Comparación entre especies fósiles de Papilionoideae.

### **La familia Leguminosae**

Actualmente, esta familia está representada por aproximadamente 730 géneros y 19.400 especies (Lewis *et al.*, 2005), siendo la familia Leguminosae una de las más numerosas dentro de las Angiospermas, apenas superada por Orchidaceae y Compositae. (Marchiori, 2007).

Las leguminosas pueden dominar todos tipos de ambientes terrestres, con excepción de las regiones polares. Son relativamente escasas en Nueva Zelandia y más abundantes en países tropicales como Brasil, donde se diferencian en la composición de los bosques nativos y reúnen centenas de especies productoras de valiosas maderas comerciales (Marchiori, 2007).

El origen de las leguminosas todavía es incierto. Se conoce que durante el Eoceno (65-70 Ma.) las tres subfamilias ya estaban bien establecidas, con amplia distribución geográfica. En los registros paleontológicos más antiguos son conocidos los leños fósiles descritos por Müller Stöll y Mädler (1967) y los granos de polen de mimosóideas y caesalpinoideas datadas del Cretácico Superior (65-70 Ma.) (Marchiori, 2007). El registro fósil de las Fabaceae sugiere que durante el Cenozoico temprano, la familia evidenció una rápida radiación, diferenciándose a partir del Eoceno en tres subfamilias: Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae (Herendeen, 1992; Wheeler y Baas, 1992). Está generalmente aceptado que la subfamilia Mimosoideae derivó de un ancestro común caesalpinoide (Luckow *et al.*, 2000). Las mimosoideas desarrollaron una estructura radial más especializada, y las papilionoideas se especializaron en las estratificaciones de sus estructuras, la reducción del largo de los radios y elementos de vasos, parénquima axial y fibras.

En el período inicial de la evolución de las leguminosas, Laurasia y África constituían un único y gigantesco bloque continental, en lo cual solo existían barreras climáticas para la migración de las especies, lo que podría justificar la presencia de formas primitivas de leguminosas tanto en los bosques tropicales como en bosques templados del Hemisferio Norte. El aislamiento de Madagascar desde esta época también puede explicar la abundancia actual de géneros arcaicos o endémicos de leguminosas en su flora. La rápida migración latitudinal del bloque indiano en el mismo período atravesó varias zonas

climáticas, justificando la pobreza de su flora actual, incluso en relación a especies de esta familia.

Asimismo. La distribución pantropical de los principales géneros y grupos de leguminosas, a su vez, se explica por la conexión entre África y Sudamérica. Se debe recordar también que son pocos los géneros endémicos de Sudamérica, a pesar de su excepcional diversidad florística. Algunos de estos géneros endémicos son: *Amburana*, *Apuleia*, *Dinizia*, *Enterolobium*, *Goniorrhahis*, *Melanoxylon*, *Parapiptadenia*, *Pterogyne* y *Schizolobium*.

Las Leguminosas poseen hábitos muy diversos, desde hierbas perenes, sub-arbustos, arbustos, lianas y árboles, que habitan los más variados tipos de ambientes, latitudes y altitudes. La mayoría establece relación de simbiosis con bacterias del género *Rhizobium*, contribuyendo para la fijación del nitrógeno atmosférico y su incorporación en la biomasa vegetal (Marchiori, 2007).

Los especímenes de Leguminosae acá descritos contribuyen evidencias de la distribución de las Leguminosas durante el Mioceno en el Amazonas. Actualmente, todos los ejemplares poseen parientes cercanos vivientes en los bosques amazónicos. *Zollernioxylon* y *Swartziaxylon* representan importantes componentes de la flora mesomórfica en el Mioceno Amazónico y contribuyen también para el conocimiento de toda paleoflora de América del Sur. Aparentemente Caesalpineae (*Zollernioxylon*) era el género mayormente representado dentro de las Leguminosas. Sin embargo, estos taxones tenían la adaptabilidad para habitar diversos ambientes desde llanuras de inundación, bosques de transición y selvas confirmando que las Leguminosas poseen mucho potencial adaptativo y están dentro de las familias más derivadas y dominantes de los bosques Amazónicos actuales y aparentemente ya eran también en el Mioceno.

## Orden **Ericales**

Familia **Lecythidaceae** Richard 1825

Género *Carinianoxylon* Selmeier 2003

**Especie tipo.** *Carinianoxylon brasiliense* Selmeier 2003

*Carinianoxylon brasiliense* Selmeier 2003

Láminas (5.12-5.13)

**Afinidad botánica.** *Cariniana* Casaretto

**Material estudiado y localidad.**

**De referencia.** LPP-CZS 0193 PRE 06

**Adicional.** LPP-CZS 0081 PRJ 7, 0133 PRJ 8, 0137 PRJ 9

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Río Envira, Río Juruá, Acre, Brasil.

### **Descripción**

Fragmentos de leños de distintos tamaños con estructura secundaria preservada. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan un patrón de distribución. Vasos con contenido semejante a tilosis (lámina 5.12, 1, 2) de tamaños similares y de contorno oval/circular. Son predominantemente solitarios (60%), pero también se observan múltiples de 2 (30%), y 3 (10%), con un diámetro tangencial de 170  $\mu\text{m}$  (100-265), y con una densidad media de 14 vasos por  $\text{mm}^2$  (lámina 5.12, 1, 2). Los elementos de vasos son medianos, con una longitud de 485  $\mu\text{m}$  (400-650), presentan paredes terminales rectilíneas a oblicuas y placas de perforación de tipo simples (láminas 5.12, 3 y 5.13 1, 2). Las puntuaciones intervasculares son circulares, o alargadas y se disponen desde opuestas a alternas, algunas con aberturas lineales y con un diámetro promedio de 8  $\mu\text{m}$  (6-10), las más alargadas miden aproximadamente 10 a 15  $\mu\text{m}$  (lámina 5.13, 1, 2, 3, 4). Las fibras son simples, de sección poligonal, no septadas, con paredes de espesor mediano (2 a 6  $\mu\text{m}$ ) y lumen con un diámetro de 8 a 10  $\mu\text{m}$  (láminas 5.12, 2 y 5.13, 5). El parénquima axial es apotraqueal tipo reticular en bandas o líneas con 2 a 3 células de alto. (lámina 5.12, 1, 2). Presencia de series de cristales en cámaras en el parénquima axial (lámina 5.12, 4) Los radios son homogéneos con tendencia a heterogéneos, tipo I de Kribs, lineales, compuestos por

células procumbentes, son de 1 a 3 seriados, en su mayoría biseriados y triseriados, algunos radios fusionados presentes, se encuentran en un promedio de 8 (7-10) por mm lineal con una altura de 350  $\mu\text{m}$  (200-800) y 40  $\mu\text{m}$  (15-60) de ancho, la altura en número de células es de 13 (8-25) (láminas 5.12, 5,6 y 5.13, 5, 6). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares en forma y disposición. Estratificación ausente.

Género *Lecythioxylon* Milanez 1935

**Especie tipo** *Lecythioxylon brasiliense* Milanez 1935

*Lecythioxylon sp.nov.*

Láminas (5.14- 5.15)

**Afinidad botánica.** Lecythidaceae *Lecythis zabucajo* Aublet

**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0217 PRE 06

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Río Envira, Acre, Brasil

**Descripción.**

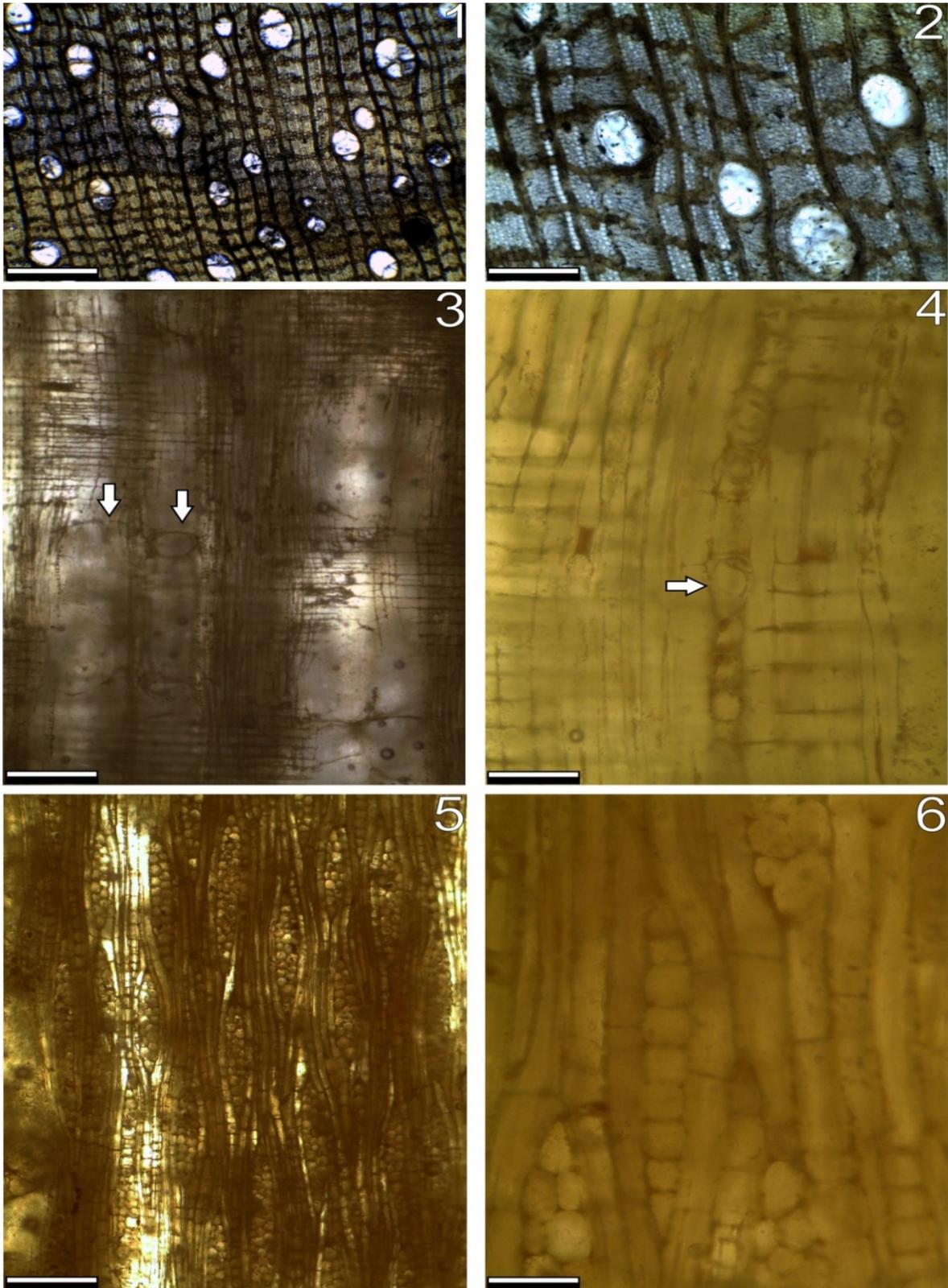
Anillos de crecimiento indistintos o ausentes. Porosidad difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan un patrón de distribución, presentan contenido semejante a tilosis (lámina 5.14, 1, 2). Los vasos son de tamaños similares, de contorno oval/circular, son predominantemente solitarios (60%) y múltiples de 2 (40%) con un diámetro tangencial de 128  $\mu\text{m}$  (75-200), con densidad media de 9 (4-15) vasos por  $\text{mm}^2$  (láminas 5.14, 1, 2 y 5.15, 1). Los elementos de vasos son cortos a medianos, con una longitud de 450  $\mu\text{m}$  (300-600), presentan paredes terminales rectilíneas a oblicuas y placas de perforación de tipo simples (lámina 5.14, 3, 4), las puntuaciones intervasculares son de opuestas a alternas, ovaladas a circulares, de distintos tamaños y disposición, con aperturas lineales y con diámetro de 10  $\mu\text{m}$  (8-10) (láminas 5.14, 3 y 5.15, 2, 3). Las fibras son simples, de sección poligonal, no septadas, con paredes de espesor mediano (2 a 6  $\mu\text{m}$ ) y

lumen (8 a 10  $\mu\text{m}$ ) (lámina 5.14, 2). El parénquima axial apotraqueal es tipo reticular en bandas o líneas con más de 3 células de alto. (láminas 5.14, 1, 2 y 5.15, 4, 5, 6, 7). Los radios son homogéneos con tendencia a heterogéneos, lineales, compuestos por células procumbentes, son de 1 a 3 seriados, en su mayoría biseriados y triseriados y algunos fusionados, son del tipo I de Kribs y se encuentran en un promedio de 10 (7-12) por mm lineal con una altura de 360  $\mu\text{m}$  (260-500) y 40  $\mu\text{m}$  (35-50) de ancho, la altura en número de células es de 18 (8-30) (láminas 5.14, 5, 6 y 5.15, 5, 6, 8). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares en forma y disposición. Estratificación ausente. Cristales en cámaras no observados. Contenido semejante a sílice presente en algunas células de los radios.

### Discusión

De acuerdo con Metcalfe y Chalk (1950), la familia Lecythidaceae es un grupo homogéneo, caracterizado por vasos solitarios y múltiples, algunas veces formando “clusters” o agrupados, placas de perforación exclusivamente simples, puntuaciones intervasculares alternas, y las radiovasculares pueden tener distintos tamaños, parénquima axial apotraqueal en bandas (reticulado), fibras simples, radios 2-3 seriados homogéneos a heterogéneos, cristales en cámaras presentes en el parénquima, principalmente en los géneros de América. Esta combinación de caracteres permitió incluir los ejemplares analizados en la familia Lecythidaceae.

Según Détienne y Jacquet (1983) las características de *Cariniana* son: vasos solitarios y múltiples de 2 y 3, densidad de 5-10 por  $\text{mm}^2$ , diámetro tangencial (120-200)  $\mu\text{m}$ , placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares (7-11)  $\mu\text{m}$ , parénquima reticular con 1-2 células de alto, radios homogéneos a heterogéneos mayoría biseriados (1-3) seriados, de 7-9 por mm lineal, puntuaciones intervasculares similares a las intervasculares, fibras simples y cristales en cámaras presente.



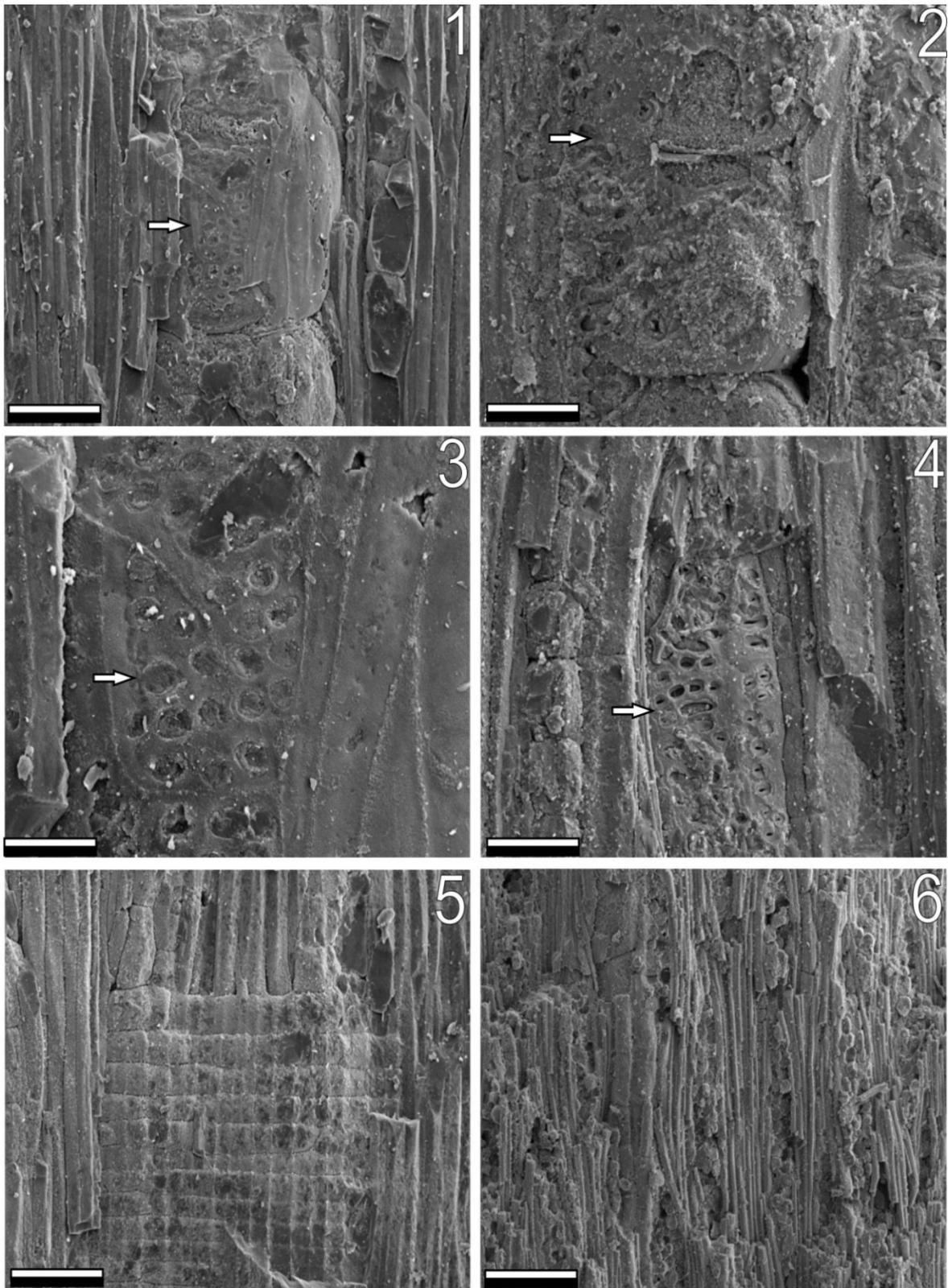
**Lámina 5.12** *Carinianoxylon brasiliense*. M.O. **1- 2 CT**, vasos solitarios y múltiples, vasos con tilosis, parénquima axial apotraqueal reticular. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$  **3 y 4 CLR**. **3-** placas de perforación simples. **4-** serie de cristales en cámara en el parénquima axial. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **5 y 6 CLT**, **5-** radios homogéneos 1-3 seriados. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **6-** detalle de un radio uniseriado. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . (LPP-CZS 0193).

Según Détienne y Jacquet (1983) las características de *Lecythis* son: vasos solitarios y múltiples de 2 y 3, densidad de 3-4 por mm<sup>2</sup>, diámetro tangencial (180-240) μm, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares (7-10) μm, parénquima reticular con 1-2 células de alto, en algunas especies bandas más largas (3-8) células de alto, radios homogéneos a heterogéneos (2-4) seriados, de 7-11 por mm lineal, puntuaciones intervasculares similares a las intervasculares, fibras simples y cristales en cámaras presente en algunas especies.

Por la homogeneidad presentada por los caracteres anatómicos de la madera de las Lecythidaceae (Metcalf y Chalk, 1950), los ejemplares son comparados juntos en las mismas tablas. Además, como el registro fósil es escaso, pareció indispensable un cuadro comparativo con las especies actuales de la región.

### **Comparación**

Los registros de la familia Lecythidaceae datan desde Oligoceno-Eoceno; son pocos los fósiles de maderas de Lecythidaceae existentes. Son ellos: *Lecythioxylon brasiliensi* Milanez 1935 de Brasil, *Lecythioxylon milanezzi* Mussa 1959 de Brasil, *Barringtonioxylon arcotense* Awasthi 1969a de Asia, *Careyoxylon pondicherriense* Awasthi 1969a de Asia, *Carinianoxylon brasiliensi* Selmeier 2003 de Brasil y *cf. Cariniana sp.* y *cf. Eschweilera sp.* Pons y De Francheschi 2007 de Perú.

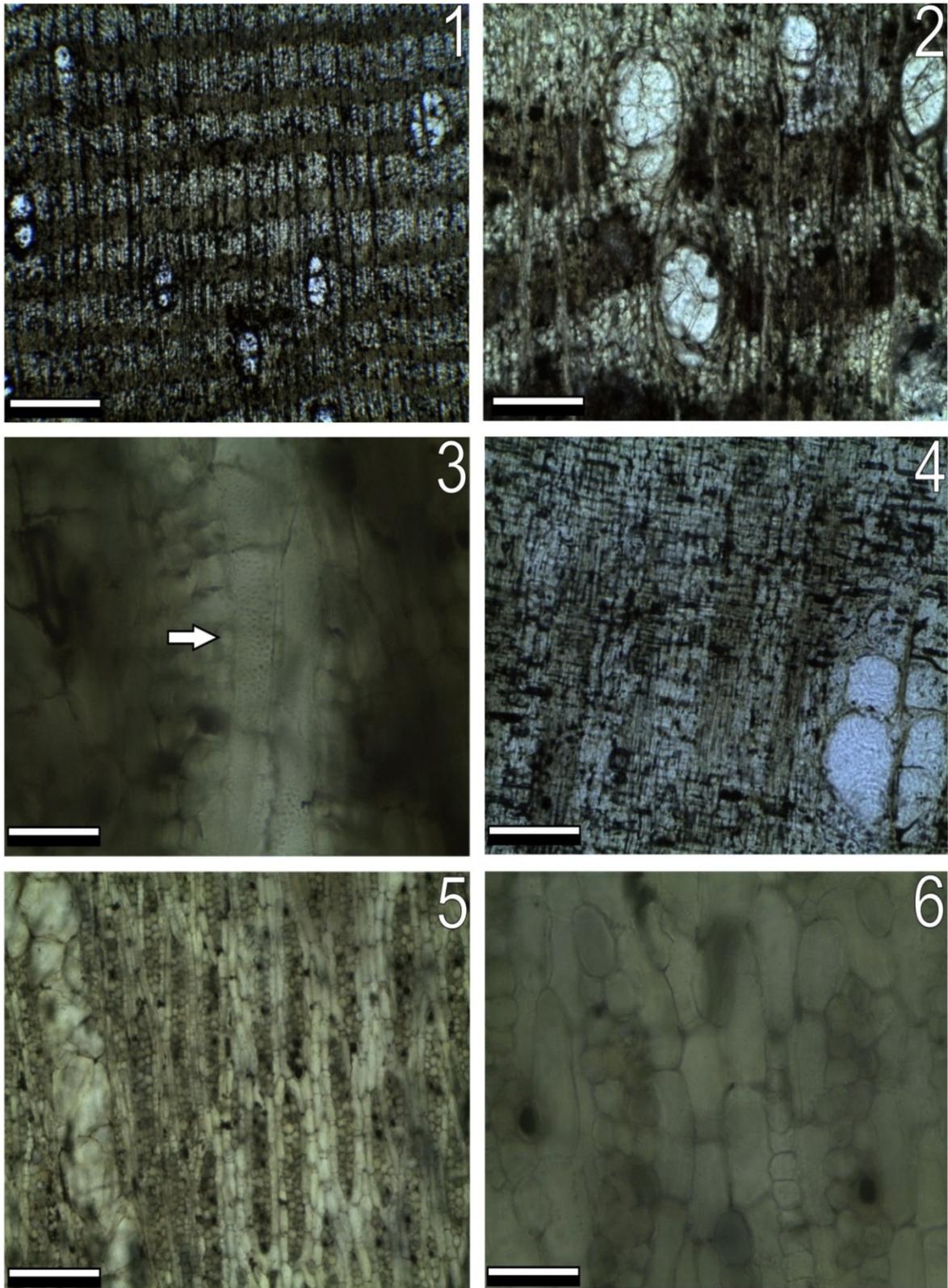


**Lámina 5.13.** *Carinianoxylon brasiliense* MEB. 1. Trayecto rectilíneo de los vasos y puntuaciones intervasculares (flecha). Escala 50  $\mu$ m. 2- placa de perforacion simples (flecha). Escala gráfica = 50  $\mu$ m. 3 y 4- puntuaciones intervasculares (flechas). Escala gráfica = 50  $\mu$ m. 5 y 6-. Vista general de un radio y fibras simples, no septadas con puntuaciones simples. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. 7 y 8- Radios 1-3 seriados, homogéneos con tendencia a heterogéneos. Escalas gráficas = 100  $\mu$ m. (LPP-CZS 0193).

En este trabajo se comparó *Carianoxylon brasiliensi* Selmeier 2003 y *Lecythioxylon milanezzi* Mussa 1959 con las especies *Barringtonioxylon arcotense* Awasthi 1969 y *Careyoxylon pondicherriense* Awasthi 1969, ambos se diferenciaron de los ejemplares estudiados por el tipo y distribución del parénquima axial, los tipos de radios y ausencia de cristales en cámaras en el parénquima axial. (Tabla 5.6).

Además, cuando se compara *Lecythioxylon brasiliensi* Milanez 1935 y *Lecythioxylon milanezzi* Mussa 1959, ambos del Neógeno de Brasil. Resulta que el ejemplar LPP-CZS 0217 se diferencia de ambos por presentar mayor densidad de vasos por mm<sup>2</sup> y mayor cantidad de parénquima, justificando así una nueva especie fósil (Tabla 5.6).

Los especímenes fósiles también fueron comparados con las especies actuales: *Bertholletia excelsa* Humb, *Couratari guianensis* Aublet, *Cariniana multiflora* Ducke, *Coroupita guianensis* Aublet, *Eschweilera alata* Smith, y *Lecythis zabucajo* Aublet que habitan la región amazónica actualmente (Tabla 5.7). La especie más semejante con el ejemplar LPP-CZS 0193 es *Cariniana multiflora* Ducke y el ejemplar LPP-CZS 0217 afín a especie *Lecythis zabucajo* Aubl. (Tabla 5.7).



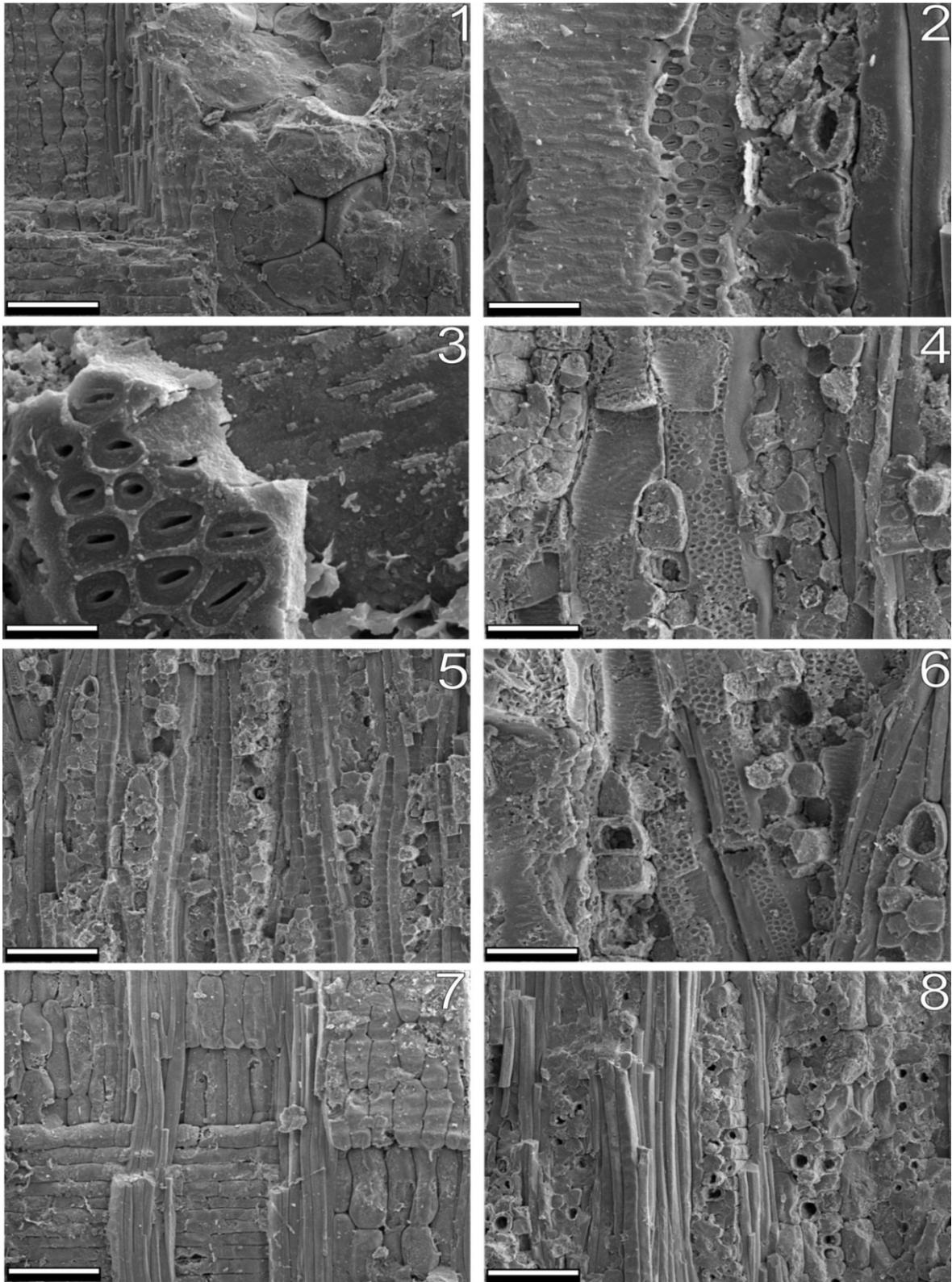
**Lámina 5.14.** *Lecythioxylon sp.nov.* M.O. **1-2 CT**, vasos solitarios y múltiples, vasos con goma/resina, parénquima axial paratraqueal aliforme y confluyente. **3 CLR**, puntuaciones intervasculares alternas. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **4 CT**, parénquima axial y fibras. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **5 y 6 CLT**, radios homogéneos exclusivamente uniseriados. Escalas gráficas = 100  $\mu\text{m}$ . (LPP-CZS 0217).

| Especies/<br>caracteres   | Vasos                            | Parénquima axial  | Radios  | Cristales | Otro   |
|---|----------------------------------|---|---|-----------|--|
| <i>Barringtonioxylon<br/>arctense</i><br>Awasthi 1969a                | 8-16mm <sup>2</sup>              | paratraqueal<br>vasicéntrico,<br>aliforme y<br>confluente 2- 6<br>células de alto y<br>apotraqueal difuso | 6-8 mm<br>1-8 seriados<br>homogéneos y<br>heterogéneos  | ausentes  | tilosis y<br>sílice<br>presente<br>en las<br>células<br>radiales |
| <i>Careyoxylon<br/>pondicherriense</i><br>Awasthi 1969a               | 8-15mm <sup>2</sup>              | paratraqueal<br>esparciado y<br>apotraqueal<br>abundante 1-6<br>células de alto                           | 9-14 mm<br>1-4 seriados<br>homogéneos y<br>heterogéneos | ausentes  | tilosis  |
| <i>Carinianoxylon<br/>brasiliensi</i><br>Selmeier 2003                | 7-14<br>mm <sup>2</sup><br>170µm | reticular 1 hasta 3<br>células de alto  | 8-11 mm<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos | presente  | tilosis  |
| <i>Lecythioylon<br/>brasiliensi</i><br>Milanez 1935                   | 4-5 mm <sup>2</sup>              | en líneas de 1-2<br>células de alto   | 7-12mm<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos  | presente  | _____  |
| <i>Lecythioxylon<br/>Milanezzi</i><br>Mussa 1959                      | 4-5 mm <sup>2</sup>              | en líneas regulares<br>de 1-2 células de<br>alto  | 9-12mm<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos  | presente  | tilosis  |
| <i>Carinianoxylon<br/>brasiliensi</i><br>LPP-CZS 0193<br>Este trabajo | 7-14<br>mm <sup>2</sup><br>170µm | reticular en bandas<br>regulares hasta 3<br>células de alto   | 8-10 mm<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos | presente  | tilosis  |
| <i>Lecythioxylon sp.<br/>nov.</i><br>LPP-CZS 0217<br>Este trabajo     | 4-15<br>mm <sup>2</sup><br>128µm | reticular en bandas<br>regulares con más<br>de 3 células de alto  | 7-12mm<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos  | _____     | tilosis  |

**Tabla 5.6.** Comparación entre especies fósiles de Lecythidaceae.

| <b>Especie/<br/>caracteres</b>                                    | <b>Vasos mm<sup>2</sup></b> | <b>Parénquima</b>  | <b>Radios mm</b>                                     | <b>Cristales</b> |
|---|-----------------------------|--|--|------------------|
| <i>Bertholletia excelsa</i><br>Humb                               | hasta 5<br>500µm            | reticulado con 5<br>células de alto                              | 5-12<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos | presente         |
| <i>Cariniana Multiflora</i><br>Ducke                              | 5-10<br>120-160µm           | reticulado 1- 2<br>células de alto                               | 7-9<br>2-3 seriados                                  | presente         |
| <i>Couratari guianensis</i><br>Aublet                             | 2-4<br>200µm                | reticulado con 4<br>células o más de<br>alto                     | 6-8<br>1-4 seriados                                  | presente         |
| <i>Coroupita guianensis</i><br>Aublet                             | 2-5<br>180µm                | reticulado con 3 a 8<br>células de alto                          | 1-4 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos         | presente         |
| <i>Eschweilera alata</i><br>Smith                                 | 3- 4<br>185µm               | reticulado 1- 2<br>células de alto                               | 12<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos   | —                |
| <i>Lecythis zabucajo</i><br>Aublet                                | 4-7<br>200µm                | reticulado 3-6<br>células de alto                                | 6-10<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos | presente         |
| <i>Carinianoxylon brasiliensi</i><br>LPP-CZS 0193<br>Este trabajo | 7-14<br>170µm               | reticular en bandas<br>regulares hasta 3<br>células de alto      | 8-10<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos |                  |
| <i>Lecythioxylon sp. nov.</i><br>LPP-CZS 0217<br>Este trabajo     | 4-15<br>128µm               | reticular en bandas<br>regulares con más<br>de 3 células de alto | 7-12<br>1-3 seriados<br>homogéneos a<br>heterogéneos |                  |

**Tabla 5.7.** Comparación de los ejemplares estudiados con especies actuales de Lecythidaceae.



**Lámina 5. 15. *Lecythioxylon sp.nov* MEB.** 1. Trayecto rectilíneo de los vasos, placa de perforación simples (flecha) y pared interna de los vasos con puntuaciones intervasculares. Escala gráfica = 100  $\mu$ m 2. Fibras simples, no septadas con puntuaciones simples. Escala gráfica = 50  $\mu$ m. 3. Parénquima disyuntivo (flecha). Escala gráfica = 50  $\mu$ m. 4. Radios uniseriados homogéneos. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. (LPP-CZS 0217).

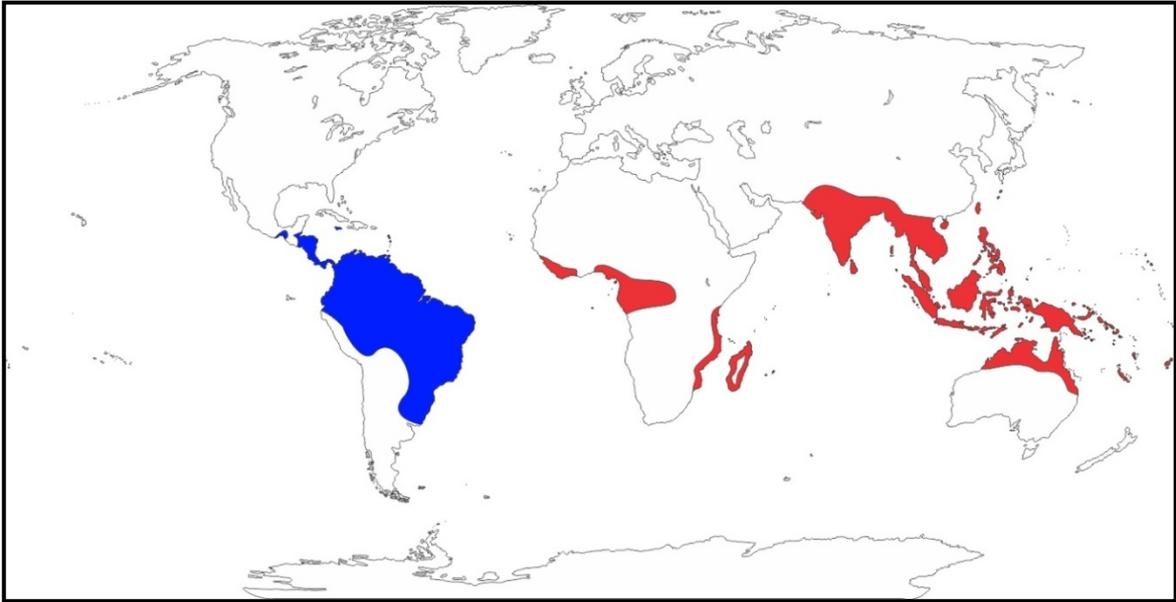
### **La familia Lecythidaceae**

Actualmente la familia posee 25 géneros y 315 especies. Se encuentra distribuída mayormente en los neotrópicos, mientras otros géneros son restrictos a los trópicos este y oeste de África, Madagascar, Mauritius y norte tropical de Asia al norte de Australia (Lens *et al.*, 2007) (Figura 5.6).

Lecythidaceae está dividida en cinco subfamilias: Scytopetaloidae, Foetidioideae, Planchonioideae y de las cuales apenas dos (Lecythioideae y Napoleonaeoideae) se encuentran apenas en América (Mori y Prance, 1999; Lens *et al.*, 2007). Las Lecythidaceae representan un importante grupo arbóreo, propio de bosques tropicales y tierras húmedas, correspondiendo a árboles desde pequeño a gran porte, como *Bertholletia excelsa* por ejemplo, conocida popularmente como “*la reina de la selva*” porque llega a alcanzar 50-60 m de altura. La subfamilia Lecythioideae es la más abundante en el Amazonas y se encuentra representada por los géneros: *Allantoma*, *Bertholletia*, *Cariniana*, *Corythophora*, *Couratari*, *Couroupita*, *Eschweilera*, *Gustavia*, *Grias* y *Lecythis*. Excepto *Asteranthos*, representada por la especie *A. brasilienses*, la cual se ubica en la subfamilia Napoleonaeoideae (Aristeguieta, 2003).

Se destacan los trabajos de Zeeuw (1990, 1992) donde, además de descripciones, elaboró claves de identificación incluyendo sólo material correspondiente a esta familia. Las Lecythidaceae son árboles tropicales de planicie y que alcanzaron su mayor diversidad de especies en el neotrópico. En Sudamérica, se presenta mayormente diversificada en los hábitats de selva del Amazonas y Guayanas donde más de 50% las especies son endémicas del Amazonas (Mori, 1990). En el mismo trabajo, Mori observó que *Cariniana* se distribuye principalmente en el Oeste del Amazonas, mientras *Couratari*, *Eschweilera* y *Lecythis* son más diversas en la parte central del Amazonas y Guayanas.

León (2008), destaca la importancia del conocimiento de la anatomía de la madera de Lecythidaceae, por ser un grupo taxonómico con una importante representación en el país, especialmente en el Amazonas, y que poco se conoce de la anatomía de la madera de las especies que crecen en Brasil, lo que dificulta la identificación de especies.



**Figura 5.6.** Mapa de distribución actual de Lecythidaceae. En azul las subfamilias (Lecythioideae y Napoleonaeoideae) que se encuentran en América y en rojo las demás subfamilias.

Familia **Sapotaceae** Jussieu 1789

**Género** *Manilkaroxylon* Grambast-Fessard 1968

**Especie tipo.** *Manilkaroxylon crystallophora* Grambast-Fessard 1968

*Manilkaroxylon sp. nov.*

Láminas (5.16-5.17)

**Afinidad botánica.** Sapotaceae. *Manilkara* Adans/ *Pouteria* Aubl.

**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0135 PRJ 9

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Acre, Brasil

### Descripción

Fragmento de estructura secundaria del xilema preservada con 20 cm de largo. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo con un patrón de distribución diagonal/radial; de tamaños similares,

y de contorno oval, son solitarios (35%) y múltiples de 2 (40%), 3 (10%), 4 (10%) y 5 (5%), con un diámetro tangencial promedio de 125  $\mu\text{m}$  (90-160) y una densidad media de 20 (18-30) por  $\text{mm}^2$  (láminas 5.16, 1, 2 y 5.17, 1). Los elementos de vasos son de tamaño mediano o largo, con una longitud de 700  $\mu\text{m}$  (600-800), con paredes terminales rectilíneas a oblicuas y placas de perforación de tipo simples (láminas 5.16, 3,4 y 5.17, 1). Las puntuaciones intervasculares son alternas, con apertura lenticular inclusa y con diámetro de 6  $\mu\text{m}$  (5-10) (láminas 5.16, 3, 4 y 5.17, 1, 2). Las fibras son simples, de sección poligonal, no septadas, con paredes gruesas y con lumen de 6  $\mu\text{m}$  (4-8) de diámetro (lámina 5.17, 3, 4). El parénquima axial es paratraqueal escaso y apotraqueal difuso, a veces formando bandas de 1 a 2 células de alto (lámina 5.16, 1, 2), en algunos se observan series de hasta 15 cristales en cámara (lámina 5.17, 3). Los radios son numerosos, en un promedio de 12 (10-15) por  $\text{mm}$  lineal, son heterogéneos, constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, mayormente uniseriados (70%) y biseriados (30%), son del tipo I de Kribs, presentan una altura de 350  $\mu\text{m}$  (300-500) y 35 (30-60)  $\mu\text{m}$  de ancho y altura en número de células promedio es de 10 (9-18) (láminas 5.16, 5 y 5.17, 5, 6). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares en forma y tamaño (lámina 5.16, 6).

## Discusión

Las características anatómicas principales de la familia Sapotaceae descritas por Metcalfe y Chalk (1950) son: vasos solitarios y múltiples de hasta 5, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, elementos de vasos de tamaño mediano. Parénquima axial apotraqueal bandeado, variando de líneas regulares uniseriadas a bandas multiseriadas. Radios 1-6 seriados, pero generalmente 2-3 seriados, heterogéneos. Fibras con puntuaciones simples, ocasionalmente areoladas, traqueidas vasicéntricas presentes en algunos géneros. Sílice presente en muchos géneros. Estos caracteres coinciden plenamente con el ejemplar descrito, por ello es incluido en la familia Sapotaceae.

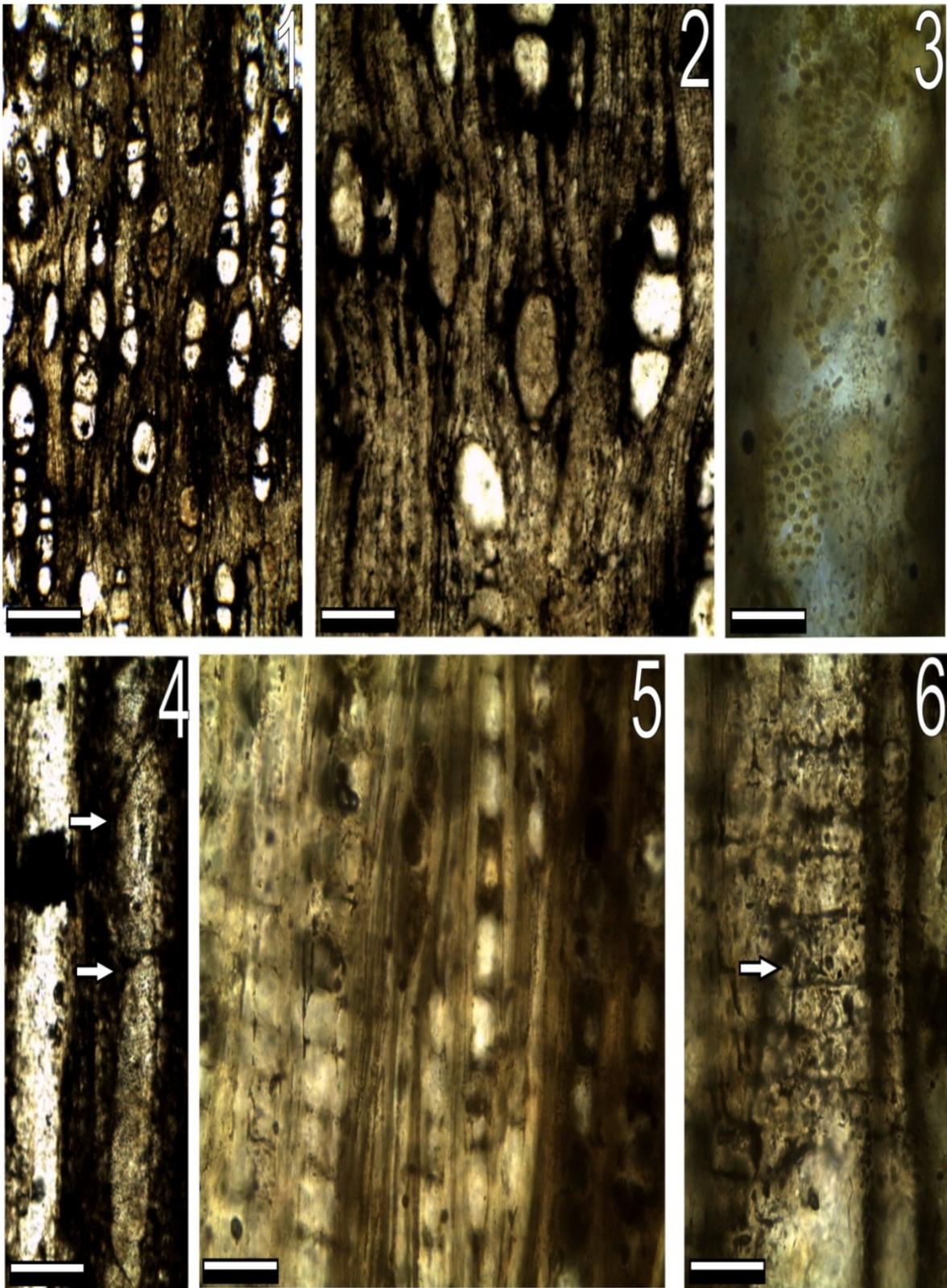
La familia Sapotaceae posee géneros muy difíciles de separar por la anatomía de la madera. Los caracteres principales de reconocimiento de esta familia y observados en el espécimen fósil analizado, son: vasos a menudo en distribución radial, a veces en grupos o filas oblicuas, parénquima en líneas tangenciales, rayos numeroso de 10 a 20 por  $\text{mm}$ , puntuaciones intervasculares generalmente grandes y alargadas, presencia de partículas de sílice en las células de los radios, excepto en algunos géneros como (*Bumelia* Swartz,

*Chloroluma* Ducke, *Manilkara* Adansy *Pradosia* Liais), el cumplimiento de estos caracteres le confiere a esta familia una estructura típica. (Détienne y Jacquet, 1983 pp. 309).

### Comparación

Se comparó el ejemplar descrito con las especies fósiles: *Manilkaroxylon crystallophora* Grambast-Fessard 1968 de Europa, *Manilkaroxylon bohemicum* Prakash *et al.*, 1974, *Arganioxylon sardum* Biondi 1981, *Bumelioxylon holleisii* Selmeier 1991 de Europa; *Sapotoxylon multiporosum* Prakash *et al.*, 1982 de Africa; *Siderinium pitensis* Ahmed *et al.*, 1991 de Pakistán y *Madhuca palaeolongifolia* Awasthi y Mehrota 1993 de Asia. Además, con géneros actuales más cercanos anatómicamente como *Manilkara* Adans y *Pouteria* Aublet (Tabla 5.8).

A partir de esta comparación, *Manilkaroxylon sp. nov.*, difiere de *Manilkaroxylon crystallophora* Grambast-Fessard 1968 porque posee mayor cantidad de vasos por mm<sup>2</sup> y radios hasta 10 seriados, de *Manilkaroxylon bohemicum* Prakash *et al.*, 1974 y de *Sapotoxylon multiporosum* Prakash *et al.*, 1982 por el parénquima y radios 1-3 seriados, de *Arganioxylon sardum* Biondi 1981 porque este presenta mayor densidad de vasos y parénquima confluyente, de *Bumelioxylon holleisii* Selmeier 1991 por tener mayor cantidad de parénquima y radios 1-3 seriados, de *Siderinium pitensis* Ahmed *et al.*, 1991 por tener menor densidad de vasos y múltiples hasta 3 y menos parénquima y de *Madhuca palaeolongifolia* Awasthi y Mehrota 1993 por menor densidad de vasos y radios uniseriados parcialmente biseriados, y cristales en las células radiales (Tabla 5.8). Por todos los caracteres presentados: densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, tipo y disposición de parénquima, y radios se asigna el ejemplar al género fósil *Manilkaroxylon* Grambast-Fessard 1968 y por la ausencia de una especie que comparta todo el conjunto de caracteres se justifica la creación de una especie nueva (Tabla 5.8).



**Lámina 5.16.** *Manilkaroxylon sp. nov.* M.O. 1- 2. CT, vasos solitarios y múltiples, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso a veces formando bandas de 1 a 2 células de alto. Escalas gráficas =100  $\mu$ m y 200  $\mu$ m 3. CLR, puntuaciones intervasculares alternas. Escala gráfica = 50  $\mu$ m 4. CLR, placas de perforación simples. Escala gráfica = 50  $\mu$ m 5. CLT, radios 6. CLR, placas de perforación simples. Escala gráfica = 50  $\mu$ m

heterogéneos uniseriados. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **6 CLT.** puntuaciones radio-vasculares. Escala gráfica = 20  $\mu\text{m}$ . (LPP-CZS 0135).

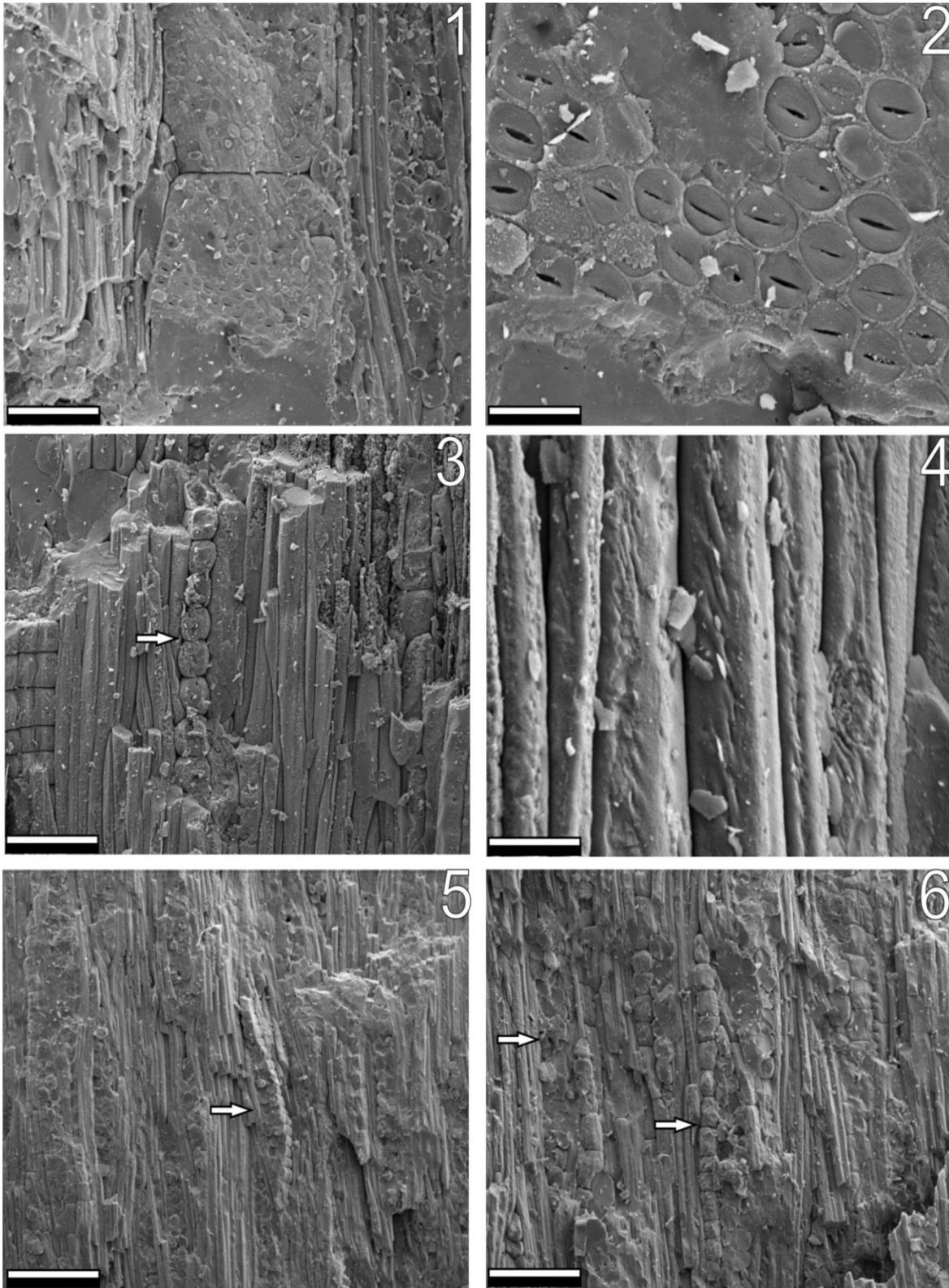
---

Con respecto a los géneros actuales, *Manilkara* Adans, comparte caracteres como densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , fibras, radios y presencia de cristales, y *Pouteria* Aublet es similar en las características del parénquima axial, fibras, radios y cristales presentes. Por eso se lo relaciona al ejemplar fósil con estos géneros actuales.

### **Familia Sapotaceae**

Actualmente la familia Sapotaceae está integrada por 58 géneros y 1250 especies distribuidas en regiones tropicales y subtropicales. Posee alrededor de 400 especies en el Neotrópico, cerca de 350 especies en África y alrededor 350 en Asia tropical y el Pacífico. Gran parte de los integrantes de esta familia habitan la selva de tierras bajas primaria y su mayor diversidad se encuentra en una amplia franja de Venezuela y las Guayanas a través del Amazonas brasileño hasta el pie de monte de los Andes en Colombia, Ecuador y Perú, y también en la costa de Brasil. Pennington, (1990, 1991) dieron a conocer que en las proximidades de Manaus 102 especies, y reorganizó la familia disminuyendo el número de tribus y géneros, y estableció 53 géneros distribuidos en cinco tribus: Mimosopeae, Isonandreae, Sideroxyleae, Chrysophylleae y Omphalocarpeae.

*Manilkara* Aubl. es un género arbóreo y que posee actualmente aproximadamente 79 especies así distribuidas: 30 en Sudamérica, 30 en África, 5 en Madagascar y 14 en el Sudeste de Asia. En Brasil el género se encuentra distribuido por todo el territorio y habita diversos ambientes (Armstrong, 2010).

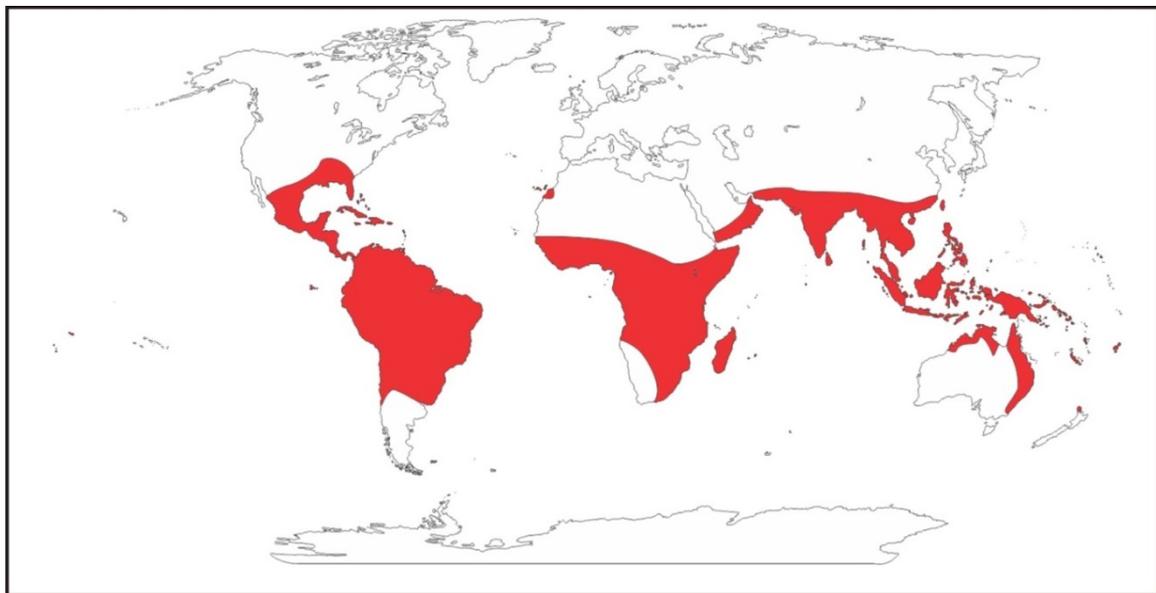


**Lámina 5.17. *Manilkaroxylon* sp. nov. MEB. 1.** Vasos y placa de perforación simples. Escala gráfica = 100  $\mu$ m **2.** puntuaciones intervasculares alternas con abertura lenticular. Escala gráfica = 10  $\mu$ m **3.** Detalle de una serie cristalífera (flecha), parénquima y fibras. Escala gráfica = 100  $\mu$ m **4.** Detalle de las fibras simples no septadas. Escala gráfica = 20  $\mu$ m **5 y 6.** Radios heterogéneos, uniseriados y biseriados (flecha) y series cristalíferas (flecha). Escalas gráficas =100  $\mu$ m. (LPP-CZS 0135).

| <b>Especie/caracteres</b>   | <b>Vasos por mm<sup>2</sup><br/>y diámetro<br/>tangencial</b> | <b>Parénquima</b>   | <b>Radios por mm<br/>lineal</b>   | <b>Cristales</b>                           |
|---|---|---|---|--|
| <i>Manilkaroxylon<br/>crystallophora</i><br>Grambast-Fessard<br>1968    | 40-100 mm <sup>2</sup><br>100-200µm                           | paratraqueal<br>escaso y<br>apotraqueal en<br>bandas con más<br>de 3 células de<br>altura             | 4-10 seriados<br>heterogéneos<br>>12 mm   | presente                                   |
| <i>Manilkaroxylon<br/>bohemicum</i><br>Prakash <i>et al.</i> ,<br>1974. | 20-40 mm <sup>2</sup><br>100-200µm                            | paratraqueal<br>escaso y<br>apotraqueal en<br>bandas con más<br>de 3 células de<br>altura             | 1-3 seriados<br>heterogéneos<br>>12 mm  | presente                                   |
| <i>Arganioxylon<br/>sardum</i><br>Biondi 1981                           | 40-100 mm <sup>2</sup><br>50-100                              | parénquima axial<br>confluente  | 1-3 seriados<br>heterogéneos<br>> 12 mm   | —  |
| <i>Sapotoxylon<br/>multiporosum</i><br>Prakash <i>et al.</i> ,<br>1981  | múltiples hasta 10<br>60-120 mm <sup>2</sup>                  | paratraqueal de<br>vasicéntrico a<br>escaso y<br>apotraqueal en<br>bandas de 1-3<br>células de altura | 1-2 seriados<br>heterogéneos<br>18-22 por mm                                    | presente                                   |
| <i>Bumelioxylon<br/>holleisii</i><br>Selmeier 1991                      | —   | paratraqueal<br>escaso y<br>apotraqueal en<br>bandas con más<br>de 3 células de<br>altura             | 1-3 seriados<br>heterogéneos<br>> 12 mm   | —  |
| <i>Siderinium<br/>pitensis</i><br>Ahmed <i>et al.</i> ,<br>1991         | múltiples hasta 3<br>de 3-7 mm <sup>2</sup>                   | apotraqueal<br>bandas 1 célula de<br>altura   | 1-2 seriados<br>heterogéneos<br>12-18 por mm                                    | —  |
| <i>Madhuca<br/>palaeolongifolia</i><br>Awasthi y Mehrota<br>1993        | múltiples hasta 6<br>7-15 mm <sup>2</sup><br>—                | apotraqueal<br>bandas con 1-2<br>células de altura  | uniseriados y<br>uniseriados<br>parcialmente<br>biseriados<br>heterogéneos<br>— | cristales<br>en las<br>células<br>radiales |

| Especie/caracteres                  | Vasos por mm <sup>2</sup><br>y diámetro<br>tangencial   | Parénquima  | Radios por mm<br>lineal                      | Cristales   |
|-------------------------------------|---|---|--|---|
| <i>Pouteria</i><br>Aublet           | múltiples hasta 3<br>6-8 mm <sup>2</sup><br>120-200µm   | paratraqueal en<br>bandas de 1-<br>células de altura  | 1-2 seriados<br>heterogéneos<br>10-13 por mm | presente  |
| <i>Manilkara</i><br>Adans           | múltiples hasta 5<br>15-22 mm <sup>2</sup><br>80-155 µm | paratraqueal en<br>bandas con más<br>de 3 células de<br>altura                                      | 1-2 seriados<br>heterogéneos<br>8-9 por mm   | presente  |
| <b>LPP-CZS 0135</b><br>Este trabajo | múltiples hasta 5<br>20 mm <sup>2</sup><br>125µm        | paratraqueal<br>escaso y<br>apotraqueal a<br>veces formando<br>bandas de 1 a 2<br>células de altura | 1-2 seriados<br>heterogéneos<br>12-15 por mm | presentes<br>series con<br>hasta 15<br>cristales<br>en<br>cámaras |

**Tabla 5.8.** Comparación entre especies fósiles y actuales de Sapotaceae.



**Figura 5.7.** Distribución actual de la familia Sapotaceae.

Orden **Myrtales**

Familia **Combretaceae** Brown 1810

*Terminalioxylon* Schönfeld 1949

**Especie tipo.** *Terminalioxylon naranjo* Schönfeld 1949

*Terminalioxylon erichsenii* Mussa 1958

Láminas (5.18- 5.19)

**Afinidad botánica.** Combretaceae. *Terminalia* L.

**Material estudiado y localidades.**

**De referencia.** LPP-CZS 0141 PRJ 6

**Adicional.** 0226 PRE 06

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Río Envira, Acre, Brasil.

**Descripción**

Los fragmentos analizados poseen anillos de crecimiento indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y presentan un patrón de distribución diagonal/radial. Son de contorno oval/elíptico. Los elementos de vasos son predominantemente solitarios (80%) pero también se observan múltiples de 2 (20%), poseen diámetro tangencial de 70  $\mu\text{m}$  (50-100), con densidad media de 15 (10-20) por  $\text{mm}^2$  (láminas 5.18, 1, 2 y 5.19, 1, 2). Elementos de vasos cortos a medianos, con una longitud de 200  $\mu\text{m}$  (100-600), con paredes terminales rectilíneas/oblicuas y placas de perforación de tipo simples. Las puntuaciones intervasculares son alternas, ornadas y con diámetro de 6  $\mu\text{m}$  (5-8) (láminas 5.18, 3, 4 y 5.19, 1, 2, 3). Las fibras son simples, no septadas, de sección poligonal, con paredes gruesas y lumen que mide 5  $\mu\text{m}$  (6-8) de diámetro (láminas 5.18, 2 y 5.19, 4). El parénquima axial paratraqueal es vasicéntrico, a veces unilateral y aliforme a confluyente, algunas veces formando bandas con más de 3 células de alto (lámina 5.18, 1, 2). Los radios son numerosos, se encuentran en un promedio de 10 (8-18) por mm

lineal, exclusivamente uniseriados, heterogéneos, constituidos por células procumbentes y cuadradas o erectas, tipo III de Kribs. Presentan una altura de 265  $\mu\text{m}$  (50-500) y 20  $\mu\text{m}$  (10-30) de ancho. La altura en número de células es de 10 (6-20) (láminas 5.18, 5, 6 y 5.19, 4). Las puntuaciones radiovasculares son similares a las intervasculares.

## Discusión

Según Metcalfe y Chalk, (1950) la anatomía de la familia Combretaceae está caracterizada por la presencia de vasos solitarios y múltiples, placas de perforación simples, puntuaciones alternas, ornadas, parénquima típicamente aliforme a confluyente, ocasionalmente vasicéntrico y en bandas, traqueidas vasicéntricas presentes en algunos géneros. Radios típicamente uniseriados, pocos géneros con biseriados. Este conjunto de caracteres permitieron incluir a los ejemplares analizados en la familia Combretaceae, presentando una estrecha relación con *Terminalia* por poseer: porosidad difusa, vasos solitarios y/o múltiples, vasos con diámetros cortos, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, radios generalmente uniseriados, de homogéneos a heterogéneos, parénquima axial paratraqueal escaso, en algunos géneros aliforme, confluyente o bandeado e infrecuentementemarginal (Metcalfe y Chalk, 1950; Détienne y Jacquet, 1983; Miller y Détienne, 2001).

## Comparaciones

*Terminalioxylon* Schönfeld 1947 es un género bien representado en el registro fosilífero, posee muchas especies distribuidas en el mundo, principalmente en África, Asia y Europa. En Sudamérica este taxón se describió por primera vez con dos especies, *Terminalioxylon naranjo* y *T. porosum*, Schönfeld 1947 en Colombia, seguido por *T. erichsenii* Mussa 1958 para la Formación Barreiras, (Brasil), luego *T. portae* por Mirioni en 1965 (Colombia) y más recientemente *T. lajaum* Ramos *et al.*, 2012 de la Formación El Palmar (Argentina).

Los especímenes descritos fueron comparados con *T. naranjo* Schönfeld 1947, *T. porosum* Schönfeld 1947, *T. erichsenii* Mussa 1958, *T. edwardsii* Müller y Mädél 1973, *T. sivalicus* Prasad 1989, *Anogeissoxylon rehmanense* Ahmed *et al.*, 2007, y *T. lajaum* Ramos *et al.*, 2012 (Tabla 5.9).

| Especie /caracteres   | Vasos por mm <sup>2</sup> y diámetro tangencial | Parénquima axial  | Fibras      | Radios por mm lineal                             | Cristales                                   |
|---|---|---|-------------|--|---|
| <i>T. naranjo</i><br>Schönfeld 1947                           | 120-160µm                                       | abundante, paratraqueal, aliforme y confluyente                                     | —           | mayoría uniseriados<br>5-6 mm                    | —   |
| <i>T. porosum</i><br>Schönfeld 1947                           | 100-300µm                                       | abundante, paratraqueal, aliforme y confluyente                                     | —           | mayoría uniseriados<br>—                         | —   |
| <i>T. erichsenii</i><br>Mussa 1958                            | 4-5 mm <sup>2</sup><br>30-100µm                 | paratraqueal vasicéntrico en bandas e apotraqueal difuso                            | no septadas | homogéneos/heterogéneos uniseriados<br>13-16 mm  | —   |
| <i>T. edwardsii</i><br>Müller y Mädél 1973                    | 7-23 mm <sup>2</sup><br>70-160µm                | vasicéntrico a aliforme   | no septadas | homogéneos/heterogéneos 1-2 seriados<br>2-17 mm  | cristales en las células radiales           |
| <i>T. sivalicus</i><br>Prasad 1989                            | 4-5mm <sup>2</sup><br>35-240µm                  | paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente                                   | septadas    | heterogéneos uniseriados<br>14-22 mm             | —   |
| <i>Anogeissoxylon rehmaense</i><br>Ahmed <i>et al.</i> , 2007 | 4-7 mm <sup>2</sup><br>70-200µm                 | paratraqueal vasicéntrico, aliforme formando bandas                                 | no septadas | homogéneos/heterogéneos 1-2 seriados<br>12-32 mm | —   |
| <i>T. lajaum</i><br>Ramos <i>et al.</i> , 2012                | 6-20 mm <sup>2</sup><br>170-200µm               | vasicéntrico, confluentes y en bandas   | septadas    | homogéneos 1-2 seriados<br>14-20 mm              | cristales en cámaras en el parénquima axial |
| <b>LPP-CZS 0141 y 0206</b> este trabajo                       | 10-20 mm <sup>2</sup><br>50-100µm               | paratraqueal vasicéntrico a unilateral, aliforme a confluyente a veces forma bandas | no septadas | heterogéneos uniseriados<br>8-18 mm              | —   |

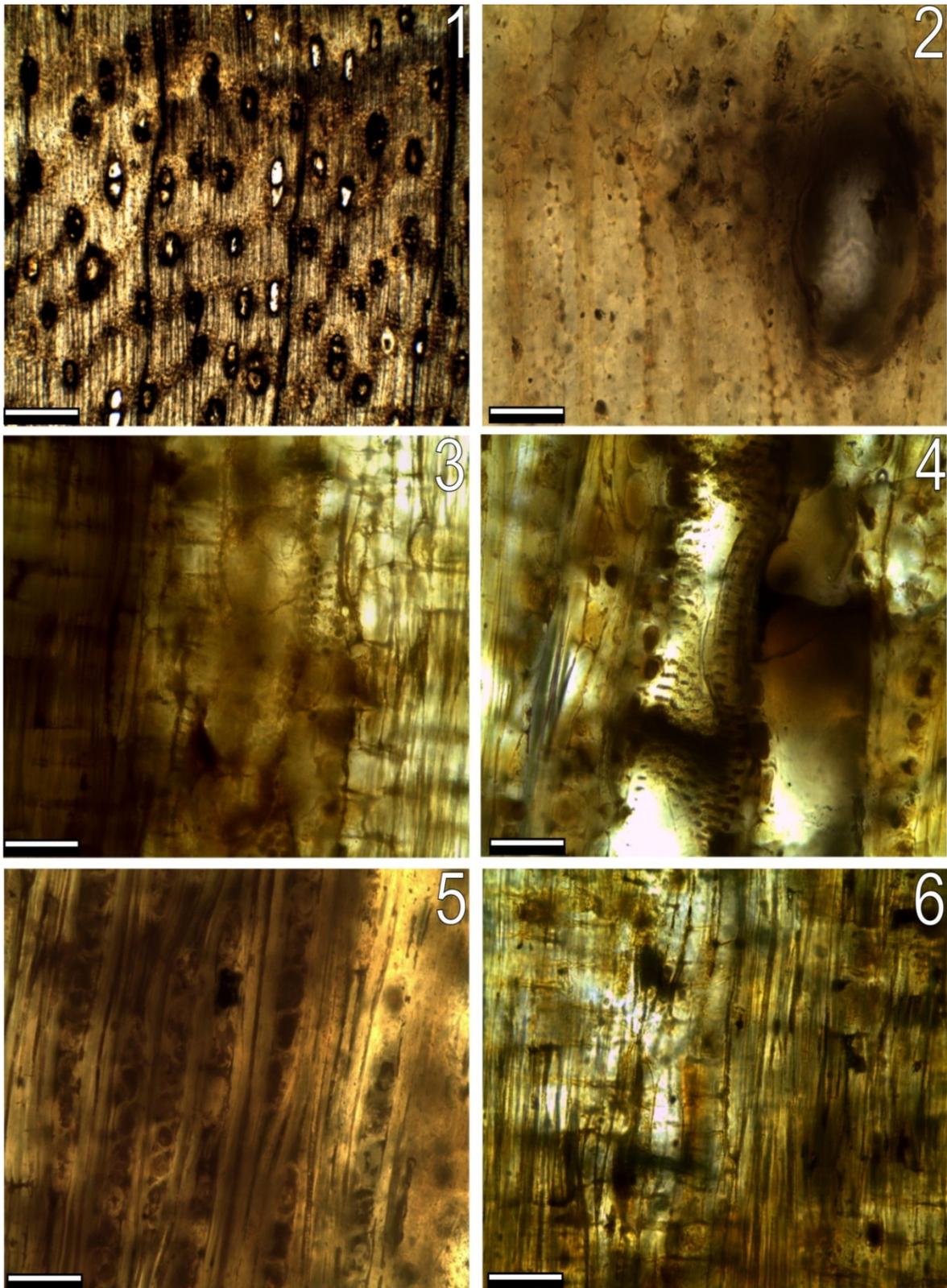
**Tabla 5.9.** Comparación entre géneros y especies fósiles de Combretaceae.

Los ejemplares se diferencian de *T. naranjo* porque poseen radios exclusivamente uniseriados y mayor densidad por mm lineal, de *T. porosum* se diferenció porque posee vasos con mayor diámetro tangencial y por los radios 1-2 seriados; de *T. edwardsii*, *T. sivalicus*, y *T. lajaum* por la densidad de vasos por mm<sup>2</sup> y por los radios 1-2 seriados, fibras septadas y cristales. Se diferenció de *Anogeissoxylon rehmanense* por la densidad de vasos por mm<sup>2</sup> y por las radios 1-2 seriados. La única diferencia que los ejemplares presentaron con *T. erichsenii* Mussa (1958) fue la densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, por ello, se determina taxonómicamente como *T. erichsenii* Mussa (Tabla 5.9).

### **Familia Combretaceae**

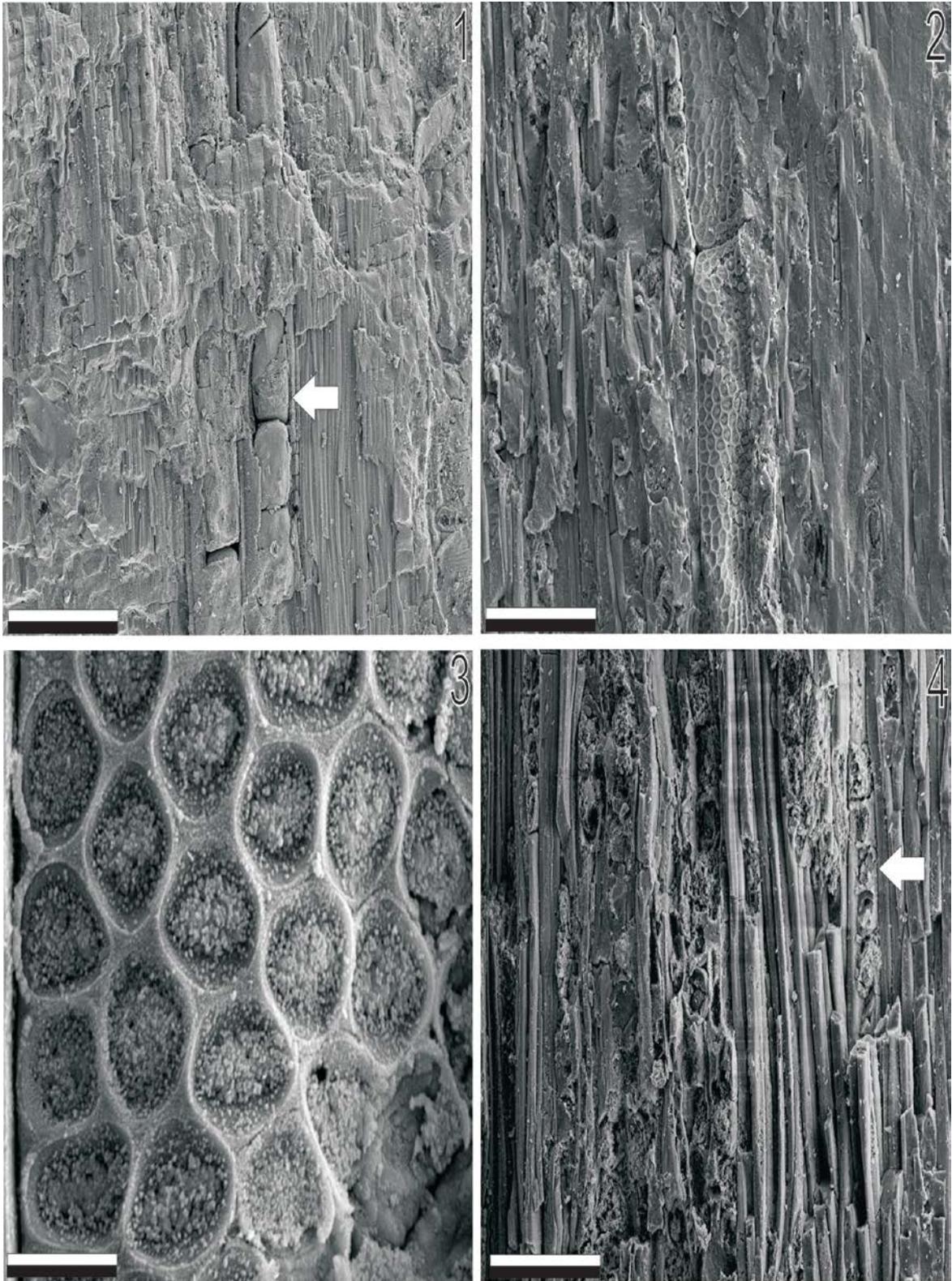
La familia Combretaceae posee cerca de 13 géneros y 500 especies, con distribución tropical (Figura 5.8), que se producen en ambientes cálidos de todos los continentes, con los centros de diversidad en África y Asia. Las especies de esta familia son integrantes importantes de los manglares, selvas tropicales y las regiones semiáridas (Stace, 2004). En Brasil, ocurren seis géneros con aproximadamente 70 especies que crecen en casi todas las formaciones vegetacionales brasileñas (Maquete y Valente, 2006).

De acuerdo con Exell y Stace (1966), Combretaceae está dividida en dos subfamilias: Strephonematoideae, sin representantes en la flora brasileña, y Combretoideae, dividida en dos tribus: Laguncularieae y Combreteae las cuales poseen representantes en la flora neotropical. El género *Terminalia* se distribuye en todos los continentes. La complejidad taxonómica y filogenética de la subfamilia Combretoideae es reconocida por la mayoría de los autores, especialmente la amplia variación morfológica en flores, frutas y brotes vegetativos (Tan *et al.*, 2002; Loiola *et al.*, 2009). Especies de Combretaceae son de valor económico; las semillas de los frutos de *Terminalia cattapa* (castañuela de India o almendra) y el aceite se utilizan como alimentación en la India (Stace, 2004).



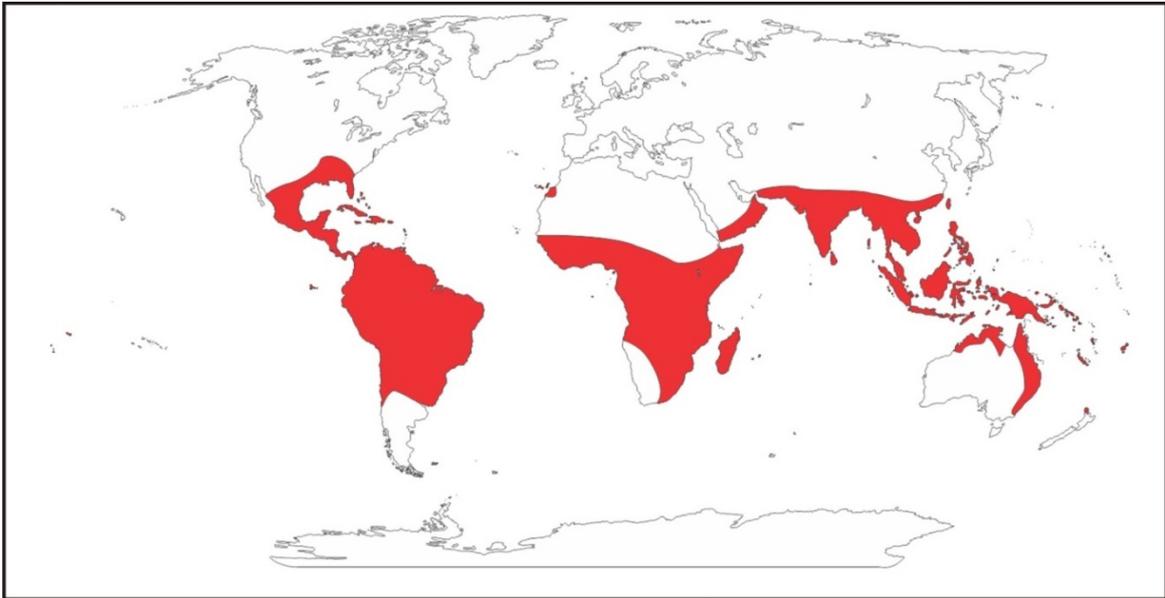
**Lámina 5.18.** *Terminalioxylon erichsenii* Mussa. M.O. 1- 2. CT.1. vasos solitarios y múltiples, parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal poco a veces formando bandas de 1 a 2 células de alto. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$  2. Detalle de una vaso solitario, parénquima y fibras. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$  3. CLR. puntuaciones intervasculares alternas. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  4. CLR. placas de perforación simples. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  5. CLT. puntuaciones radio-vasculares. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  6. CLT. puntuaciones radio-vasculares. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$

Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$  **6. CLT.** radios heterogéneos mayoría uniseriados. Escalas gráficas = 100  $\mu\text{m}$  y 50  $\mu\text{m}$ . (LPP-CZS 0141).



**Lámina 5.19.** *Terminalioxylon erichsenii* Mussa. **MEB.** 1- vasos solitarios y placa de perforación simples (flecha) Escala gráfica = 100  $\mu$ m. 2- puntuaciones intervasculares y dos miembros de vasos. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. 3- Detalle de las puntuaciones intervasculares alternas y ornadas. Escala gráfica = 10  $\mu$ m. 4- Vista general de las fibras simples no septadas y de los radios uniseriados. Escala gráfica = 100  $\mu$ m (LPP-CZS 0141).

---



**Figura 5.8.** Mapa de distribución actual de la familia Combretaceae.

---

Familia **Myrtaceae** Jusseau 1789

***Myrtaceae xilotipo 1***

Láminas (5.20-5.21)

**Afinidad botánica.** Myrtaceae. *Campomanesia*. Ruiz y Pav.

**Material estudiado y localidades.**

**De referencia.** LPP-CZS 0015 PRJ 2

**Adicionales.** LPP-CZS 0119 PRJ 4, LPP-CZS 0120 PRJ 5, LPP-CZS 0131 PRJ 8, LPP-CZS 0209, 0229 PRE 06

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Río Envira, Acre, Brasil

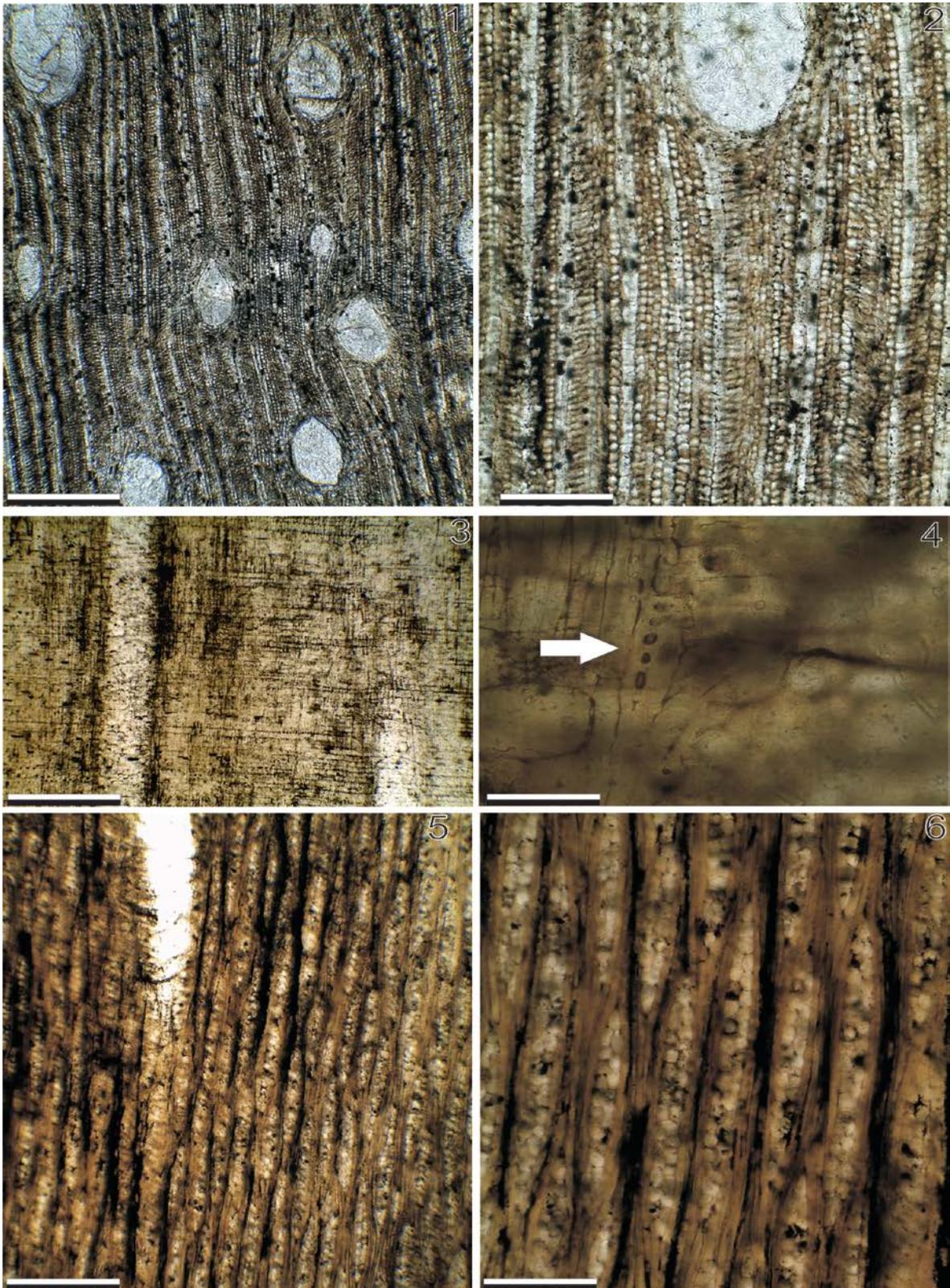
### **Descripción**

Fragmentos de estructura secundaria de diversos tamaños con buen estado de preservación. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. La porosidad es difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y no presentan patrón de distribución, son de contorno circular/elíptico. Vasos predominantemente solitarios (90%), pero también se observan múltiples de 2 (10%), poseen un diámetro tangencial de 148  $\mu\text{m}$  (44-230), con densidad media de 7 (4-10) por  $\text{mm}^2$  (lámina 5.20, 1, 2), son vasos cortos, con una longitud de 127  $\mu\text{m}$  (41- 435), paredes terminales oblicuas y placas de perforación simples (láminas 5.20, 3 y 5.21, 1,2). Las puntuaciones intervasculares son circulares y alternas, con abertura lenticular inclusa y con diámetro promedio de 10  $\mu\text{m}$  (9-13) (láminas 5.20, 3 y 5.21, 1, 2). Parénquima axial paratraqueal de escaso a vasicéntrico y apotraqueal difuso (lámina 5.20, 1, 2). Parénquima disyuntivo presente (lámina 5.21, 3, 4). Fibras simples, no septadas con paredes medianas a gruesas de lumen 6,5  $\mu\text{m}$  (4-8) (lámina 5.21, 5, 6), fibrotraqueidas presentes alrededor de los vasos (lámina 5.20, 4). Radios numerosos, se encuentran en un promedio de 10 (8-15) por  $\text{mm}$  lineal, heterogéneos, constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, mayormente biseriados (90%), y uniseriados (10%), son del tipo II de Kribs, Presentan una altura de 480 $\mu\text{m}$  (234-618), ancho de 49 $\mu\text{m}$  (26-70) y 12 células de alto (4-17). (láminas 5.20, 5, 6 y 5.21, 7, 8). Las puntuaciones radiovasculares aparentemente simples, redondeadas o angulares, algunas, alargadas. Cristales no observados.

### **Discusión**

Según Metcalfe y Chalk (1950). El conjunto de caracteres como: vasos solitarios, pequeños, sin patrón de distribución definido, placas de perforación simples, puntuaciones alternas; parénquima axial típicamente difuso o en bandas uniseriadas; fibras simples; radios de (2-6) seriados, mayoría 2-3 seriados, o exclusivamente uniseriados, generalmente heterogéneos; las puntuaciones radio vasculares pueden ser semejantes a las intervasculares o más alargadas, con distintos tamaños y disposición; traqueídas

vasicéntricas presente en algunos géneros; permitieron relacionar a los ejemplares descritos a la familia Myrtaceae.



**Lámina 5.20.** *Myrtaceae xilotipo 1*. MO. 1 y 2- CT. 1. Vasos solitarios, parenquima axial paratraqueal de escaso a vasicentrico y apotraqueal difuso. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . 2. Detalle de

un vaso, parénquima escaso, y fibras. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **3 y 4- CLR. 3.** Elementos de vasos cortos. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . **4.** Fibrotraqueidas presentes, alrededor de los vasos (flecha). Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **5 y 6 CLT. 6** Radios numerosos, se encuentran en un promedio de 10 por mm lineal, heterogéneos, constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, mayormente biseriados. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0015).

---

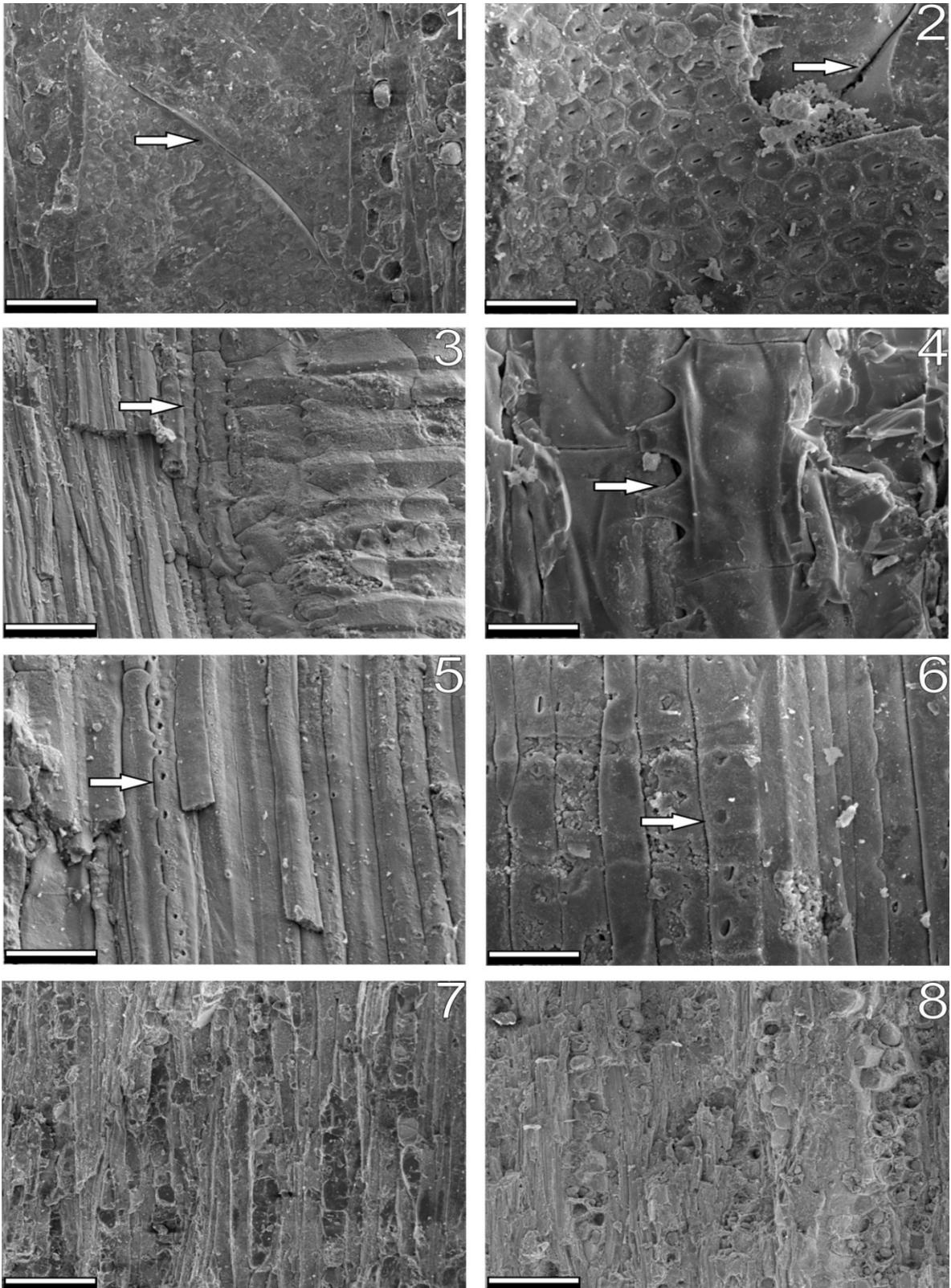
Raven y Axelrod (1974) consideran que la familia es, probablemente, la más antigua dentro del orden Myrtales y que habría surgido en el Cenomaniano. La distribución de la familia es básicamente Gondwana, ocurriendo principalmente en Australia (69 géneros, de los cuales 45 son endémicos) y en América tropical; mientras que en África, se hallaron 4 géneros, para Sudamérica y América Central aproximadamente 47 géneros, de los cuales 46 serían endémicos (White, 1990). No se sabe todavía si los ancestrales sufrieron radiación con la separación de los bloques tectónicos de Gondwana (White, 1990), o si la diferenciación se dio a partir de los grupos ancestrales que ocupaban el Oeste de Gondwana (Raven y Axelrod, 1974).

### Comparación

Se comparó el material fósil con los géneros asignados a la familia Myrtaceae: *Myrtoioxylon noldeae* Gottald 1966 de Europa, *Sygygioxylon bataviae* Kramer 1974 de Asia, *Myrceogenia chubutense* Ragonese 1980 de Argentina, *Myceugenelloxylon pseudoapiculatum* Nishida 1984 de Antártica, *Eugenia sp.* Brea *et al.*, 2001b de Argentina, *Pampaoxylon diagonalis* Bolzon y Marchiori 2002 de Brasil, y *Uguayanoxylon striata* Bolzon y Marchiori 2002 de Brasil. (Tabla 5.10).

De la comparación realizada, se buscó comparar con aquellas especies más cercanas al ejemplar descrito (Tabla 5.10). Si tenemos en cuenta los siguientes caracteres: la densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , las especies que más se aproximan son *Myrtoioxylon noldeae* Gottald y *Sygygioxylon bataviae* Kramer; cuanto al parénquima, se asemejan a *Myrceogenia Chubutense* Ragonese, *Myrtoioxylon noldeae* Gottald y *Sygygioxylon bataviae* Kramer; la presencia de fibrotraqueidas también son presentes en *Myrceogenia*, *Myrtoioxylon* y *Pampaoxylon* Bolzon y Marchiori; en cuanto al parénquima disyuntivo, lo posee también *Myrceogenia* y *Sygygioxylon*; mientras que la ausencia de cristales es

compartida por *Myrceugenia*, *Myrtoidoxylon*, *Pampaoxylon* y *Uguayanoxylon* Bolzon y Marchiori.



**Lámina 5.21. *Myrtaceae xilotipo 1* MEB. 1.** Placas de perforación simples y puntuaciones intervasculares alternas, circulares con abertura lenticular inclusa y con diámetro de 10  $\mu\text{m}$  (flecha). Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **2.** Detalle de una placa de perforación simple (flecha) y de las puntuaciones intervasculares. Escala gráfica = 30  $\mu\text{m}$ . **3 y 4.** Parénquima disyuntivo presente (flecha). Escalas gráficas = 50  $\mu\text{m}$ . y 30  $\mu\text{m}$ . **5 y 6.** Fibras simples, no septadas con paredes medianas (flechas). Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **7 y 8.** Radios heterogéneos, constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, 1- 2 seriados, Tipo II de Kribs. Escalas gráficas = 100  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0015).

---

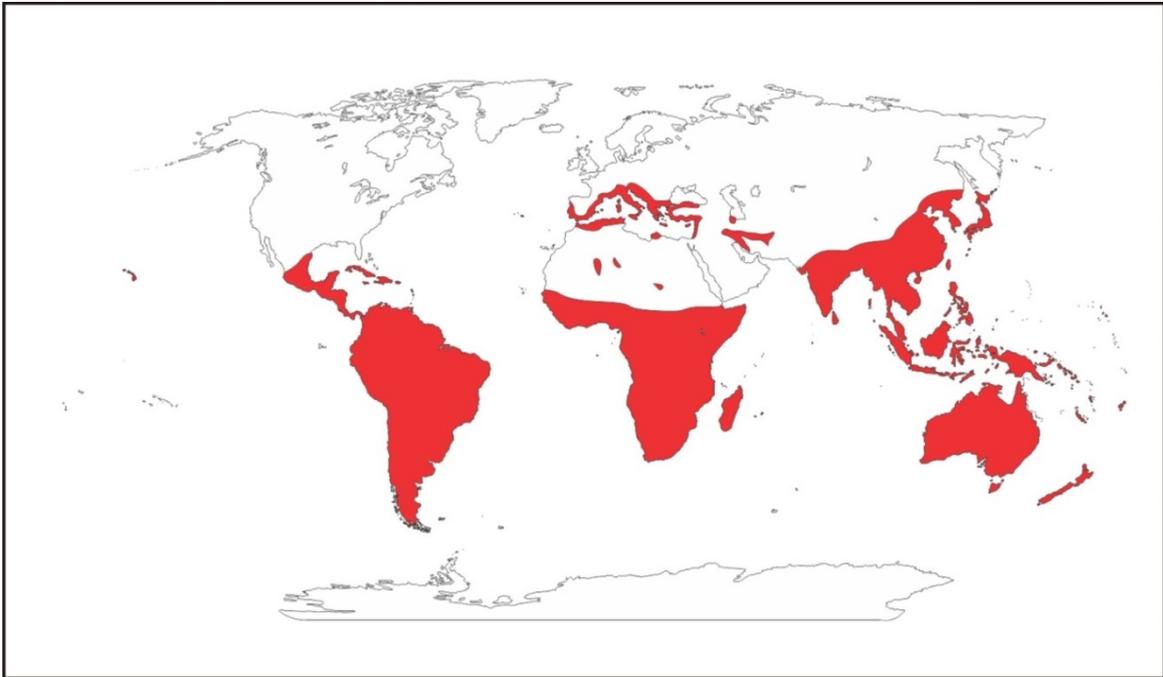
La especie que más se asemeja a los ejemplares estudiados es *Myrceugenia chubutense*, pero se diferencia por la mayor densidad de vasos por  $\text{mm}^2$  y por los radios de 1 a 4 seriados (tabla 5.10). Por no haber un género fósil que reúna todos los caracteres anatómicos presentes en las muestras, (vasos solitarios, densidad de vasos 7 por  $\text{mm}^2$ , vasos cortos, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, circulares con abertura lenticular inclusa, no ornadas, parénquima axial apotraqueal escaso, parénquima disyuntivo presente, fibras simples, no septadas, fibrotraqueidas presentes, radios heterocelulares, de 1 a 3 seriados, mayoría 2-3 seriados, y cristales ausentes) se asignan los materiales a *Myrtaceae xilotipo 1*.

Détienne y Jacquet (1983) describieron la anatomía de 8 Mirtáceas del Amazonas (*Calycolpus glaber* Berg, *Calyptranthes speciosa* Sagot, *Campomanesia grandiflora* Sagot, *Eugenia patrisii* Vahl, *Marliera montana* Amsh, *Myrcia amazonica* DC, *Myrciaria floribunda* Berg, y *Syzigium cumini* Skeels). Dentro de estas especies la que presentó mayor cantidad de caracteres similares al material fósil es la especie *Campomanesia* Ruiz y Pav. Por la densidad de vasos, diámetro tangencial de los vasos, placas de perforación simples, fibras y radios heterogéneos 1-3 seriados.

### **La familia Myrtaceae**

La familia Myrtaceae está constituida por aproximadamente 140 géneros y 3.000 especies, distribuidas principalmente en las regiones tropicales (Figura 5.9). La subfamilia Myrtoideae, predomina en los trópicos con cerca de dos tercios de las especies y en Brasil con aproximadamente 25 géneros y 1200 especies (Landrun y Kawasaki, 1997 en Santos y Marchiori, 2011). En el Amazonas se encuentran cerca de 62 especies autóctonas en 6 géneros.

Los trabajos en anatomía sistemática de Myrtaceae son muy escasos. Uno de los trabajos más importantes de clasificación en Myrtaceae ha sido realizado por Vliet y Baas (1984), que incluye todos los representantes del orden Myrtales: Combretaceae, Lythraceae, Melastomataceae, Oliniaceae, Onagraceae, Penaeaceae, Punicaceae, Psiloxylaceae, Sonneratiaceae y Thymelaeaceae. Según estos autores, estas familias forman un grupo natural y íntimamente relacionado. En el caso de Myrtaceae, se observan diversas características primitivas, como por ejemplo: vasos solitarios; fibrotraqueídas, traqueídas vasicéntricas, parénquima apotraqueal, parénquima disyuntivo y radios heterogéneos.



**Figura 5.9.** Mapa de distribución actual de la familia Myrtaceae.

---

| <b>Especie</b>                  | <i>Myrceugenia Chubutense</i><br>Ragonese 1980<br>Argentina | <i>Myrtoidoxylon noldeae</i><br>Gottald1966<br>Europa | <i>Sygygioxylon bataviae</i><br>Kramer1974<br>Asia | <i>Myceugenelloxylon pseudoapiculatum</i><br>Nishida 1984<br>Antartica | <i>Eugenia sp.</i><br>Brea et. al 2001<br>Argentina | <i>Pampaoxylon diagonalis</i><br>Bolzon y Marchiori 2002<br>Brasil | <i>Uguayanoxylon striata</i> Bolzon y Marchiori 2002<br>Brasil | <b>LPP-CZS 0015</b> este trabajo 0119, 0120 0131,0209, 0229 |
|---------------------------------|---|---|--|--|---|--|--|---|
| <b>Caracteres</b>               |   |   |  |  |   |  |  |   |
| <b>Vasos por mm<sup>2</sup></b> | 47  | 6-10  | 8-9  | 88   | —   | 4-14   | 2-19   | 7-10  |
| <b>Placa de perforación</b>     | simples   | simples   | simples  | escalariformes   | simples   | simples  | simples  | simples   |
| <b>Parénquima axial</b>         | apotraqueal difuso  | apotraqueal difuso e paratraqueal confluyente         | paratraqueal aliforme, confluyente y bandedado     | escaso difuso?   | apotraqueal difuso en agregados                     | apotraqueal difuso en agregados                                    | apotraqueal difuso en agregados                                | apotraqueal difuso  |
| <b>Radios</b>                   | heterogéneos (1-4) seriados mayoría 2-seriados              | heterogéneos (1- 2) seriados mayoría 2-seriados       | heterogéneos (1- 4) mayoría 2- seriados            | heterogéneos (1-4) seriados mayoría 1-seriado                          | homogéneos (1-2) seriados                           | heterogéneos (1-4) seriados mayoría 2-3 seriados                   | heterogéneos (1-4) seriados mayoría 2-3 seriados               | Heterogé_ neos (1-2) mayoría 2-seriados                     |
| <b>Fibrotraqueidas</b>          | presente  | presente  | ausente  | presente   | —   | presente   | ausente  | presente  |
| <b>Parénquima disyuntivo</b>    | presente  | —   | presente   | presente   | —   | —  | —  | presente  |
| <b>Cristales</b>                | ausente   | ausente   | —  | —  | presente  | ausente  | ausente  | ausente   |

**Tabla 5.10.** Comparación anatómica entre especies fósiles de Myrtaceae.

**Orden** Oxalidales

**Familia** Elaeocarpaceae Jusseau 1816

*Elaeocarpoxyton* (Prakash y Dayal 1963) Prakash y Tripathi 1973

**Especie tipo.** *Elaeocarpoxyton antiquum* Prakash y Dayal 1963

*Elaeocarpoxyton* *sp. nov.*

(Láminas 5.22- 5.23)

**Afinidad botánica.** Elaeocarpaceae. *Sloanea* L

**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0083 PRJ 04

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Juruá, Acre, Brasil

**Descripción**

Fragmento de leño con estructura secundaria preservada de aproximadamente 15 cm de largo. Anillos de crecimiento indistintos/no observados. Porosidad difusa. Los vasos tienen un trayecto rectilíneo y un patrón de distribución diagonal radial, son solitarios y múltiples radiales de hasta 4 elementos, con un diámetro tangencial de 60  $\mu\text{m}$  (50-100), y cuya densidad es de 78 vasos  $\text{mm}^2$  (láminas 5.22, 1, 2 y 5.23, 1, 2). Elementos vasculares largos 600  $\mu\text{m}$  (600-1000) con apéndices cortos en las extremidades de los vasos, placas de perforación simples (lámina 5.22, 3). Puntuaciones intervasculares areoladas, de opuestas a alternas 8  $\mu\text{m}$  (5-12), Fibras simples de paredes medianas a espesas, lumen 6  $\mu\text{m}$  (5-9). Parénquima axial apotraqueal escaso, a veces ausente (lámina 5.22, 1, 2). Radios numerosos (10-18) por mm, heterogéneos de dos tipos, uniseriados tipo II de Kribs, bajos y multiseriados de 1 hasta 10 seriados tipo I de Kribs, están constituidos por células procumbentes, cuadradas y erectas, radios con altura de 120-300  $\mu\text{m}$  y ancho de 30-70  $\mu\text{m}$ , algunos fusionados con más de 30 células de alto (> 1mm), (láminas 5.22, 4, 5 y 5.23, 3). Puntuaciones radiovasculares similares a las intervasculares en forma y tamaño (láminas 5.22, 6 y 5.23, 4, 5). Presencia de contenido oscuro/resina en los radios. Fibrotraqueidas presentes. No se observan cristales o parénquima disyuntivo.

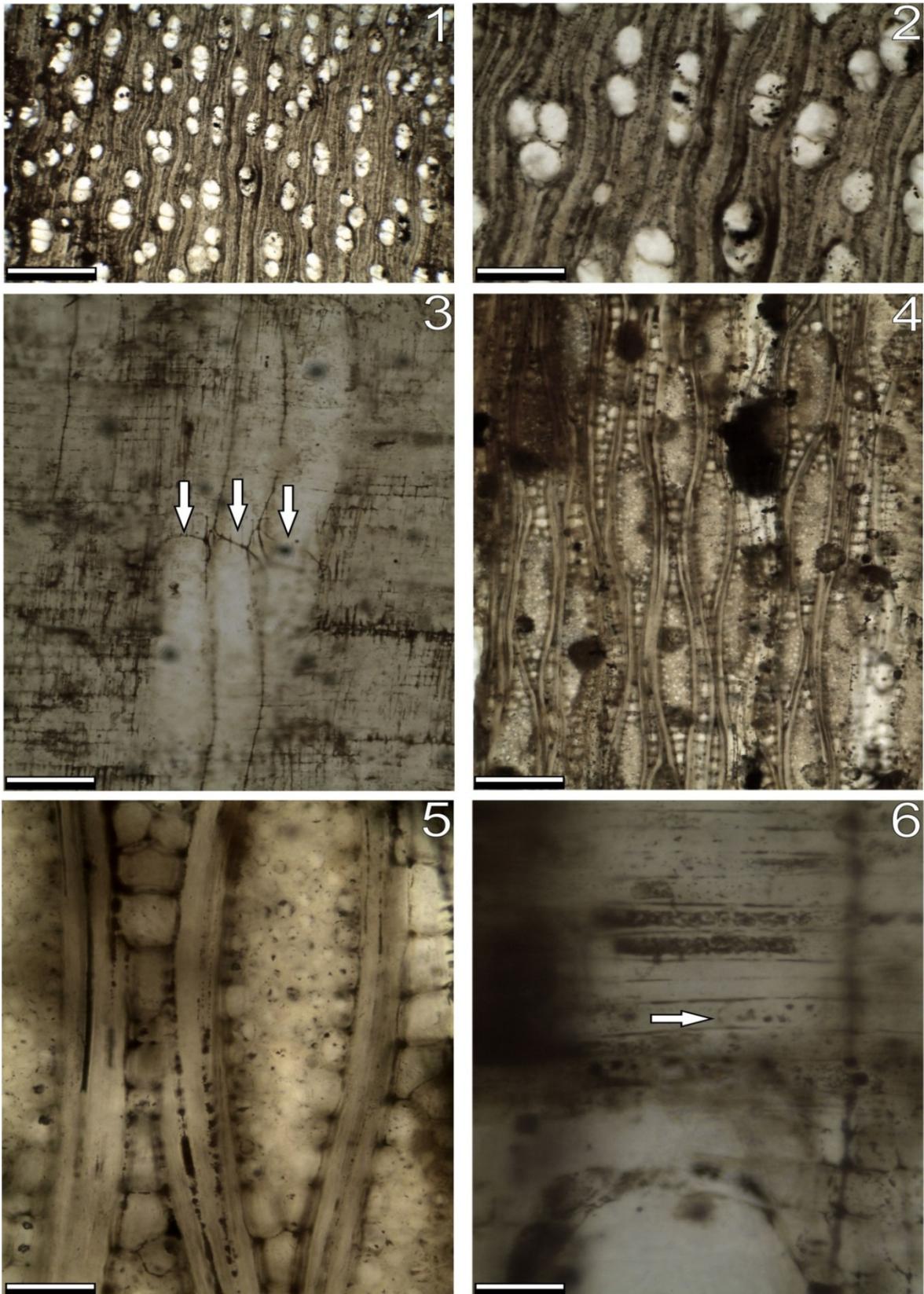
## Discusión

Según Metcalfe y Chalk (1950), la anatomía de la madera de Elaeocarpaceae presenta: Vasos solitarios y múltiples, placas de perforación simples, algunas veces con vestigios de placas escalariformes, puntuaciones intervasculares grandes, de opuestas a alternas, las puntuaciones radio-vasculares comúnmente alargadas. Parénquima axial paratraqueal escaso. Fibras simples septadas en algunos géneros. Radios comúnmente de dos tamaños, uniseriados y multiseriados, mayores que 1 mm, altos y marcadamente heterogéneos. Estos caracteres en su mayoría están presentes en la madera estudiada.

## Comparación

Metcalfe y Chalk, (1950) de acuerdo con la anatomía de la madera caracterizan a las Elaeocarpaceae en dos grupos:

*Grupo I* – Caracterizado por vasos pequeños con marcada tendencia a disposición en múltiples radiales, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas y opuestas, las puntuaciones radio-vasculares comúnmente alargadas, elementos de vasos de tamaño mediano, parénquima paratraqueal escaso, y radios heterogéneos de dos tamaños distintos uniseriados y los múltiples hasta 10 seriados que alcanzan más de 1mm de alto, fibras septadas en algunos géneros y con puntuaciones circulares. Canales traumáticos presentes en algunos géneros. Estos caracteres se encuentran en los géneros actuales (*Sloanea*, *Elaeocarpus*, *Crinodendron*, *Vallea* y *Aristotelia*). Los caracteres que confieren este grupo son los que están presentes en el material analizado.



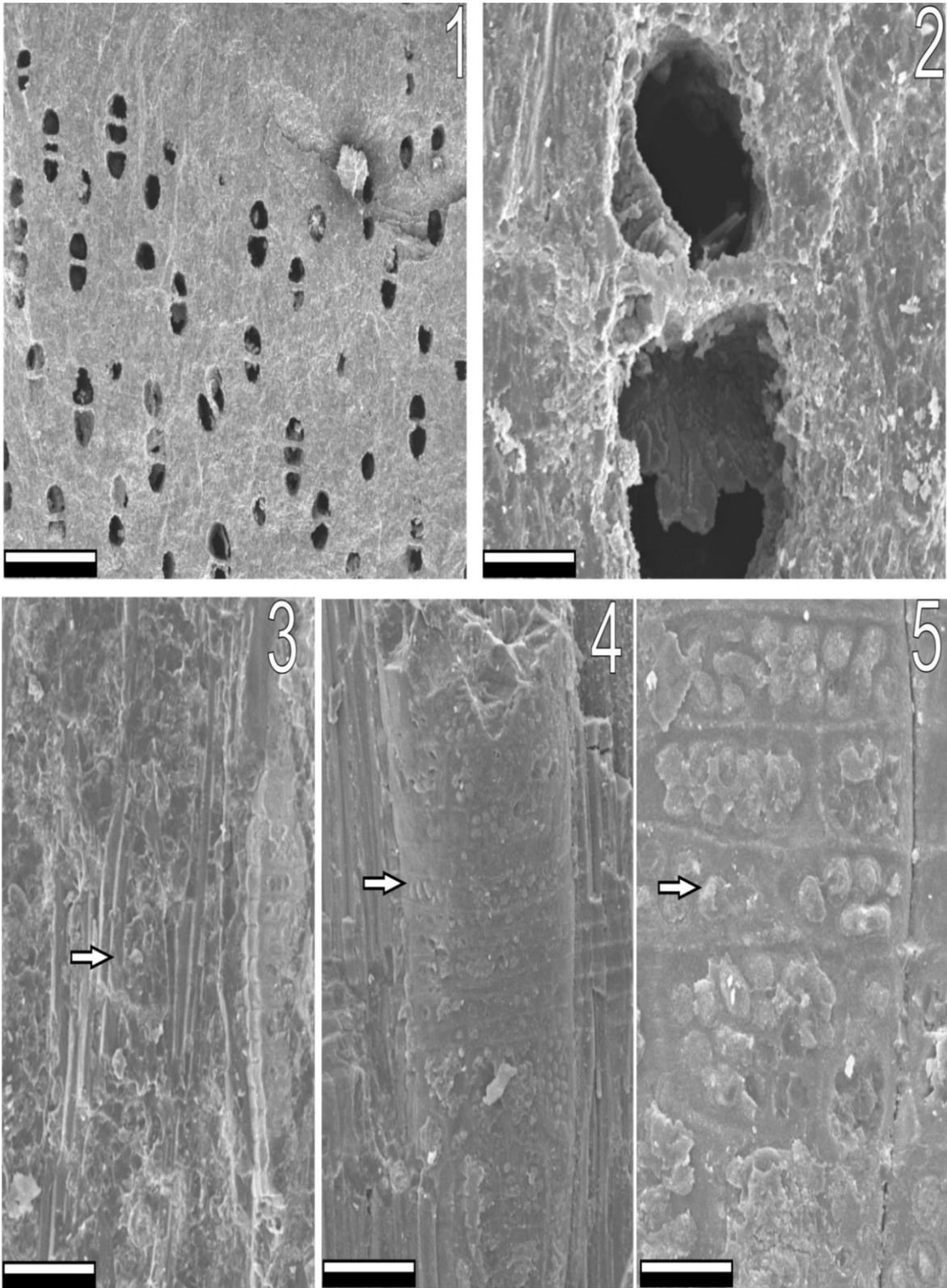
**Lámina 5.22. *Elaeocarpxylon* sp. nov. MO. 1 y 2. CT. 1.** Distribución de los vasos solitarios y múltiples, parénquima axial escaso. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$  **2.** Distribución de los vasos solitarios y múltiples, parénquima axial escaso. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **3. CLR.** Elementos de vasos y placas de perforación simples (flechas) Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **4 y 5 CLT. 4.** Radios **5.** Radios **6.** Radios

heterogeneos multiseriados de (1-10), altos y compuestos por celulas procumbentes cuadradas y erectas. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$  5. Detalle de los radios heterogéneos. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . 6. CLR. Puntuaciones radio vasculares (flecha) (LPP-CZS 0083).

---

*Grupo II* – Vasos generalmente solitarios, puntuaciones intervasculares alternas, pequeñas, parénquima apotraqueal estratificado, y pocos radios uniseriados. Caracteres presentes en los géneros actuales (*Dicraspidia* y *Muntigia*).

En el registro fósil de la familia Elaeocarpaceae se encuentran 11 especies del género *Elaeocarpoxyton* Prakash y Dayal 1963 distribuidas mayormente en Asia, y una especie para Sudamérica *Elaeocarpoxyton sloanoides* Petriella 1972 de Patagonia. La muestra fósil ha sido comparada con las especies *Elaeocarpoxyton hailakandiense* Prakash y Tripathi 1975, *Elaeocarpoxyton mandlaensis* Lakhanpal *et al.*, 1978, *Elaeocarpoxyton ghughuensis* Awasthi *et al.*, 1996 y *Elaeocarpoxyton sloaneoides* Petriella 1972. (Tabla 5.11). En principio, un carácter que presenta el ejemplar LPP-CZS 0083, que lo diferencia de los demás es por la alta densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , y radios de 1 hasta 10 seriados. Todos los ejemplares presentan placas de perforación simples, excepto *E. sloaneoides*, y todos presentaron radios de 1-8 seriados, excepto *E. sloaneoides* y el material estudiado. Por ende, por los caracteres: densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , y por los radios se justifica una especie nueva.



**Lámina 5.23. *Elaeocarpoxylon* sp. nov. MEB.** 1. Distribución de los vasos solitarios y múltiples, parénquima axial escaso. Escala gráfica = 200  $\mu$ m 2. Detalle de un vaso múltiple de 2. 100  $\mu$ m. 3. Radios heterogeneos multiseriados de (1-10), altos y compuestos por células procumbentes cuadradas y erectas. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. 4. Puntuaciones radio-vasculares (flecha) Escala

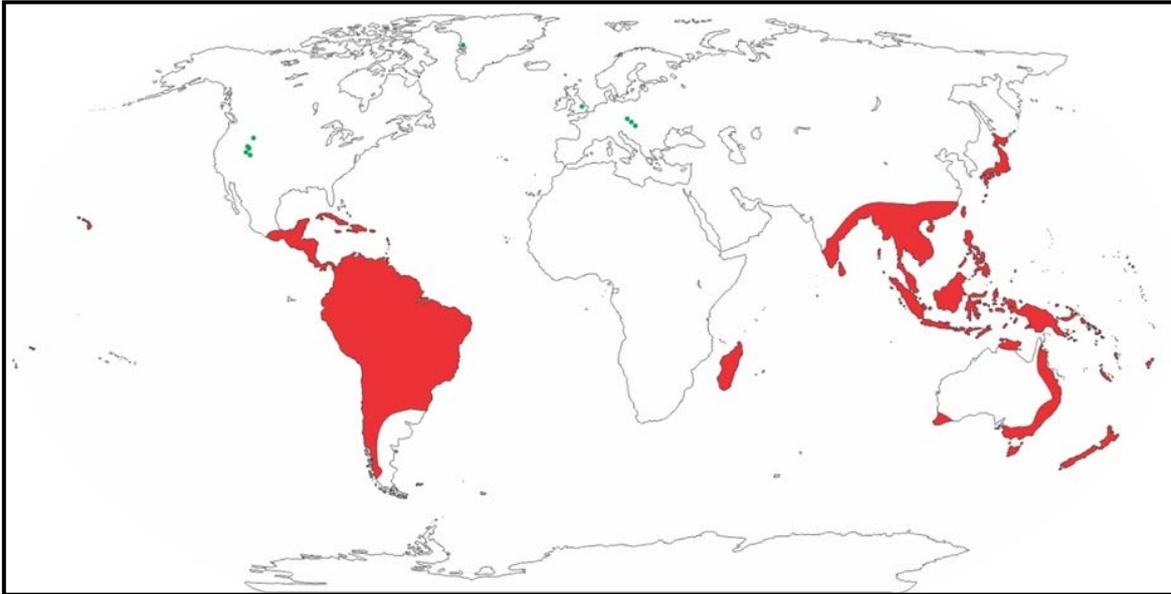
gráfica = 50  $\mu\text{m}$  5. Detalle de las puntuaciones radio-vasculares. Escala gráfica = 30  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0083).

| Especie/caracteres   | Vasos $\text{mm}^2$ | Placas de perforación | Parénquima | Fibras   | Radios                      | Otros                                  |
|--|---------------------|-----------------------|------------|----------|-----------------------------|--|
| <i>Elaeocarpoxydon hailakandiense</i><br>Prakash y Tripathi 1975     | 8-10                | simples               | escaso     | septadas | 1 a 8 seriados heterogéneos | cristales en las células de los radios |
| <i>Elaeocarpoxydon mandlaensis</i><br>Lakhanpal <i>et al.</i> , 1978 | 30-40               | simples               | escaso     | septadas | 1 a 8 seriados heterogéneos | —                                      |
| <i>Elaeocarpoxydon ghughuensis</i><br>Awasthi <i>et al.</i> , 1996   | 7-26                | simples               | escaso     | septadas | 1 a 8 seriados heterogéneos | —                                      |
| <i>Elaeocarpoxydon sloaneoides</i><br>Petriela 1972                  | 16                  | escalariformes        | escaso     | septadas | 2 a 5 seriados heterogéneos | —                                      |
| <b>LPP-CZS 0083</b> Este trabajo                                     | 78                  | simples               | escaso     | —        | 1-10 seriados heterogéneos  | —                                      |

**Tabla 5.11.** Comparación entre especies de *Elaeocarpoxydon* y el material estudiado.

### La familia Elaeocarpaceae

Elaeocarpaceae cuenta con nueve géneros y cerca de 400 especies de distribución pantropical (Figura 5.10), en Centroamérica y Sudamérica (Smith, 2001). El género *Sloanea* L. comprende aproximadamente 150 especies distribuidas en los trópicos y subtrópicos y se caracteriza por incluir árboles y arbustos, frecuentemente con raíces tabulares bien desarrolladas, (Palacios-Duque, 2004a, 2004b). Estas especies neotropicales se encuentran distribuidas desde México hasta el sur de Brasil y algunas islas del Caribe y es abundante en el Amazonas desde Brasil hasta Perú y Bolivia en la franja de bosque húmedo tropical entre los 159-265 m, y según Wittmann *et al* (2010), se encuentra asociada con especies como: *Brosimum guianense* Aubl. Huber, *Dipteryx alata* Vogel (Leguminosae), varias especies, *Ficus* L. (Moraceae), *Bactris* Jacq. (Arecaceae), *Socratea* Karsten (Arecaceae) (Wittmann *et al.*, 2010).



**Figura 5.10.** Mapa de distribución actual de la familia Elaeocarpaceae.

---

**Orden** Malpighiales

**Familia** Humiriaceae Jussieu 1829

*Humiriaceae Xilotypo 1 gen. y sp. nov.*

(Láminas 5.24 - 5.25)

**Afinidad botánica.** Humiriaceae. *Humiria* Aubl.

**Material estudiado y localidad.**

**De referencia.** LPP-CZS 0205 PRE 06

**Adicional.** LPP-CZS 0113 PRJ 4

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Río Juruá, Río Envira, Acre, Brasil.

### **Descripción**

Fragmentos de maderas con xilema secundario preservado. Anillos de crecimiento indistintos o ausentes. Porosidad difusa. Los vasos poseen un trayecto rectilíneo y presentan patrón de distribución diagonal/radial. Son de contorno oval/elíptico y

exclusivamente solitarios (98%); con un diámetro tangencial de 150  $\mu\text{m}$  (100-175), y una densidad media de 10-14 por  $\text{mm}^2$  (lámina 5.24, 1,2). Los elementos de vasos son de medianos a largos, con un promedio de 800  $\mu\text{m}$  (800-1500) de alto, presentan paredes terminales oblicuas y apéndices al final de los miembros de vasos (lámina 5.24, 3,4). Las placas de perforación son del tipo escalariformes, la mayoría con 10 barras (8-15) (láminas 5.24, 3,4 y 5.25 1,2). No fue posible observar las puntuaciones intervasculares. Fibrotraqueidas con puntuaciones areoladas y lumen (3-6)  $\mu\text{m}$  (lámina 5.25, 3). Traqueidas vasicéntricas presentes (lámina 5.24, 4). El Parénquima axial es apotraqueal difuso (lámina 5.24, 1,2). Los radios, se encuentran en un promedio de 8-12 por  $\text{mm}$  lineal. Son heterogéneos, 1-3 seriados, la mayoría son triseriados (85%), y uniseriados (15%), están formados por células procumbentes, cuadradas y erectas, tipo II de Kribs, promedio de 600 a 1000  $\mu\text{m}$  de alto y 40 (30-60)  $\mu\text{m}$  de ancho (láminas 5.24, 4,5 y 5.25, 5). Algunos radios se encuentran fusionados, algunos superan 1  $\text{mm}$  de tamaño. Las puntuaciones intervasculares fueron observadas en las porciones finales de los elementos vasculares y poseen un diámetro de 4-6  $\mu\text{m}$ , alternas y no ornamentadas (lámina 5.24, 6). Estratificación ausente. Cristales no observados.

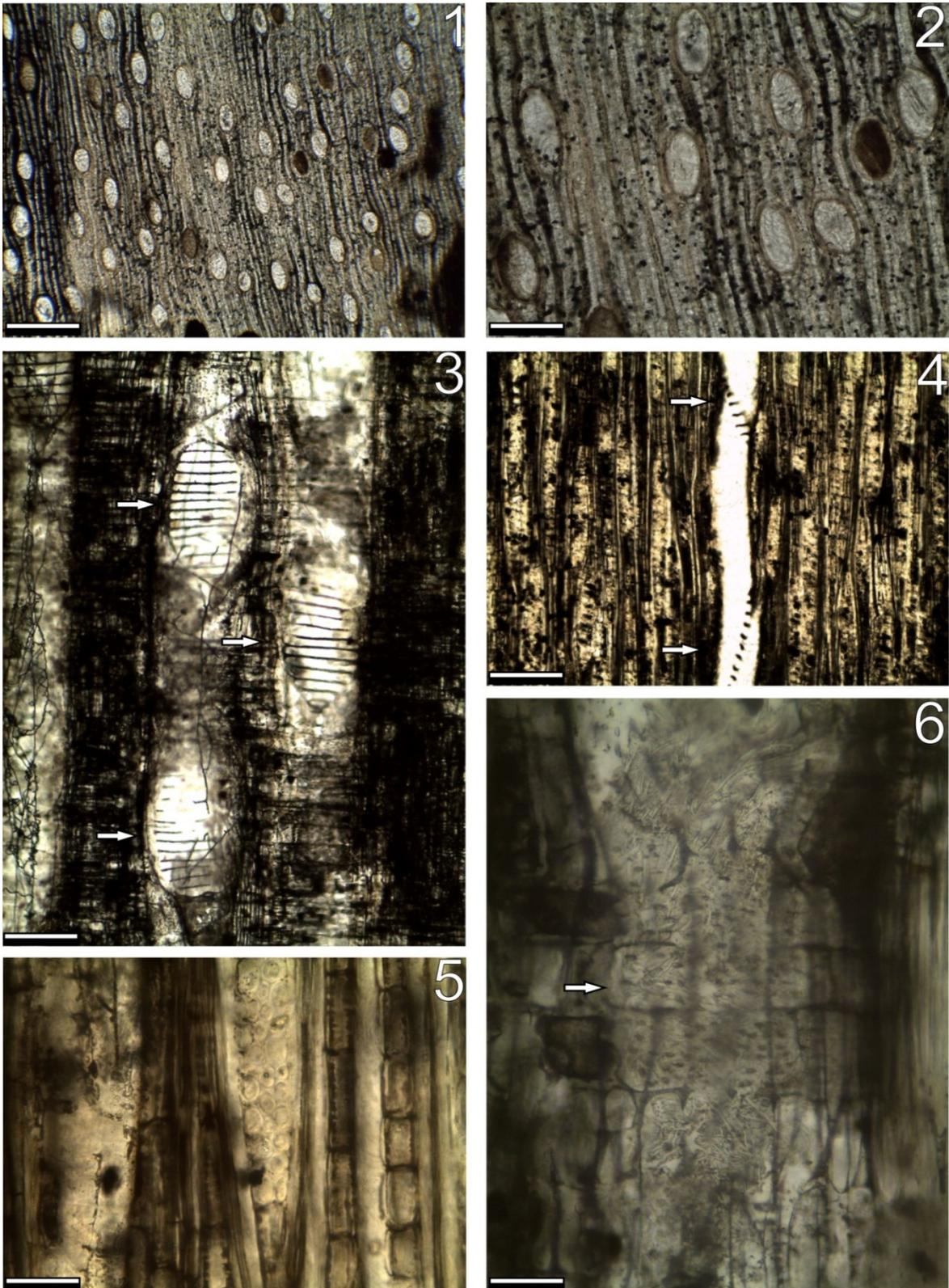
## Discusión

Metcalfé y Chalk (1950). Caracterizan la anatomía de la madera de Humiriaceae como: Vasos exclusivamente solitarios, circulares a elípticos, placas de perforación escalariformes; Parénquima axial apotraqueal difuso; Fibrotraqueidas; Radios heterogéneos, 1-3 seriados y uniseriados. Los caracteres anatómicos descritos por estos autores coinciden con la anatomía de la madera de las muestras estudiadas.

Herrera *et al.* (2010), realizaron estudios fitogeográficos y filogenéticos con la familia, y confirman las inferencias dadas por Cuatrecasas, (1961) con respecto al origen de esta familia. Por medio de un análisis cladístico basado en una matriz de datos de endocarpos y polen fósiles definieron a los géneros *Vantanea* y *Humiria* como el clado más basal, seguido del clado con *Duckesia* y *Hylocarpa* y el clado más derivado es compartido por *Endopleura*, *Humiriastrum*, *Schistotemon* y *Sacoglottis*.

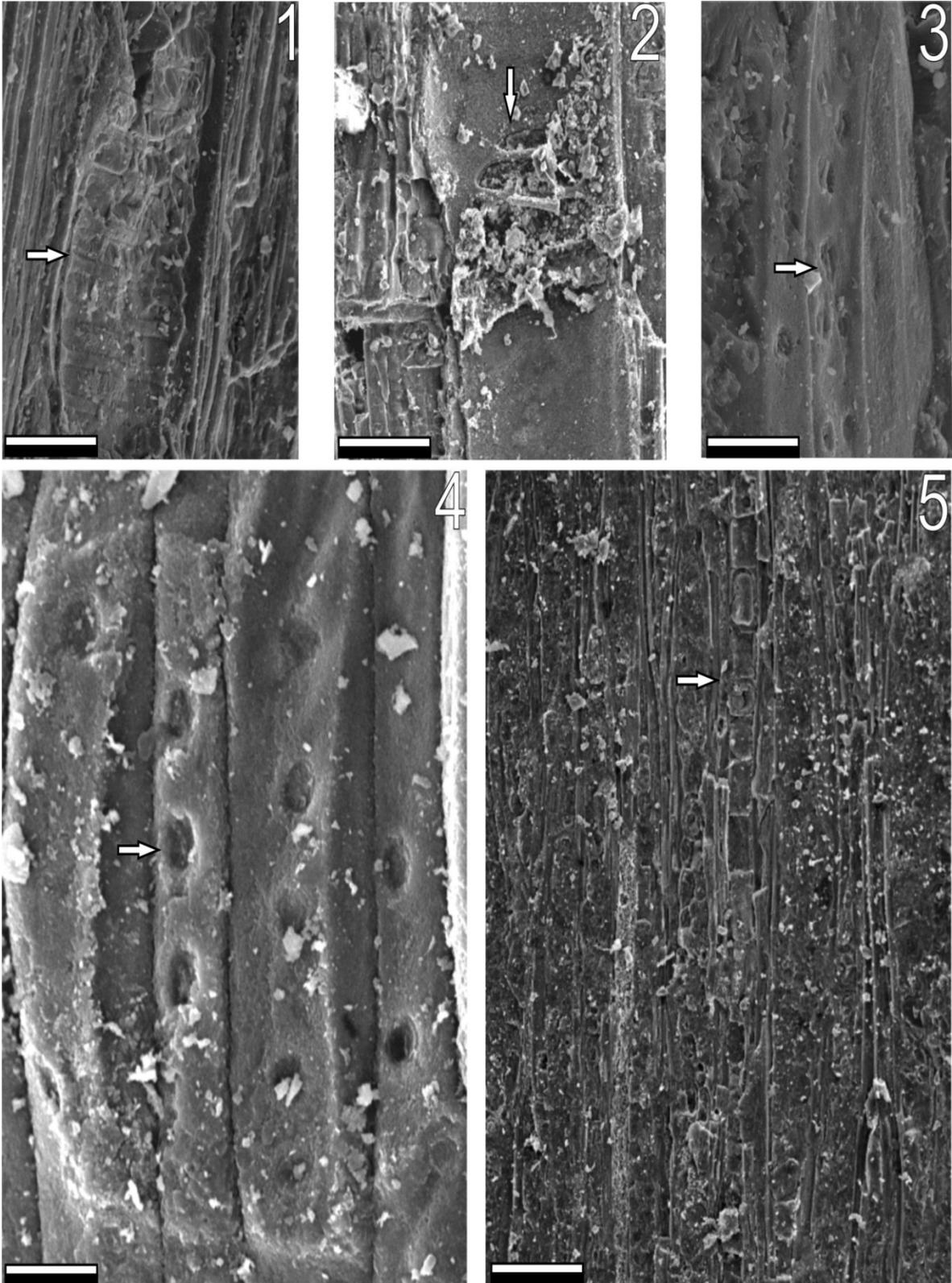
Herreta *et al.*, (2010), concluyeron que, como no hay registro fósil de Humiriaceae para Australia y Europa, el origen de esta familia sea del Neotrópico Americano y lo justifican aduciendo que la única especie que ocurre en África (*Sacoglottis gabonensis*)

habría llegado al continente Africano por dispersión por las corrientes marinas desde la región tropical de América hacia África.



**Lámina 5.24.** *Humiriaceae Xilotypa 1 gen. y sp. nov.* MO. 1 CT. Vasos exclusivamente solitarios, de parénquima axial difuso. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. 2 CT. Vasos solitarios, parénquima axial

difuso. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. **3CLR**. Placas de perforación escalariformes (flechas). Escala gráfica = 100  $\mu$ m. **4. CLT**. Placas de perforación escalariformes (flechas) y radios. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. **5. CLT**. Radios heterogéneos 1-3 seriados, altos. Escala gráfica = 100  $\mu$ m. **6. CLR**. Detalle de las puntuaciones radio-vasculares, similares a las intervasculares (flechas). Escala gráfica = 50  $\mu$ m (LPP-CZS 0113).



**Lámina 5.25.** *Humiriaceae Xilotypo 1 gen. y sp. nov. MEB. 1 y 2.* Placas de perforación escalariformes (flechas). Escala gráfica = 50µm. **3 y 4** fibrotraqueidas (flechas). Escala gráfica = 40 µm. **5.** Radios heterogéneos (flecha). Escala gráfica = 50 µm (LPP-CZS 0113).

### Comparación

El primer registro de madera fósil de la familia Humiriaceae es *Sacoglottis paraensis* Jupiassú 1970 de Brasil, posteriormente, apenas un registro de *cf. Humiriastrum sp.* de Pons y De Francheschi 2007, de Perú.

Se compararon las muestras estudiadas con el género fósil *Sacoglottis paraensis* Jupiassú 1970 (Tabla 5.9 A) y resultó que la diferencia principal es el tipo de parénquima, la cantidad de barras de las placas de perforación y los radios que en *Sacoglottis* es mayoría biseriado y en *Humiria* es mayoría triseriado.

| Carácter/especie          | <i>Sacoglottis paraensis</i><br>Jupiassú1970   | LPP-CZS 0113, 0205<br>Este trabajo            |
|---------------------------|--|---|
| Vasos por mm <sup>2</sup> | 11   | 6-15  |
| Placas escalariformes     | promedio 15 barras   | promedio 10 barras                            |
| Parénquima axial          | apotraqueal difuso<br>paratraqueal con pocas<br>células formando líneas (3-4<br>células de altura) | apotraqueal difuso escaso                     |
| Fibras                    | fibrotraqueidas  | fibrotraqueidas                               |
| Radios por mm lineal      | 14 mm<br>heterogéneos, mayoría 2-<br>seriados  | 12-14mm<br>heterogéneos<br>mayoría 3-seriados |
| Cristales en cámaras      | —  | no observados                                 |
| Afinidad botánica actual  | <i>Sacoglottis</i> mart.   | <i>Humiria</i> aubl.                          |

**Tabla 5.12 A.** Comparación entre géneros/especies fósiles de Humiriaceae.

También se comparó los ejemplares de las especies actuales descritas por Détienne y Jacquet (1983) para el Amazonas: *Duckesia verrucosa* Cuatrecassas 1961, *Endopleura uchi* Cuatrecassas 1961, *Humiria balsamífera* St. Hill 1805, *Humiriastrum excelsum* Cuatrecassas1961, *Sacoglottis amazonica* Mart 1827 y *Vantaneae paraensis* Ducke 1925 (Tabla 5.9 B).

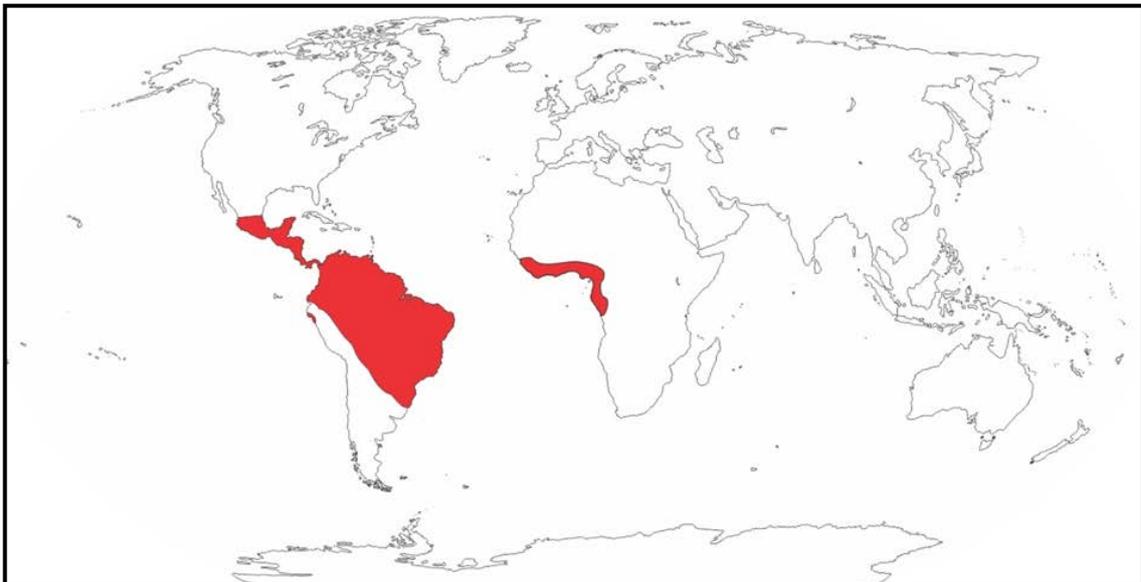
| <b>Carácter/<br/>especie</b>                             | <b>Vasos por<br/>mm<sup>2</sup> y<br/>diam.<br/>tangencial</b> | <b>Placas<br/>escalariformes/<br/>barras</b> | <b>Parénquima<br/>axial</b>         | <b>Radios por<br/>mm lineal</b>          | <b>Cristales en<br/>cámaras</b> |
|--|--|--|-------------------------------------|--|---------------------------------|
| <i>Duckesia<br/>verrucosa</i><br>Cuatrecassas<br>1961    | 6-10<br>150µm  | 5-9  | aliforme                            | 12-14 mm<br>heterogéneos<br>biseriados   | presente                        |
| <i>Endopleura<br/>uchi</i><br>Cuatrecassas<br>1961       | 6<br>150µm   | 6-9  | escaso                              | 14-15 mm<br>heterogéneos<br>biseriados   | presente                        |
| <i>Humiria<br/>balsamífera</i><br>St. Hill<br>1805       | 6-15<br>120-150µm  | 10-15  | escaso                              | 14-15 mm<br>heterogéneos<br>1-2 seriados | presente                        |
| <i>Humiriastrum<br/>excelsum</i><br>Cuatrecassas<br>1961 | 10-15<br>160-170µm   | 10   | escaso                              | 11-14 mm<br>heterogéneos<br>1-2 seriados | —                               |
| <i>Sacoglottis<br/>amazonica</i><br>Mart 1827            | 5-10<br>140-180µm  | 10-15  | abundante<br>aliforme<br>confluente | 10-13 mm<br>heterogéneos<br>1-2 seriados | presente                        |
| <i>Vantaneae<br/>paraensis</i><br>Ducke 1925             | 6-8<br>130-170µm   | 5-10   | aliforme                            | 11-12 mm<br>heterogéneos<br>1-2 seriados | presente                        |
| <b>LPP-CZS<br/>0113, 0205</b><br>Este trabajo            | 6-15<br>100-175µm  | 10   | escaso                              | 8-12 mm<br>heterogéneos<br>1-3 seriados  | —                               |

**Tabla 5.12 B.** Comparación entre especies actuales de Humiriaceae.

La (tabla 5.9 B) demuestra que la densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, diámetro tangencial y radios, no son muy variables, las especies se diferencian más por la cantidad de barras en las placas escalariformes, por el parénquima axial que se presenta desde escaso a aliforme, y en la presencia o ausencia de cristales en cámaras. Las especies que comparten más similitudes con el material estudiado fueron: *Humiria balsamífera* y *Humiriastrum excelsum*. La principal diferencia y justificativa para no incluir los ejemplares en el género fósil es la cantidad y distribución de parénquima axial y las placas de perforación.

### La familia Humiriaceae

Los registros fósiles más antiguos de la familia datan del Eoceno (36.5-53 m.a) en Sudamérica (Cuatrecasas 1961; en Bove, 1997). La familia posee actualmente 8 géneros y aproximadamente 49 especies distribuidas en los trópicos desde Nicaragua hasta el sur de Brasil (Figura 5.11). Los géneros son: (*Duckesia*, *Endopleura*, *Humiria*, *Humiriastrum*, *Hylocarpa*, *Sacoglottis*, *Schistostemon* y *Vantanea*), de los cuales, están presentes en el Amazonas los géneros: *Duckesia*, *Endopleura*, *Humiria*, *Humiriastrum*, *Sacoglottis* y *Vantanea* Détienne y Jacquet (1983). Los 8 géneros mencionados se encuentran distribuidos en América, y solo una especie *Sacoglottis gabonensis* Urb. Ocorre actualmente en África (Cuatrecasas, 1961). De acuerdo a Paula y Alves (2007), son de porte arbóreos (aproximadamente 30 m de altura) y habitan bosques de selvas.



**Figura 5.11.** Mapa de distribución actual de la familia Humiriaceae.

---

**Familia** *Calophyllaceae* J. Agardh 1859

*Calophylloxyton* Lakhanpal y Awasthi 1965

**Especie tipo.** *Calophylloxyton indicum* Lakhanpal y Awasthi 1965

*Calophylloxyton eoinophyllum* Prakash y Awasthi 1971

(Láminas 5.26 - 5.27)

**Afinidad botánica.** Calophyllaceae. *Calophyllum* L.

**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0194 PRE 06

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Rio Envira, Acre, Brasil.

### **Descripción**

Fragmento de madera con xilema secundario preservado. Los anillos de crecimiento son indistintos o ausentes. Porosidad difusa. Los vasos tienen un trayecto levemente sinuoso y presentan patrón de distribución diagonal. Los vasos son de contorno oval/circular, exclusivamente solitarios con un diámetro tangencial de 220  $\mu\text{m}$  (150-280), y una densidad media de 8 (6-11) por  $\text{mm}^2$  (lámina 5.26, 1, 2). Los elementos de vasos son cortos, con una longitud de 663  $\mu\text{m}$  (360-800) (lámina 5.26, 3). Las placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares no se observan porque sobre los vasos se encuentran muchas traqueidas vasculares/vasicéntricas. Las traqueidas vasicéntricas poseen un diámetro de aproximadamente 22  $\mu\text{m}$ , lumen de 14  $\mu\text{m}$  (láminas 5.26, 4 y 5.27, 1, 2, 3, 4). Parénquima axial apotraqueal en bandas/líneas irregulares con 2 a 4 células de alto (lámina 5.26, 1, 2). Fibrotraqueidas con puntuaciones areoladas, lumen 10  $\mu\text{m}$  (lámina 5.27, 5). Radios heterogéneos, aproximadamente 9 (5-10) por mmlineal, exclusivamente uniseriados tipo III de Kribs, algunos pocos pueden ser parcialmente biseriados, formados por células cuadradas o erectas, promedio de 12 células de altura, 275  $\mu\text{m}$  (125- 421) de alto y ancho de 17  $\mu\text{m}$  (14-27) (láminas 5.26, 5, 6 y 5.27, 6, 7). Las puntuaciones radiovasculares alargadas de opuestas a alternas (lámina 5.27, 8). Presencia de cristales prismáticos en el parénquima axial.

### **Discusión**

Según Metcalfe y Chalk (1950), los caracteres anatómicos de la madera que caracterizan *Calophyllaceae* son: vasos exclusivamente solitarios, con patrón de disposición diagonal, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, las radiovasculares alargadas, miembros de vasos de tamaño medianos. Parénquima axial

paratraqueal, difuso y en bandas. Radios heterogéneos, 1-3 seriados. Fibras de tamaño mediano con puntuaciones simples o areoladas. Traqueidas vasicéntricas presentes. Canales intercelulares presentes ocasionalmente en los radios.

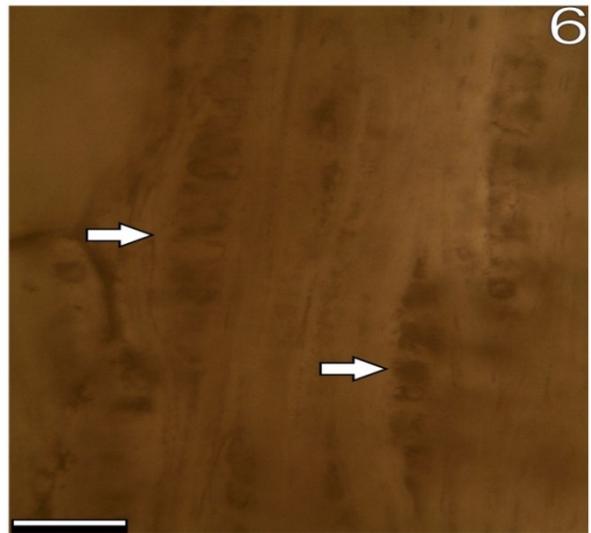
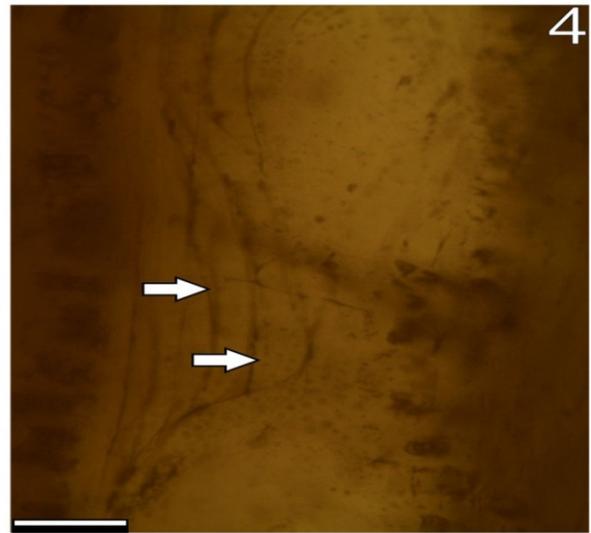
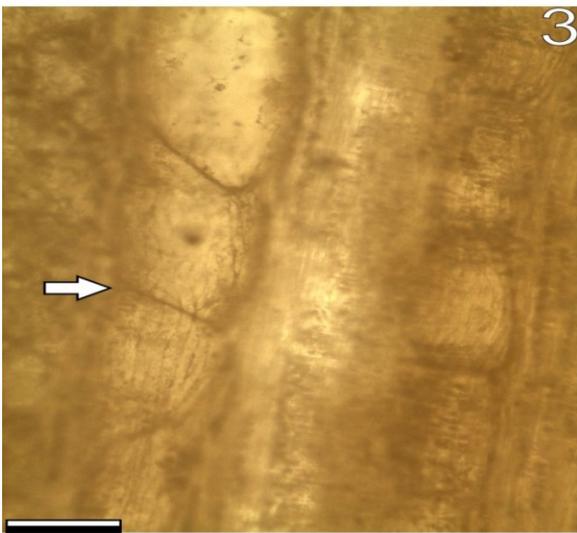
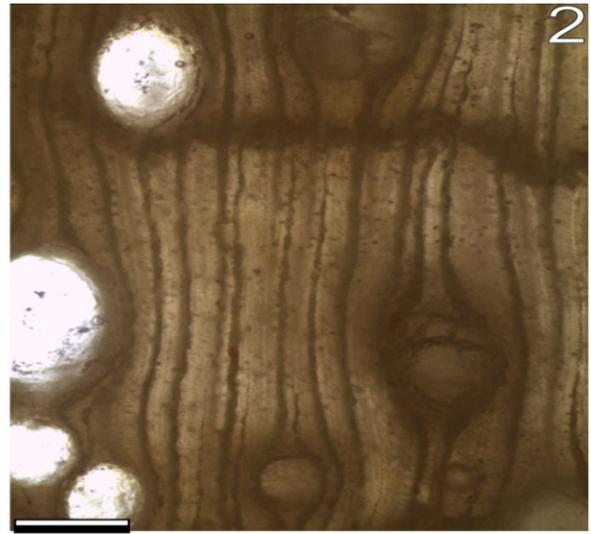
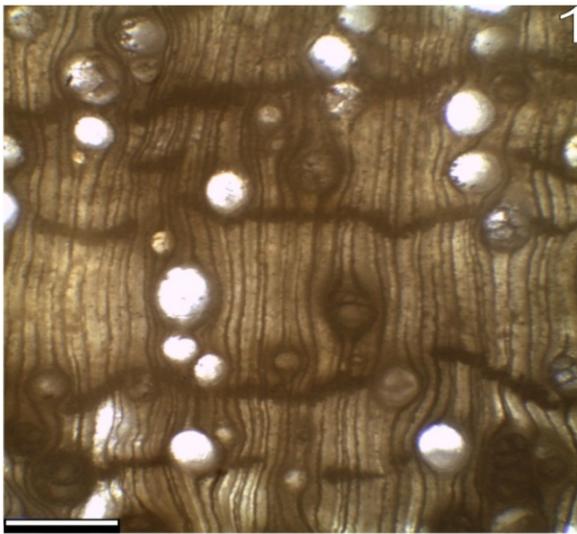
El género *Calophyllum* es monotípico según el APG (2009), pero estuvo incluido anteriormente en las familias Guttiferae y Clusiaceae, pero actualmente de acuerdo al último APG 2009, pertenece a la familia *Calophyllaceae*. El género *Calophyllum* tiene distribución neotropical, desde México, Panamá, Bolivia, Ecuador, Guayanas, Perú, Venezuela y Brasil (Figura 5.12). En Brasil la especie se distribuye por todo el país. En el Amazonas habitan desde las llanuras de inundación hasta bosques de tierra firme. Según Barros y Callado (1997), son de hábito arbóreo/arbustivo de gran porte, el árbol actual puede medir desde 20 hasta 45 metros. Es una especie bastante comercial, su madera es utilizada en la fabricación de muebles y carpintería en general e incluso como biocombustible.

### **Comparación**

En el registro fósil, según el listado de Gregory (2009) existen 8 especies fósiles de *Calophyllum*: *Calophyllum cuddalorese* Lakhanpal y Awasthi 1964 de Asia, *Calophyllum indicum* Lakhanpal y Awasthi 1964 de Asia, *Calophyllum einoophyllum* Prakash 1966 de Asia, *Calophyllum intermedium* Müller-Stoll y Mädél 1986 de Asia, *Calophyllum garcinioides* Lemoigne 1978 de Africa, *Calophyllum dharmendrae* Bande y Prakash 1980 de Asia y *Calophyllum gogalcherraensis* Prakash, Lalitha y Tripathi 1994 de Asia, para Sudamérica Pons y De Francheschi (2007), ponen *cf. Calophyllum sp.* a ejemplares del Mioceno de la Formación Pebas de Perú. El material estudiado fue comparado con las 8 especies fósiles (Tabla 5.13).

| <b>Especie/<br/>carácter</b>        | <i>C. indicum</i><br>Lakhanpal<br>y Awasthi<br>1965<br>India                 | <i>C.<br/>eoinophyllum</i><br>Prakash y<br>Awasthi 1971<br>India              | <i>C.<br/>gogalacherra<br/>ensis</i><br>Prakash,<br>Lalita y<br>Tripathi 1994<br>Bangladesh | <i>cf.<br/>Calophyllum</i><br>L. Pons y<br>Francheschi<br>2007 Perú.    | <i>C.<br/>cuddalorensis</i><br>Lakhanpal y<br>Awasthi 1964<br>de Asia                    | <i>C.<br/>dharmendrae</i><br>Bande y<br>Prakash 1980<br>de Asia                          | <i>C.<br/>intermedium</i><br>Müller-Stoll y<br>Mädel 1968 de<br>Asia                     | <b>LPP-CZS<br/>0194</b><br>Este trabajo                                      |
|-------------------------------------|--|---|---|---|--|--|--|--|
| <b>Vasos mm<sup>2</sup></b>         | 4-10<br>60-630µm   | ____<br>140-480µm   | 2-4<br>225-540µm  | ____  | 5<br>200µm   | 5-20<br>50-100µm   | 5-50<br>50-100µm   | 6-11<br>150-280µm  |
| <b>Traqueidas<br/>vasicéntricas</b> | presentes  | presentes   | presentes   | presentes   | presentes  | presentes  | presentes  | presentes  |
| <b>Parénquima<br/>axial</b>         | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares 1-2<br>células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares 2-<br>4 células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares 2-<br>5 células de<br>altura               | apotraqueal<br>difuso<br>formando<br>bandas 3-6<br>células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares<br>com más de 3<br>células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares<br>com más de 3<br>células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares<br>com más de 3<br>células de<br>altura | apotraqueal<br>formando<br>bandas<br>irregulares 2-4<br>células de<br>altura |
| <b>Fibrotraquei<br/>das</b>         | presente   | presente  | presente  | ____  | presente   | presente   | presente   | no septadas  |
| <b>Radios por<br/>mm lineal</b>     | 16-20 mm<br>heterogéneos<br>uniseriados                                      | heterogéneos<br>1-2 seriados  | 8-14 mm<br>heterogéneos<br>uniseriados  | heterogéneos<br>uniseriados   | ____<br>heterogéneos<br>uniseriados  | ____<br>heterogéneos<br>uniseriados  | ____<br>heterogéneos<br>1-3<br>seriados  | 5-10<br>heterogéneos<br>mayoría<br>uniseriados,<br>1-2 seriados              |

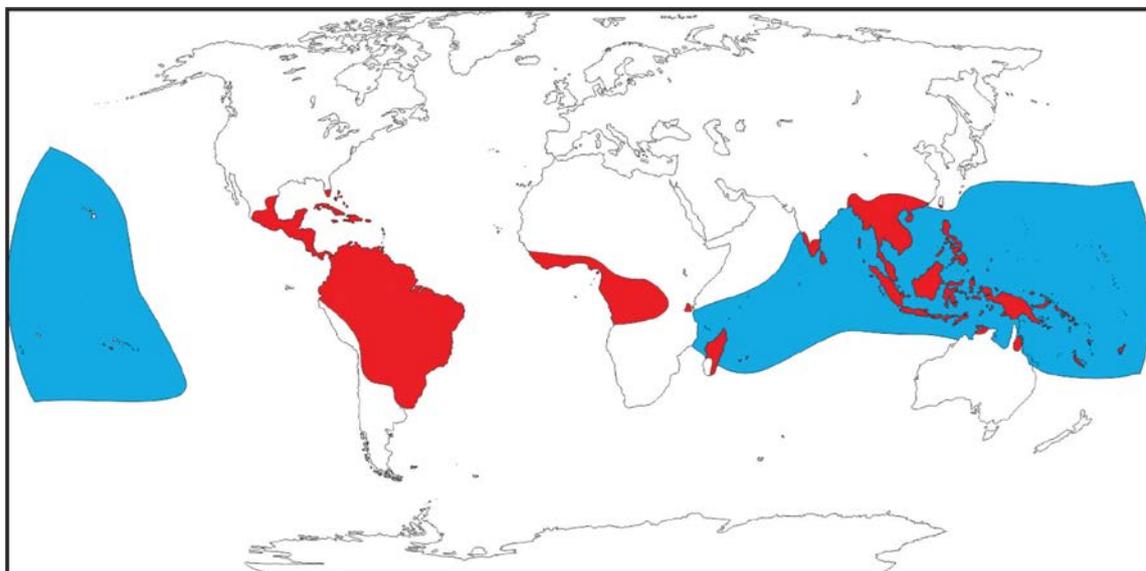
**Tabla 5.13.** Comparación entre especies de *Calophylloxyton*.



**Lámina 5.26.** *Calophylloxyton eoinophyllum* Prakash y Awasthi 1971. **MO. 1 CT.** Vasos exclusivamente solitarios y parénquima axial apotraqueal en bandas/líneas irregulares con 2 a 4 células de alto. Escala gráfica = 200  $\mu\text{m}$ . **2 CT.** Detalle de vasos solitarios y parénquima axial apotraqueal en líneas. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **3. CLR.** Miembros de vasos cortos a medianos. Escala gráfica = 50  $\mu\text{m}$ . **4. CLT.** Traqueidas vasculares/vasicéntricas. Escala gráfica = 100  $\mu\text{m}$ . **5 y 6. CLT.** Radios heterogéneos mayoría uniseriados. Escalas gráficas =200 y 100  $\mu\text{m}$  (LPP-CZS 0194).

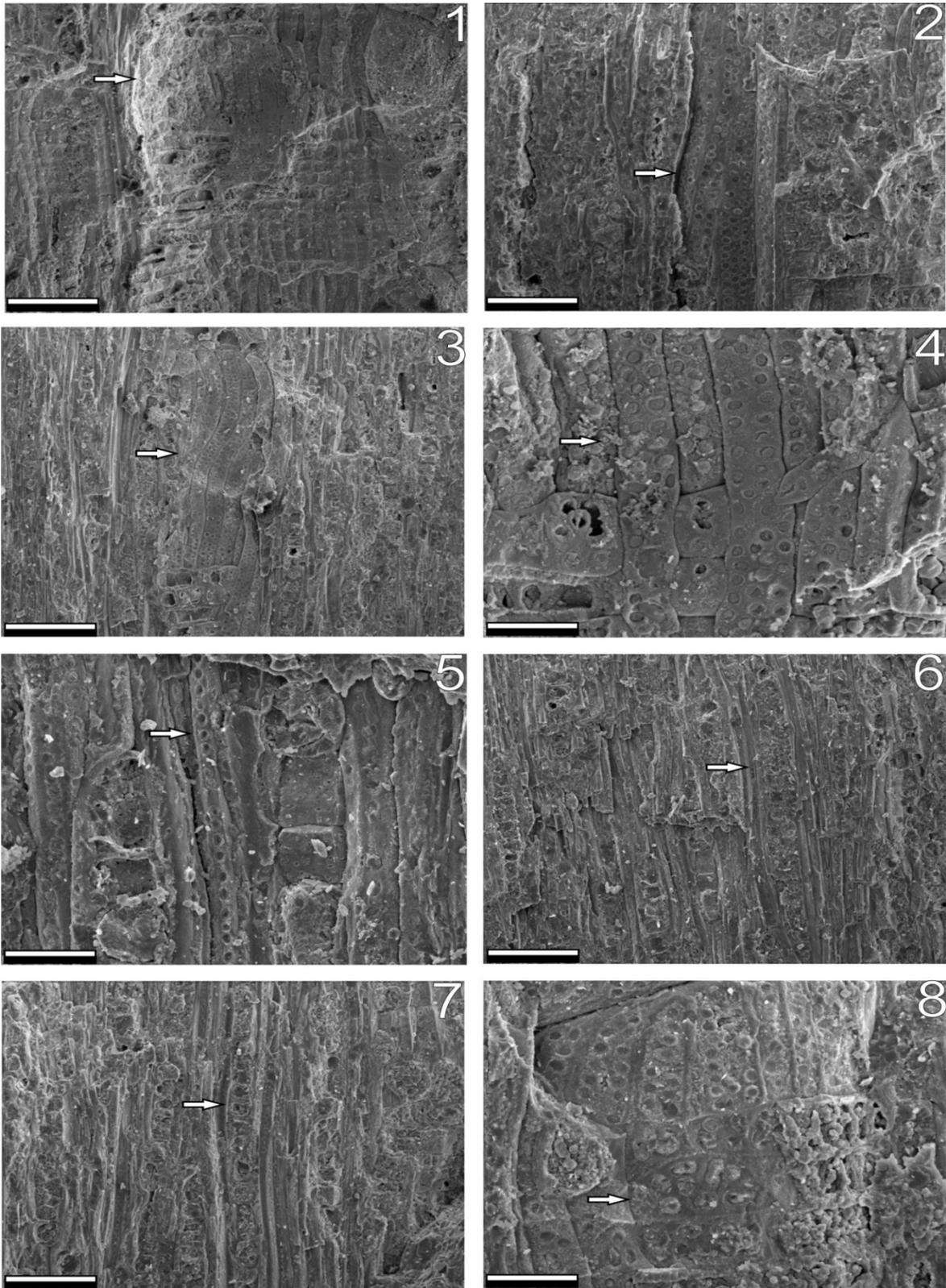
---

Y resultó que: las especies más similares en cuanto a la densidad de vasos por  $\text{mm}^2$  y diámetro tangencial fue *Calophyllum eoinophyllum*, cuanto al parénquima fueron, *Calophyllum cuddaloreense*, *Calophyllum eoinophyllum*, *Calophyllum dharmendrae*, *Calophyllum gogalacherraensis* y *Calophyllum intermedium*. En cuanto a los radios es más afín a *Calophyllum eoinophyllum* por los radios 1-2 seriados. Por ende se asigna el ejemplar LPP-CZS 0193 a la especie *Calophyllum eoinophyllum* Prakash 1965 por los vasos, parénquima y radios. (Tabla 5.13).



**Figura 5.12.** Mapa de distribución actual del género *Calophyllum*.

---



**Lámina 5.27.** *Calophylloxyton eoinophyllum* Prakash y Awasthi 1971. **MEB.** **1** Vista general de un miembro de vaso. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. **2, 3 y 4.** Detalle las traqueidas vasculares/vasicéntricas sobre los vasos y sus puntuaciones areoladas. Escalas gráficas = 200  $\mu$ m, 200  $\mu$ m y 100  $\mu$ m. **5.** Fibrotraqueidas con puntuaciones areoladas. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. **6 y 7.** Radios heterogéneos mayoría uniseriados. Escala gráfica = 200  $\mu$ m. **8.** Las puntuaciones

radiovasculares alargadas, algunas veces alineadas verticalmente. Escala gráfica =100 µm (LPP-CZS 0194).

---

**Clase Monocotyledoneae**

**Orden** Arecales Bromhead 1840

**Familia** Arecaceae Berchtold y J. Presl 1820

*Palmoxylon* Schenk 1882

**Especie tipo.** *Palmoxylon blanfordii* Schenk, 1882

*aff. Palmoxylon sp.*

(Lámina 5. 28)

**Afinidad botánica.** Arecales. Arecaceae. Berchtold y J. Presl

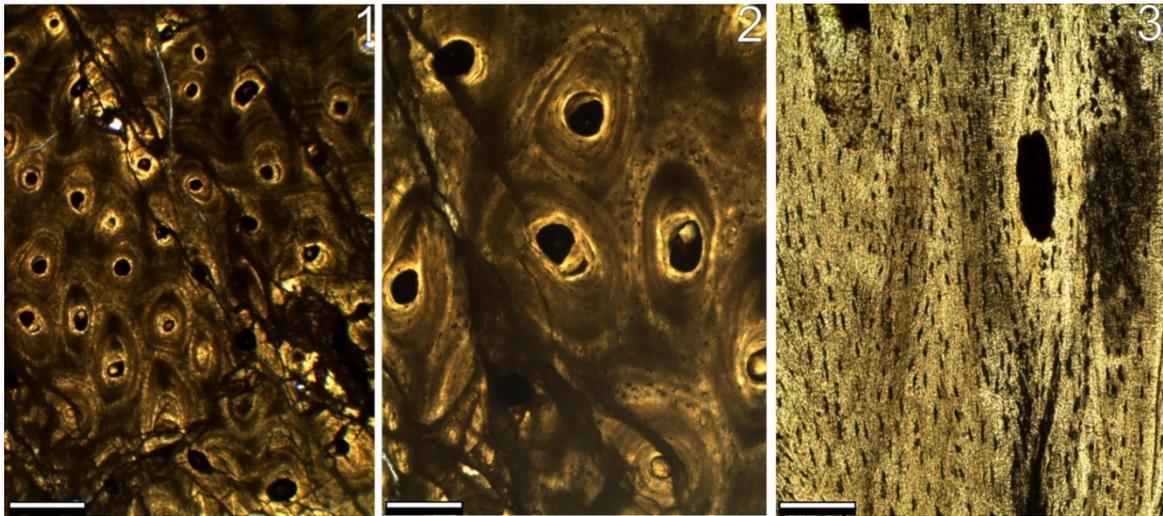
**Material estudiado y localidad.** LPP-CZS 0127 PRJ 6

**Procedencia estratigráfica.** Formación Solimões

**Procedencia geográfica.** Río Juruá, Acre, Brasil.

**Descripción**

Fragmento de palmera fósil de aproximadamente 15 cm de largo. El ejemplar no se encuentra en buen estado de preservación. La dificultad de observación de los caracteres anatómicos dificultó su descripción. Únicamente es posible distinguir, en corte transversal, algunos haces fibrovasculares y el metaxilema.



**Lámina 5.28.** *Palmoxyton* Schenk 1882. **1 y 2 CT.** Haces fibrovasculares y metaxilema. Escalas gráficas = 100  $\mu$ m y 50  $\mu$ m **3 CLR.** Haces fibrovasculares. Escala gráfica = 100 $\mu$ m (LPP-CZS 0127).

---

### Comparación

Debido a las pocas características anatómicas reconocibles y escasez de informaciones por mal preservación del material solo se lo puede relacionar al género fósil con *Palmoxyton* Schenk 1882.

### La familia Arecaceae

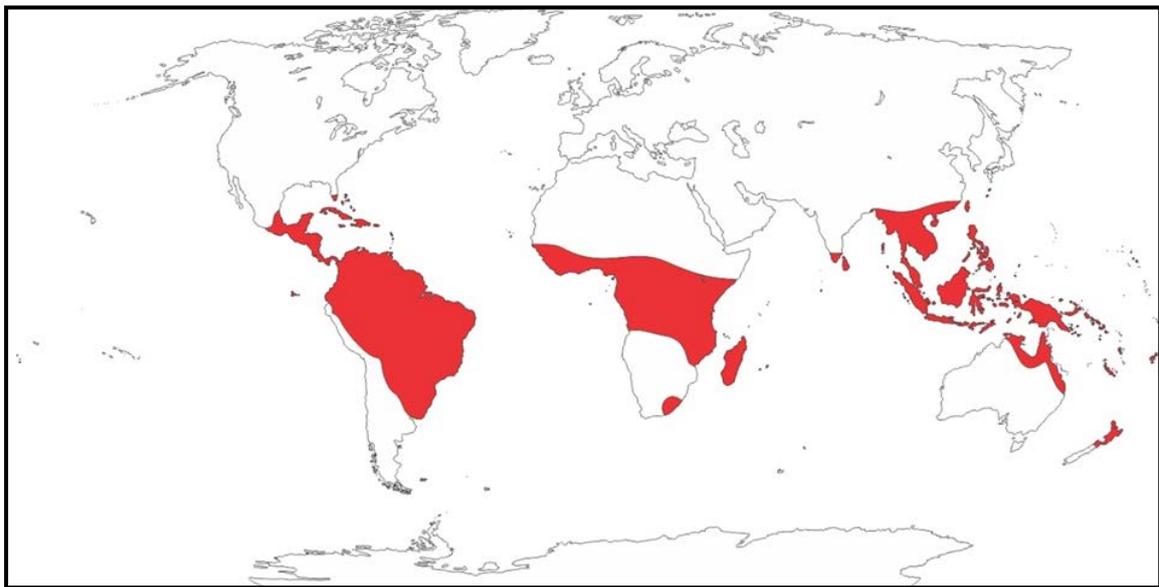
Las palmeras constituyen un grupo de plantas arbóreas, tropicales, monocotiledóneas, pertenecientes a la familia Arecaceae (Henderson *et al.*, 1995; Cabral y Castro, 2007 en Franco, 2014).

En la actualidad, la mayoría de estos grupos fueron reasignados o reagrupados en base a caracteres moleculares en 5 subfamilias: Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae (Asmussen *et al.*, 2006; Martínez, 2010 en Franco, 2014).

Areceae es un grupo monofilético que incluye 183 géneros y 2364 especies aproximadamente (Govaerts y Dransfield, 2005 en Navarro *et al.*, 2009). Actualmente, la mayoría de las palmeras están distribuidas en los trópicos con pocas especies habitando los sub trópicos (Figura 5.14) (Henderson *et al.*, 1995). El registro fósil refleja una distribución latitudinal más amplia de las palmas a fines del Mesozoico y Cenozoico

temprano debido a un clima más cálido global. Jassen y Bremer, (2004) y Bremer y Jassen (2005) defienden la hipótesis de que las palmas se habrían originado en Australia (incluso Nueva Guinea, Nueva Caledonia y Nueva Zelandia) y su nudo de origen estaría estimado en 110 m.a.

Las palmeras en Brasil son representadas por especies arbustivas, y arbóreas. Dentro de las que forman las especies arbóreas, con estipe en madera se encuentran: *Copernicia cerifera* Mart, *Syagrus ramanzofiana* Cham, *S. camosa* Mart, *Attalea hoehnei* Burret, *Acrocomia intumescens* Drude, *Euterpe oleracea* Mart, *E. edulis* Mart, *Mauritia flexuosa* L., *Maximiliana regia* Mart, y *Scheelea pharelata* Burret (Paula y Alves, 2007).



**Figura 5.13.** Mapa de distribución actual de la familia Arecaceae.

---



**Figura 5.14.** Fragmento de palmera fósil. Escala gráfica = 5 cm.

---



## CAPÍTULO 6

## PALEOECOLOGÍA



# Capítulo 6

## Paleoecología

### 6.1 Consideraciones Paleoecológicas, Evolutivas y Paleobiogeográficas

#### 6.1.1 Estructura Secundaria

El xilema secundario es un tejido multifuncional y complejo que proporciona información (como un archivo) de las influencias externas ambientales que modificaron sus atributos funcionales a través de la escala temporal y de millones de años de evolución biológica (Baas, 1986; Wheeler y Baas 1991, 1993; Baas y Wheeler 1996; Carlquist 2001; Wheeler *et al.* 2007; Baas y Wheeler, 2011). Las Angiospermas surgieron hace aproximadamente 125 Ma, pero, todavía hay muchas discusiones acerca de su origen. Las diferencias con las gimnospermas son básicamente funcionales y anatómicas: el transporte de líquidos pasó a ser realizado por los vasos y el sostén por las fibras. El xilema ha pasado por varios cambios y diversificación de sus estructuras celulares. Han surgido nuevos tipos de estructuras celulares con diversificaciones de sus funciones y estos caracteres son fundamentales para su clasificación sistemática, como se especifica seguidamente.

### 6.1.2 Filogenia

El surgimiento del xilema en la naturaleza está relacionado con la presión ambiental sufrida por los vegetales para desarrollar un tejido capaz de conducir agua desde las raíces hasta las hojas y también de sostén de la planta. Se distinguen traqueidas y miembros de vasos, ambos tienen paredes secundarias, gruesas, impregnadas con lignina. En Angiospermas el xilema está compuesto básicamente de vasos, fibras y parénquimas axial y radial, algunas presentan estructuras celulares particulares como: canales y tubos secretores, parénquima disyuntivo, fibrotraqueidas, traqueidas vasculares/vasicéntricas, vasos angostos - “*narrow vessels*”.

Entre las células que forman el xilema se diferencian:

- **Células conductoras o elementos traqueales:** son elementos muertos a la madurez, sirven para la conducción vertical y de sostén. Las traqueidas son las más primitivas y se encuentran en las Gimnospermas y plantas vasculares antiguas; son células largas y ahusadas, imperforadas, es decir, sus paredes terminales vinculan hileras de células.

Los miembros de vaso aparecen en las Angiospermas (un amplio grupo vegetal de evolución reciente); son células cortas, anchas de paredes secundarias gruesas. Se diferencian de las traqueidas porque son elementos perforados: sus paredes terminales pueden estar totalmente perforadas (placa de perforación simple) o estar dividida por barras (placa de perforación escalariforme) o formar una red (placa de perforación reticulada).

El xilema de las Angiospermas está formado básicamente por las siguientes células:

*Elementos de vasos:* son células que presentan las extremidades perforadas que se comunican entre sí por las placas de perforación (estructuras terminales que permiten el pasaje de líquidos). La conexión de los elementos vasculares forma largos canales que conducen la savia en el sentido vertical. El agua es captada por las raíces hasta las hojas. Los vasos poseen puntuaciones que auxilian el pasaje de los fluidos, los tipos de aperturas de estas puntuaciones cambian de acuerdo con las familias. Los vasos pueden

presentarse en grupos de 3 o más vasos, con contacto tangencial y radial, y de común ocurrencia. Según el listado del IAWA committee (1998) este carácter, agrupamiento de vasos (“*Clusters*”), puede ser observado en las familias Fabaceae, Moraceae y Simaroubaceae.

*Parénquima axial*: Son células parenquimáticas que poseen la función de almacenar sustancias de reservas. Son células poco lignificadas, compuestas básicamente de celulosa, dispuestas en bandas verticales. La gran cantidad de tejido parenquimático y pocas fibras confieren una densidad más liviana de la madera. Existen varias combinaciones dentro de tres tipos generales (apotraqueal, paratraqueal, bandas).

*Fibras*: estas células poseen la función de sostén de la planta. Presentan forma alargada, no son perforadas y con puntuaciones en sus paredes.

*Radios* son células de naturaleza parenquimática que se extienden desde la corteza hacia la médula. Suelen acumular sustancias nutritivas, además de inclusiones minerales (sílice y otros cristales). Son también denominados parénquima radial. En las Gimnospermas son homogéneos, uniseriados y bajos. En las Angiospermas son muy diversos, pueden ser homogéneos, heterogéneos, bajos, altos y escasos a abundantes, con o sin tubos/canales secretores, o cristales. Además, pueden distribuirse de manera estratificada o no.

*Traqueidas vasculares/vasicéntrica*: son células alargadas, estrechas y no perforadas en las extremidades, con puntuaciones areoladas en las paredes, por donde pasan los fluidos a las células adyacentes. Es característica solo de algunas familias de Angiospermas basales. Las traqueidas originaron todas las demás células del sistema vertical de la madera (fibras, vasos) por lo que han pasado por muchos cambios a lo largo de 300 Ma.

*Parénquima radial disyuntivo*: La presencia de este tipo de parénquima tiene una estrecha asociación con la presencia de características anatómicas primitivas como: parénquima radial heterocelular con cuatro o más rutas de células marginales, mayores que 1 mm de alto y multiseriados, con parénquima axial apotraqueal difuso o difuso en agregados, con elementos vasculares con placas de perforación múltiples/escalariformes. Sin embargo, tal como lo indican Baas y Wheeler (1996), se

requiere mayores estudios, y análisis de un mayor número de especies, para obtener una visión más completa y satisfactoria de la evolución del xilema.

De los ejemplares aquí estudiados, algunas familias como: Humiriaceae, Myrtaceae, Elaeocarpaceae y Sapotaceae presentan este tipo de parénquima.

*Inclusiones Minerales (Cristales):* Muchas especies tropicales presentan en el interior de sus células, deposiciones de cristales de sílice, de origen mineral. Los cristales tienen origen en los depósitos de sales de calcio, especialmente oxalato de calcio. La sílice presenta estructura química y dureza semejantes al diamante (Vasconcelos *et al.*, 1992). En algunos casos, la presencia de estas inclusiones ayudan en la identificación de algunas especies y se acumulan en varios tipos de células vegetales. La morfología es diversa: drusas, ráfideos, cristales areniscos, cristales romboidales y otros. Por ejemplo, en Lecythidaceae (*Couratari*, *Escheweileira* y *Cariniana*) las inclusiones dificultan la confección de cortes con el microtomo, además, que estas estructuras causan el desgaste de las cuchillas.

*Tubos y canales secretores:* Algunas familias presentan estructuras tubulares o canales secretores de resinas, goma, taninos entre otros. Generalmente estas estructuras son observadas en los radios y su tamaño y distribución son variables. Las familias que presentan este rasgo son por ejemplo: Anacardiaceae, Moraceae, Euphorbiaceae.

*Sustancias orgánicas:* Diversas sustancias de origen orgánico se almacenan en las células de la madera, como por ejemplo: aceites, tanino, gomas y resinas. Estas sustancias pueden cumplir con la función de protección contra insectos xilófagos o estar asociadas a algún proceso fisiológico que resulta en sustancias con almacenamiento en el tallo.

Las características anatómicas de la madera se utilizan como un índice del grado de evolución de las especies. A partir de los trabajos precursores de Bailey y Tupper (1918), Frost (1930) y Kribs (1935; 1937) se han realizado investigaciones con el fin de establecer la correlación de los caracteres anatómicos del leño y su proceso evolutivo. Entre estos se encuentran Metcalfe y Chalk (1950; 1983), Baas (1976), Vliet *et al.*, (1981), Baas (1982), Carlquist (1989; 1992), Baas y Wheeler (1996), Baas y Wheeler, (2011) y León y Espinoza (1999).

*Placas de perforación:* Frost (1930b, 1931) correlaciona la longitud de los elementos vasculares con otras características de los mismos y concluye que las placas de perforación escalariformes con muchas barras e inclinadas son características primitivas. La especialización conlleva a una reducción progresiva del número de barras hasta llegar a las placas simples y horizontales (Baas y Wheeler, 2011; en León y Espinoza, 1999 pp. 137).

*Puntuaciones intervasculares:* Con relación a las puntuaciones intervasculares, se observa que las puntuaciones escalariformes son menos derivadas, para luego pasar a un tipo transicional, con disposición opuestas y hasta llegar a puntuaciones alternas. El estudio de plantas fósiles ha reafirmado lo planteado por Frost (1930b, 1931) y se ha encontrado que las características consideradas primitivas son más comunes en maderas más antiguas, en comparación con especies de períodos más recientes (Baas y Wheeler, 1996, León y Espinoza, 1999 pp. 137).

*Radios:* De acuerdo al sistema de clasificación de radios establecido por la Asociación Internacional de Anatomistas de la Madera (IAWA Committe, 1989), y en conjunto con el sistema de clasificación de Kribs, resulta que la condición más primitiva corresponde a los radios heterocelulares y multiseriados con más de cuatro hileras de células marginales en combinación con radios homocelulares y uniseriados constituidos por células cuadradas o erectas.

El proceso evolutivo se corresponde con una disminución en el ancho y altura de radios, así como un aumento de su homogeneidad. La condición más evolucionada corresponde a radios uniseriados y homocelulares, constituidos por células procumbentes. (en León y Espinoza, 1999 pp. 138).

*Fibras:* Según Metcalfe y Chalk (1950, 1983) y Vliet *et al.*, (1981), con relación a las fibras, la especialización indica que el tipo más primitivo corresponde a fibras con puntuaciones claramente areoladas, denominadas fibrotraqueídas, hasta llegar a la forma más derivada, correspondiente a las fibras con puntuaciones indistintamente areoladas (simples), denominadas fibras liberiformes. (En León y Espinoza de Pernia, 1999 pp. 138).

*Parénquima axial:* El parénquima axial paratraqueal, en sus diferentes tipos, se encuentra más asociado a caracteres evolucionados que a caracteres primitivos y el

parénquima paratraqueal de los tipos aliforme y confluyente se consideran los más evolucionados, mientras que la presencia de parénquima de tipo apotraqueal difuso o difuso en agregados es una característica menos derivada (Kribs, 1937). La condición más evolucionada corresponde a la presencia de parénquima fusiforme. (En León y Espinoza de Pernia, 1999 pp. 138).

En general, la evolución de las características anatómicas de la madera indica que las condiciones más primitivas corresponden a maderas sin vasos, en donde traqueidas de gran longitud se encargan de cumplir funciones de conducción y soporte. De esta condición se avanza al desarrollo de vasos con placas de perforación y puntuaciones intervasculares escalariformes, con fibras de puntuaciones claramente areoladas; hasta llegar a la condición más evolucionada, en donde se presentan vasos con placas de perforación simple y horizontal, puntuaciones intervasculares alternas y fibras con puntuaciones indistintamente areoladas. Estos criterios, correspondientes a vasos y fibras, han sido optimizados con estudios sobre la determinación de las tendencias evolutivas correspondientes a parénquima axial y radios (Baas, 1982). (León y Espinoza de Pernia, 1999 pp. 138).

Aplicando estos datos a las muestras estudiadas se infiere por ejemplo, que el espécimen asignado como *Humiriaceae xilotipo 1* pertenece a un género primitivo de las Angiospermas (Orden Magnoliales), porque al estudiar la estructura anatómica de la madera se observan vasos exclusivamente solitarios, placas de perforación escalariformes con 10 barras, parénquima axial apotraqueal difuso, parénquima disyuntivo, algunos radios mayores de 1 mm de altura, heterogéneos con porciones multiseriadas y uniseriadas. También se puede mencionar maderas con características de alto grado evolutivo; por ejemplo, *Swartziaxylon naraense* (Papilionaceae, Orden Fabales) que posee elementos vasculares como placas de perforación simples y horizontales, puntuaciones intervasculares alternas diminutas; fibras simples, con puntuaciones simples; radios homogéneos de células procumbentes, exclusivamente uniseriados, bajos; parénquima axial de tipo aliforme; y estratificación total de los elementos (radios, parénquima y fibras).

## 6.2 Paleocología

### 6.2.1 Las funciones de la madera y sus relaciones con el clima

(Baas y Wheeler, 2011)

El xilema tiene cuatro funciones esenciales:

- I- Hidráulica, o de larga distancia, de transporte de savia desde las raíces hasta las hojas y de transpiración en las células muertas denominado elementos de vasos y traqueidas.
- II- Soporte mecánico, especialmente por fibras y/o traqueidas, pero con contribuciones significativas del parénquima y de las paredes celulares.
- III- Las contribuciones al metabolismo (almacenamiento y la movilización de los hidratos de carbono, por ejemplo).
- IV- Mecanismos de respuestas y defensa para controlar microorganismos e insectos.

Los caracteres anatómicos de los leños de Dicotiledóneas pueden ser utilizados para reconstruir el clima y los cambios climáticos en el pasado geológico (Chudnoff, 1976; Wheeler y Baas, 1991; 1993; Wiemann *et al.*, 1998; Poole, 2000; Carlquist, 2001; Wheeler *et al.*, 2007). Se utilizaron los siguientes datos: tipo de porosidad, anillos de crecimiento (indicador de clima estacional); promedio diámetro tangencial de los vasos y densidad (número de vasos por mm<sup>2</sup>) utilizados para obtener los índices de vulnerabilidad (IV) e índice de mesomorfía (I.M) (como indicador de la eficiencia en la conductividad hídrica, estableciéndose valores que indican bajo estrés hídrico o condiciones áridas y tipo de ambiente xeromórfico o mesomórfico) (Carlquist, 1977); tipos de placa de perforación; distribución del parénquima axial (vasicentrico, aliforme, confluyente, paratraqueal, bandeado); y radios por mm lineal; altura de los radios (presentan variación de acuerdo a la región climática de donde crecieron los árboles) y afinidad botánica actual (Tabla 6.1).

Bass y Wheeler (2011) afirmaron que los caracteres anatómicos como porosidad, frecuencia y diámetro de vasos, placas de perforación, tamaño de los elementos vasculares, puntuaciones ornadas, engrosamientos helicoidales en los vasos, estructuras

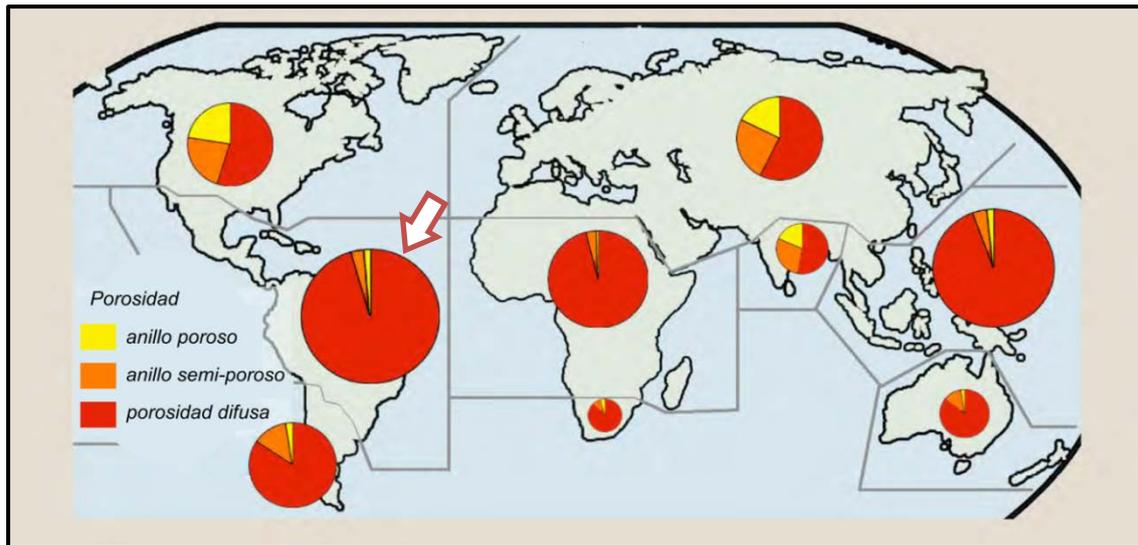
estratificadas, parénquima y fibras septadas, se utilizan para diferenciar tipos de bosques: fríos, húmedos, o húmedos con estacionalidad.

Los caracteres anatómicos específicos, como la predominancia de porosidad difusa, placas de perforación simples, ausencia de engrosamientos helicoidales en los vasos, puntuaciones ornadas, parénquima paratraqueal, estructuras estratificadas y radios toleran un clima tropical cálido-húmedo y en conjunto con la comparación ecológica por afinidad botánica actual dan ayuda a la interpretación paleoecológica de las maderas estudiadas.

### **Tipo de Porosidad**

Baas y Wheeler (2011) señalan que el tipo de porosidad, y la presencia de vasos anchos al inicio del anillo de crecimiento, es una estrategia hidráulica con valor en climas estacionales. Los anillos con porosidad circular, están restringidos a especies deciduas, de clima templado estacional (principalmente del Hemisferio Norte). Gilbert (1940), muestra que en el Hemisferio Norte, se observan mayores porcentajes de maderas con anillos porosos que en el Hemisferio Sur, y que probablemente se corresponda a que la mayoría de los árboles del Hemisferio Sur son perennes.

Alves y Angyalossy-Alfonso (2000), observaron que de 686 especies analizadas de Brasil, el 84% presentan porosidad difusa, según lo observado por Metcalfe y Chalk (1950) esta característica predomina en las Dicotiledóneas (Figura 6.1). Las maderas analizadas de la Formación Solimões tienen estas características. (Figura 6.1 y tabla 6.1).



**Figura 6.1.** Tipos de Porosidad de anillos (especies actuales) (Tomado de Wheeler *et al.*, 2007).

## Anillos de crecimiento

Alves y Angyalossy-Alfonso (2000) realizaron un estudio con 686 especies procedentes de todas las regiones de Brasil y afirmaron que en el 52% de las especies analizadas los anillos de crecimiento están ausentes/indistintos. Además, que el 48% de las especies que presentaron anillos, los mismos pueden ser anillos falsos, es decir, que en algunas maderas típicas de ambiente cálido-húmedo como el Amazonas, los anillos son demarcados en función de la variación del régimen hídrico u otra cuestión fisiológica, y que, además, se debe tener en cuenta la posición filogenética de la familia.

### 6.2.2 Índice de Vulnerabilidad (IV) y Índice de Mesomorfía (IM)

A partir de datos como el promedio diámetro tangencial de los vasos y densidad (número de vasos por  $\text{mm}^2$ ), Carlquist (1977), formuló dos índices que relacionan la anatomía de la madera con la humedad donde crecen las plantas. Éstos son el índice vulnerabilidad (IV) que es igual al diámetro promedio de los elementos de los vasos entre la frecuencia o número de vaso por  $\text{mm}^2$ . En otras palabras, este índice de vulnerabilidad es directamente proporcional al diámetro e inversamente proporcional a la frecuencia de vaso. Para un valor mayor a 1 son vulnerables a la cavitación y menor a 1 son seguras en la conducción del agua.

Otro indicador es el de mesomorfía (IM), que consiste en multiplicar el índice de vulnerabilidad por la longitud promedio de los elementos de vasos. Esto indica que es directamente proporcional al diámetro y a la longitud de los elementos de vasos. Para un valor mayor a 200 las maderas son mesomórficas y valores por debajo de 200 corresponden a maderas xeromórficas.

Para los ecosistemas tropicales con un balance hídrico positivo existen varios trabajos que soportan la validez de estos dos índices (Callado y Costa 1997; León 2001). En estos trabajos las maderas presentaron poca seguridad en la conducción, pero son eficientes en el transporte de agua y todas son clasificadas como mesomórficas. Se puede decir que estos dos índices son buenos indicadores de la adaptabilidad del leño a la humedad, sobre todo para los ecosistemas húmedos tropicales.

Para el cálculo de estos índices se utilizaron las siguientes fórmulas:

$$IV = \text{Ø de vaso} / (\text{vaso}/\text{mm}^2)$$

$$IM = IV \times Lev$$

Donde:

IV = índice de vulnerabilidad.

IM = índice de mesomorfía

Ø de vaso = diámetro de vaso

Lev = longitud de elementos de vasos.

De acuerdo a los valores de estos índices, los individuos se pueden clasificar como de leño mesomórfico ( $IV > 1$ ;  $IM > 200$ ) o xeromórficos ( $IV < 1$ ;  $IM < 200$ ).

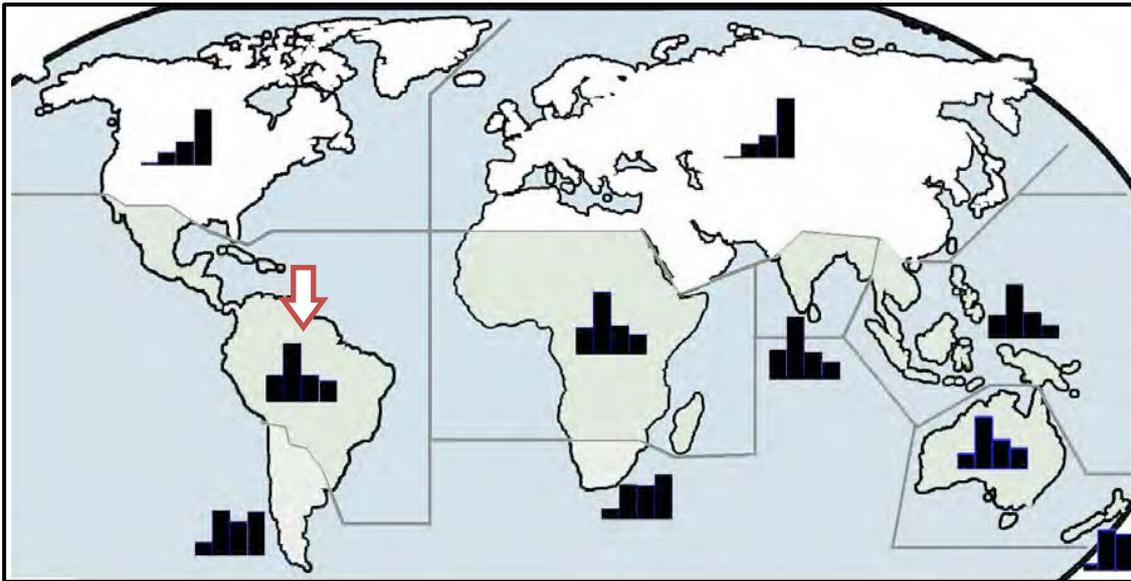
## Placas de Perforación

Bass (1976, 1986), Bass y Schweingruber (1987), Carlquist y Hoekman (1985), certifican que las placas multiperforadas son encontradas raras veces en bosques tropicales de bajas altitudes y son más comunes en zonas frías y templadas o bosques de alta montaña. Según Wheeler y Bass (1991), las placas de perforación escalariformes y multiperforadas son adaptaciones a ambientes con heladas, dando la capacidad de evitar las burbujas de deshielo.

## 6.3 Resultados

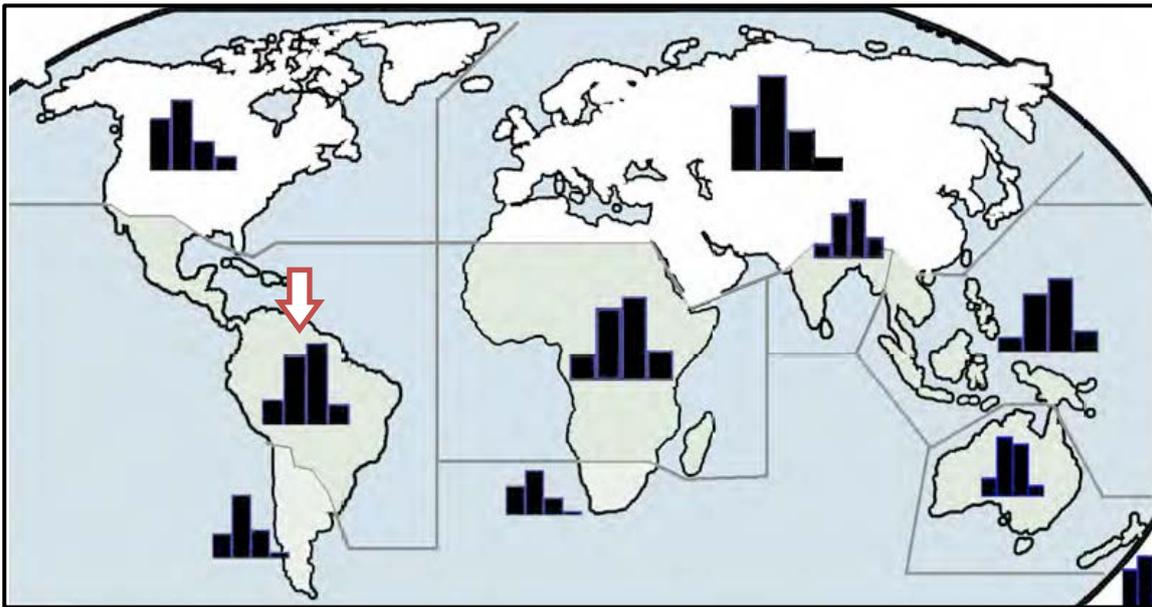
Para obtener datos que reflejen las condiciones climáticas y relaciones ecológicas, se analizaron los diferentes caracteres anatómicos mencionados arriba y anunciados en la (tabla 6.1).

Así, se observa que los 47 ejemplares analizados, poseen en mayoría diámetro tangencial variando entre (100-200  $\mu\text{m}$ ) y en frecuencia/densidad de (5-20 vaso/ $\text{mm}^2$ ) y los elementos de los vasos son cortos (350- 800  $\mu\text{m}$ ). De acuerdo con la distribución de vasos por  $\text{mm}^2$  en especies actuales dado por Wheeler *et al.*, (2007), los ejemplares fósiles coinciden con la distribución de la mayoría de las especies de Brasil que poseen una distribución de 5-20  $\text{mm}^2$  (Figura 6.2).



**Figura 6.2.** Distribución de vasos por mm<sup>2</sup> (actualmente) tomado de (Wheeler *et al.*, 2007). Donde los valores varían de (< 5mm<sup>2</sup>), (5 - 20mm<sup>2</sup>), (20 - 40mm<sup>2</sup>), (> 40mm<sup>2</sup>) en las barras respectivamente.

En la (Figura 6.3) se muestra el patrón de distribución promedio del diámetro tangencial de los vasos en árboles actuales propuesto por Wheeler *et al.*, (2007), que varían desde 50 hasta 200µm. De acuerdo con los datos obtenidos de los especímenes analizados en el Mioceno de Acre, estos valores varían desde 70-225 µm, son los mismos patrones observados en la misma franja latitudinal.



**Figura 6.3.** Patrón de Distribución de promedio de los diámetros de vasos (actualmente) tomado de (Wheeler *et al.*, 2007). Los promedios varían desde ( $< 50 \mu\text{m}$ ), ( $50 - 100 \mu\text{m}$ ), ( $100 - 200 \mu\text{m}$ ), ( $> 200 \mu\text{m}$ ).

A partir de estos datos, se obtuvieron los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) (Carlquist, 1977) con el fin de conocer si las especies se comportaban como mesomórficas o xeromórficas, lo que permitió conocer el grado de “eficiencia” o “seguridad” en la conducción del agua y se infiere que las especies fósiles estudiadas integraron un ambiente de selva (tabla 6.1).

Para todas las maderas estudiadas el IV fue siempre mayor a 1 (1,3 mínimo y máximo 35,6) y el IM mayor a 200, (mínimo 567 y máximo 10.700) por lo tanto, según los índices de Carlquist (1977) estas maderas son mesomórficas, vulnerables a la embolia y eficientes en el transporte del agua.

| Número Muestra LPP-CZS | Porosidad | Anillos de crecimiento | Promedio diámetro tangencial de los vasos $\mu\text{m}$ | Densidad de vasos por $\text{mm}^2$ | Tipo de placa de perforación | Parénquima axial                                    | I.V  | I.M   | Radios por mm lineal | Altura de los radios $\mu\text{m}$ | Afinidad botánica actual        |
|------------------------|-----------|------------------------|---|-------------------------------------|------------------------------|---|------|-------|----------------------|------------------------------------|---------------------------------|
| 0008                   | Difusa    | Ausente                | 140   | 18                                  | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 14   | 4200  | 10                   | 327                                | <i>Astronium</i> Jacquin        |
| 0015                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 25   | 3250  | 10                   | 480                                | <i>Campomanesia</i> Ruiz y Pav. |
| 0045                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 21   | 4725  | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied   |
| 0061                   | Difusa    | Ausente                | 200   | 7                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 28,5 | 1011  | 15                   | 300                                | <i>Zygia</i> P. Browne          |
| 0066                   | Difusa    | Ausente                | 135   | 18                                  | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 7,5  | 2250  | 06                   | 330                                | <i>Astronium</i> Jacquin        |
| 0067                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 9.5                                 | Simples                      | Paratraqueal aliforme                               | 17   | 7695  | 08                   | 653                                | Caesalpineaceae L.              |
| 0069                   | Difusa    | Ausente                | 90  | 22                                  | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 4    | 818   | 12                   | 50                                 | <i>Swartzia</i> Schereb         |
| 0081                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 14                                  | Simples                      | Apotraqueal reticular                               | 4,25 | 785   | 10                   | 352                                | <i>Cariniana</i> Casareto       |
| 0083                   | Difusa    | Ausente                | 60  | 78                                  | Escalariformes               | Apotraqueal difuso                                  | 1,3  | 780   | 7                    | > 1 mm                             | <i>Sloanea</i> L.               |
| 0113                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 14                                  | Escalariforme                | Apotraqueal difuso                                  | 20,4 | 10098 | 10                   | $\leq$ 1mm                         | <i>Humiria</i> Aubl.            |
| 0119                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 16   | 3488  | 10                   | 480                                | <i>Campomanesia</i> Ruiz y Pav. |

| Número Muestra LPP-CZS | Porosidad | Anillos de crecimiento | Promedio diámetro tangencial de los vasos $\mu\text{m}$ | Densidad de vasos por $\text{mm}^2$ | Tipo de placa de perforación | Parénquima axial                                    | I.V  | I.M   | Radios por mm lineal | Altura de los radios $\mu\text{m}$ | Afinidad botánica actual            |
|------------------------|-----------|------------------------|---|-------------------------------------|------------------------------|---|------|-------|----------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| 0120                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 28   | 8340  | 10                   | 480                                | <i>Campomanesia</i><br>Ruiz y Pav   |
| 0127                   | Difusa    | Ausente                | —   | —                                   | —                            | —   | —    | —     | —                    | —                                  | <i>Areceaceae</i><br>Bercht y Presl |
| 0128                   | Difusa    | Ausente                | 176   | 14                                  | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 7,7  | 1362  | 13                   | 200                                | Caesalpineaceae<br>L.               |
| 0131                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 35,6 | 10700 | 10                   | 480                                | <i>Campomanesia</i><br>Ruiz y Pav   |
| 0132                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 3,3  | 990   | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i><br>Wied-Neuwied    |
| 0133                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 14                                  | Simples                      | Apotraqueal reticular                               | 12,1 | 2513  | 10                   | 350                                | <i>Cariniana</i><br>Casareto        |
| 0134                   | Difusa    | Ausente                | 107   | 17                                  | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 6,3  | 1300  | 12                   | 199                                | Caesalpineaceae<br>L.               |
| 0135                   | Difusa    | Ausente                | 125   | 20                                  | Simples                      | Apotraqueal reticular                               | 6,3  | 1325  | 12                   | 350                                | <i>Manilkara</i> Adans              |
| 0137                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 14                                  | Simples                      | Apotraqueal reticular                               | 10   | 2500  | 10                   | 350                                | <i>Cariniana</i><br>Casareto        |
| 0140                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou             | 20,5 | 6588  | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i><br>Wied-Neuwied    |

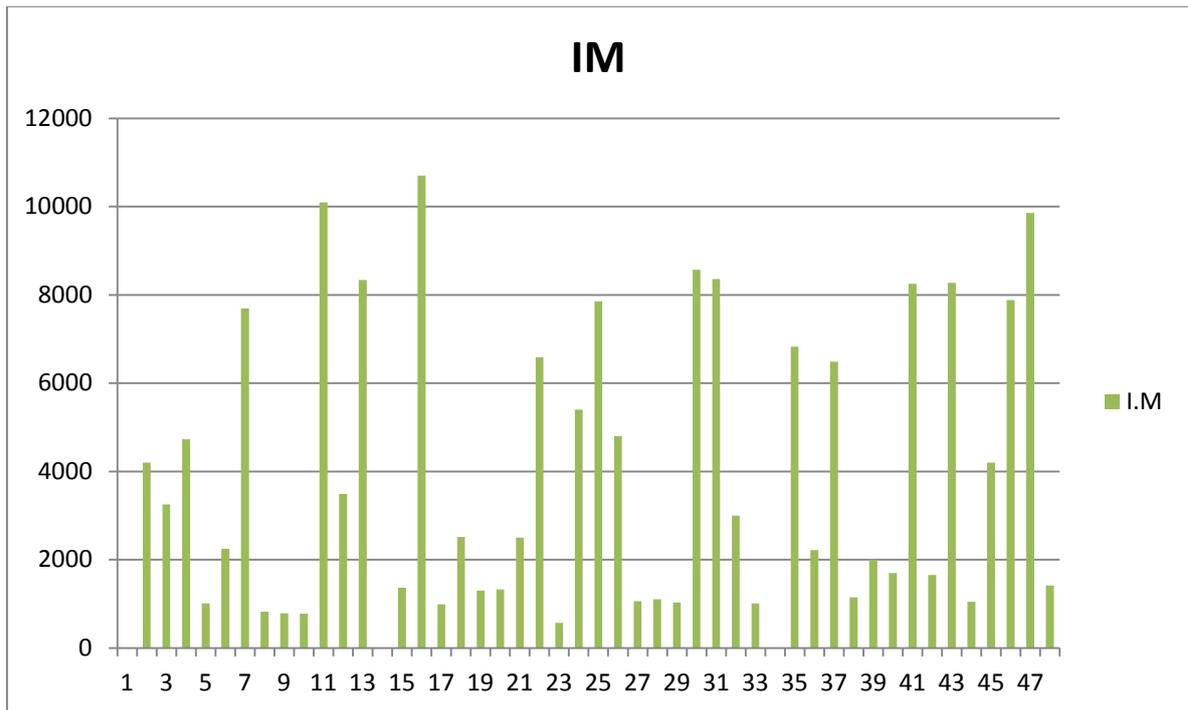
| Número Muestra LPP-CZS | Porosidad | Anillos de crecimiento | Promedio diámetro tangencial de los vasos $\mu\text{m}$ | Densidad de vasos por $\text{mm}^2$ | Tipo de placa de perforación | Parénquima axial                                    | I.V  | I.M  | Radios por mm lineal | Altura de los radios $\mu\text{m}$ | Afinidad botánica actual               |
|------------------------|-----------|------------------------|---|-------------------------------------|------------------------------|---|------|------|----------------------|------------------------------------|--|
| 0141                   | Difusa    | Ausente                | 70  | 15                                  | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 4    | 567  | 10                   | 265                                | <i>Terminalia</i> L.                   |
| 0142                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 8                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 24   | 5400 | 10                   | 220                                | Caesalpineaceae L.                     |
| 0182                   | Difusa    | Ausente                | 135   | 18                                  | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 16   | 7850 | 06                   | 330                                | <i>Astronium</i> Jacquin               |
| 0184                   | Difusa    | Ausente                | 158   | 10                                  | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 16   | 4800 | 08                   | 180                                | Caesalpineaceae L.                     |
| 0193                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 14                                  | Simples                      | Apotraqueal reticular                               | 21   | 1062 | 10                   | 350                                | <i>Cariniana</i> Casareto              |
| 0194                   | Difusa    | Ausente                | 220   | 11                                  | Simples                      | Apotraqueal líneas                                  | 27,6 | 1105 | 09                   | 300                                | <i>Calophyllum</i> L.                  |
| 0199                   | Difusa    | Ausente                | 188   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal difuso                                  | 26,8 | 1034 | 07                   | 400                                | <i>Matayba</i> Aubl/ <i>Cupania</i> L. |
| 0205                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 14                                  | Escalariforme                | Apotraqueal difuso                                  | 10,7 | 8571 | 10                   | $\leq 1\text{mm}$                  | <i>Humiria</i> Aubl.                   |
| 0206                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 28   | 8357 | 10                   | 300                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied          |

| Número Muestra LPP-CZS | Porosidad | Anillos de crecimiento | Promedio diámetro tangencial de los vasos $\mu\text{m}$ | Densidad de vasos por $\text{mm}^2$ | Tipo de placa de perforación | Parénquima axial                                    | I.V | I.M   | Radios por mm lineal | Altura de los radios $\mu\text{m}$ | Afinidad botánica actual               |
|------------------------|-----------|------------------------|---|-------------------------------------|------------------------------|---|-----|-------|----------------------|------------------------------------|--|
| 0207                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 10  | 3000  | 10                   | 420                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied          |
| 0208                   | Difusa    | Ausente                | 571   | 8                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 18  | 1013  | 7                    | 325                                | Caesalpineaceae L.                     |
| 0209                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 35  | 10000 | 10                   | 400                                | <i>Campomanesia</i> Ruiz y Pav         |
| 0211                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 23  | 6825  | 10                   | 280                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied          |
| 0214                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 33  | 2216  | 10                   | 360                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied          |
| 0217                   | Difusa    | Ausente                | 128   | 10                                  | Simples                      | Paratraqueal aliforme e apotraqueal difuso          | 14  | 6485  | 10                   | 400                                | <i>Lecythis</i> Loefl.                 |
| 0219                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 15  | 1146  | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied          |
| 0226                   | Difusa    | Ausente                | 188   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal difuso                                  | 30  | 2002  | 07                   |                                    | <i>Matayba</i> Aubl/ <i>Cupania</i> L. |

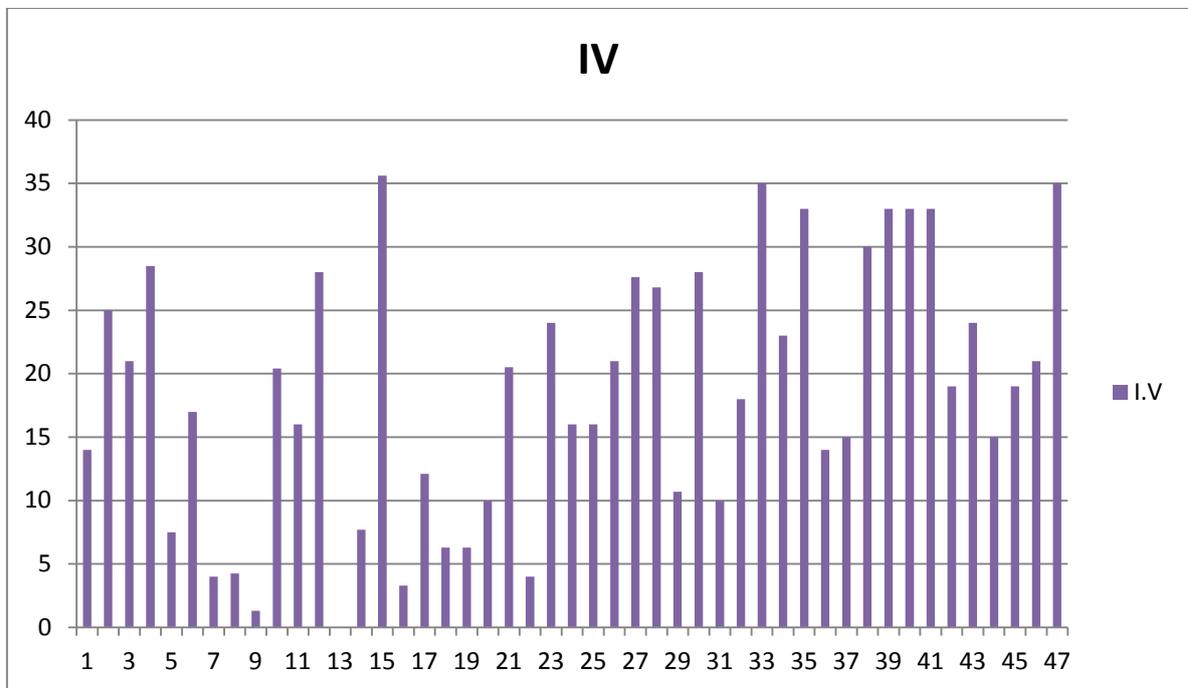
| Número Muestra LPP-CZS | Porosidad | Anillos de crecimiento | Promedio diámetro tangencial de los vasos $\mu\text{m}$ | Densidad de vasos por $\text{mm}^2$ | Tipo de placa de perforación | Parénquima axial                                    | I.V | I.M  | Radios por mm lineal | Altura de los radios $\mu\text{m}$ | Afinidad botánica actual       |
|------------------------|-----------|------------------------|---|-------------------------------------|------------------------------|---|-----|------|----------------------|------------------------------------|--------------------------------|
| 0228                   | Difusa    | Ausente                | 197   | 6                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 33  | 1700 | 09                   | 250                                | Caesalpineaceae L.             |
| 0229                   | Difusa    | Ausente                | 150   | 7                                   | Simples                      | Apotraqueal escaso                                  | 33  | 8250 | 10                   | 400                                | <i>Campomanesia</i> Ruiz y Pav |
| 0230                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 6                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 33  | 1650 | 10                   | 280                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied  |
| 0241                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 19  | 8270 | 10                   | 283                                | Caesalpineaceae L.             |
| 0244                   | Difusa    | Ausente                | 170   | 7                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 24  | 1044 | 06                   | 325                                | Caesalpineaceae L.             |
| 0251                   | Difusa    | Ausente                | 140   | 9                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 15  | 4200 | 10                   | 200                                | Caesalpineaceae L.             |
| 0252                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 19  | 7884 | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied  |
| 0253                   | Difusa    | Ausente                | 225   | 5                                   | Simples                      | Paratraqueal vasicentrico a aliforme ou confluyente | 21  | 9856 | 10                   | 400                                | <i>Zollernia</i> Wied-Neuwied  |

|      |        |         |     |   |        |   |    |      |    |     |                                  |
|------|--------|---------|-----|---|--------|---|----|------|----|-----|----------------------------------|
| 0390 | Difusa | Ausente | 225 | 5 | Simple | Paratraqueal<br>vasicentrico a<br>aliforme ou<br>confluente | 35 | 1416 | 10 | 400 | <i>Zollernia</i><br>Wied-Neuwied |
|------|--------|---------|-----|---|--------|---|----|------|----|-----|----------------------------------|

**Tabla 6.1.** Muestra el tipo de porosidad, anillos de crecimiento, promedio del diámetro tangencial de los vasos ( $\mu\text{m}$ ), la densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ , tipos de placa de perforación, tipos de parénquima axial, los índices de Vulnerabilidad (I.V) y Mesomorfía (I.M), cantidad de radios por mm lineal, altura de los radios en ( $\mu\text{m}$ ) y la afinidad botánica actual.



**Figura. 6.4.** Representación grafica de los valores de indice de mesomorfia, donde se observa que todos presentan valores superiores a 200, o sea, son mesomorficas (tabla 6.1).



**Figura. 6.5.** Representación grafica de los valores del índice de vulnerabilidad donde se observa todos los valores superiores a 1, o sea, son vulnerables a la embolia y eficientes en el transporte (Tabla 6.1).

Con respecto al diámetro de las puntuaciones, la mayoría de los taxones se ubica en la categoría de pequeñas y medianas y con disposición alternas, característica considerada como las más evolucionadas en cuanto a disposición de puntuaciones, lo que contribuye a una mayor eficiencia en el transporte del agua (León, 2005).

Aunque los taxones estudiados sean vulnerables, existen caracteres que pueden ser interpretados como elementos de seguridad. Según Carlquist (1977), los vasos solitarios combinados con múltiples radiales garantizan mayor seguridad en la conducción del agua ya que soportan mejor las tensiones que se originan en el tallo. Zimmerman (1978), citado por Baas y Wheeler (1996) sugirió que las placas de perforación escalariformes podrían atrapar burbujas de aire en el xilema de los árboles, evitando una embolia (tabla 6.1).

Existe también un predominio de las placas de perforación simples (95,75%) entre los ejemplares estudiados (tabla 6.1), ya que apenas dos familias presentaron placas de perforación de tipo escalariformes con 10 barras, o sea un (4,25%) (Humiriaceae y Elaeocarpaceae).

Alves y Angyalossy-Alfonso (2000) reportan placas de perforación simples en 95% de los materiales estudiados. Según estos autores, las bajas frecuencias de placas múltiples o escalariformes son confirmadas por Bass (1976, 1986), Bass y Schweingruber (1987), Carlquist y Hoekman (1985), los cuales afirman que las placas multiperforadas son encontradas raras veces en bosques tropicales de bajas altitudes y son más comunes en zonas frías y templadas o bosques de alta montaña.

Los ejemplares estudiados compartieron las siguientes características: ausencia de anillos de crecimiento, porosidad difusa, y vasos solitarios y múltiples de diámetro mediano. La mayoría poseen placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas. Excepto algunos que muestran vasos exclusivamente solitarios y placas de perforación escalariformes. El parénquima en la mayoría es paratraqueal (variando desde vasicéntrico, aliforme hasta confluyente y/o bandas como en las Fabaceae); en otros es apotraqueal difuso o escaso como Humiriaceae, Combretaceae, Elaeocarpaceae, Myrtaceae y Anacardiaceae.

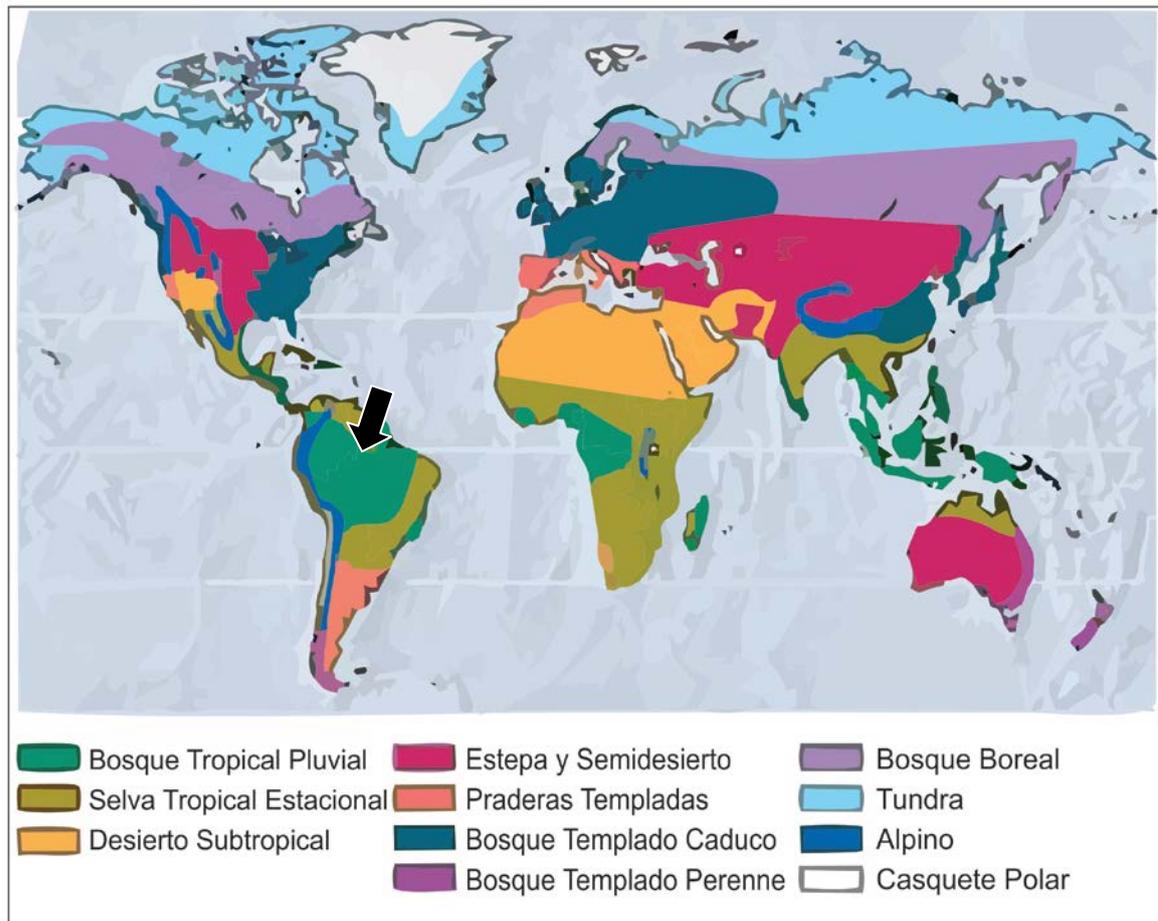
En los 47 taxones estudiados se observa que la anatomía de la madera está adaptada a la eficiencia en el transporte del agua, carácter que muestra concordancia con la

humedad del bosque Mioceno, y además relacionado con la posición filogenética de estos taxones.

## **6.4 Consideraciones sobre la distribución paleobiogeográfica y reconstrucción paleoflorística**

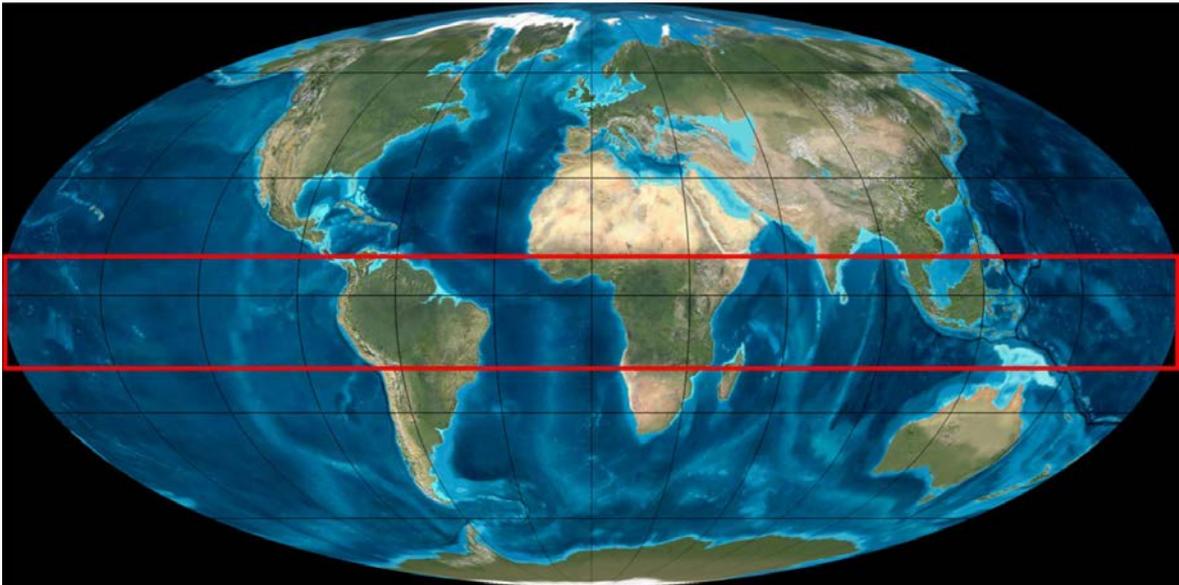
Se analizaron las características paleogeográficas y paleoecológicas de los morfotaxones, utilizando el método del análogo moderno o el pariente actual más cercano (NLR) “*nearest living relative*” ya utilizado para floras Mesozoicas y Cenozoicas por Taylor (2009), Franco (2011). El método consiste básicamente en clasificar sistemáticamente/taxonómicamente el ejemplar y ubicarlo en un sistema formal de clasificación, en este trabajo se utilizó la distribución mundial de los biomas, de Ricklefs (2008) (Figura. 6.6 y Tabla 6.1).

El análisis del análogo moderno, constató que la distribución actual de las familias/géneros que habitan la gran región del Amazonas, incluyendo el Amazonas de Perú, Bolivia, y Guayanas es clasificado como un bosque tropical pluvial según la clasificación de Ricklefs (2008). Estos datos sumados a los datos de las especies afines (tabla 6.1) actuales nos permite inferir que el tipo de bosque en el Mioceno era similar en patrones de temperatura y humedad al tipo de bosque actual de la selva Amazónica.



**Figura 6.6.** Distribución mundial de los biomas, modificado de Ricklefs (2008).

La discusión de las relaciones entre las paleofloras de la Formación Solimões (Cuenca Acre) y actuales llevan a la conclusión de que en el Mioceno la flora era americana típica tropical. Al comparar el área actual y la distribución de los climas para los géneros presentes, se infiere que el paleoclima, en líneas generales, debería corresponder a condiciones análogas a las actuales, correspondería a un tipo de climas megatérmicos de las regiones tropicales y subtropicales Af (clima tropical húmedo o clima ecuatorial) de la clasificación de Köppen-Geiger (1936) (Figura 6.7).



**Figura 6.7.** Mapa extraído de (<http://es.wikipedia.org/wiki/Neógeno>) de reconstrucción del Mioceno. Se presupone que las zonas climáticas ya estaban establecidas.

---

Estas consideraciones sumadas al registro de los algunos vertebrados de los taxones (cocodrilos, tortugas, peces) del río Juruá que soportan una edad Mioceno medio (Laventense-Mesopotamiense) y que según Latrubesse *et al.*, (1997) pueden haber vivido en estuarios de marea, la mayoría deben ser considerados indicadores de ambientes terrestres, probablemente, una vegetación de pastizales y bosques, como es de esperar a lo largo de un río de grandes dimensiones o un sistema de humedal.

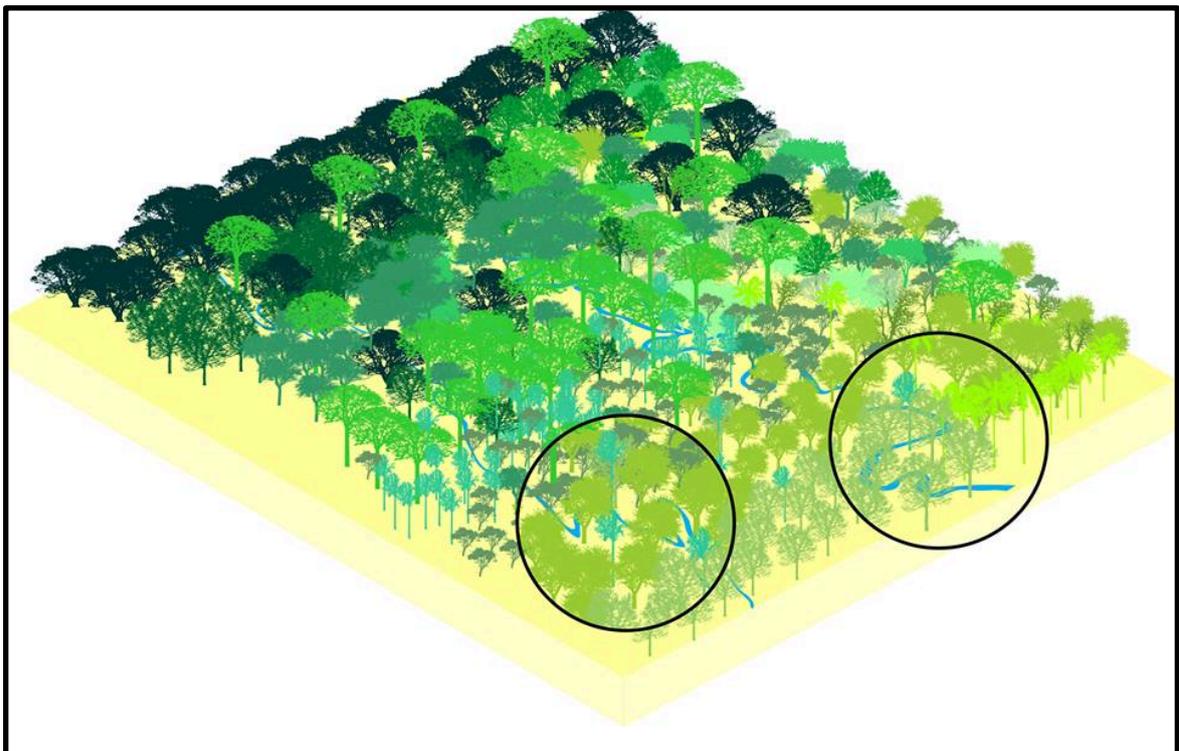
La distribución geográfica actual de los géneros correspondientes a los especímenes fósiles descritos en esta Tesis Doctoral sugiere que en el Mioceno de Amazonas ya se encontraba una cobertura vegetal de árboles altos con hojas perenes y con gran diversidad de especies, que se mezclaban a la vegetación de árboles más bajos (arbustos) y plantas herbáceas. El conocimiento de la paleoflora del Mioceno se considera un elemento muy relevante en el estudio de la distribución y evolución de las comunidades como centro de diversidad biológica.

## 6.5 Consideraciones Paleobiogeográficas

### 6.5.1 Comparación entre los bosques de los ríos Juruá y Envira

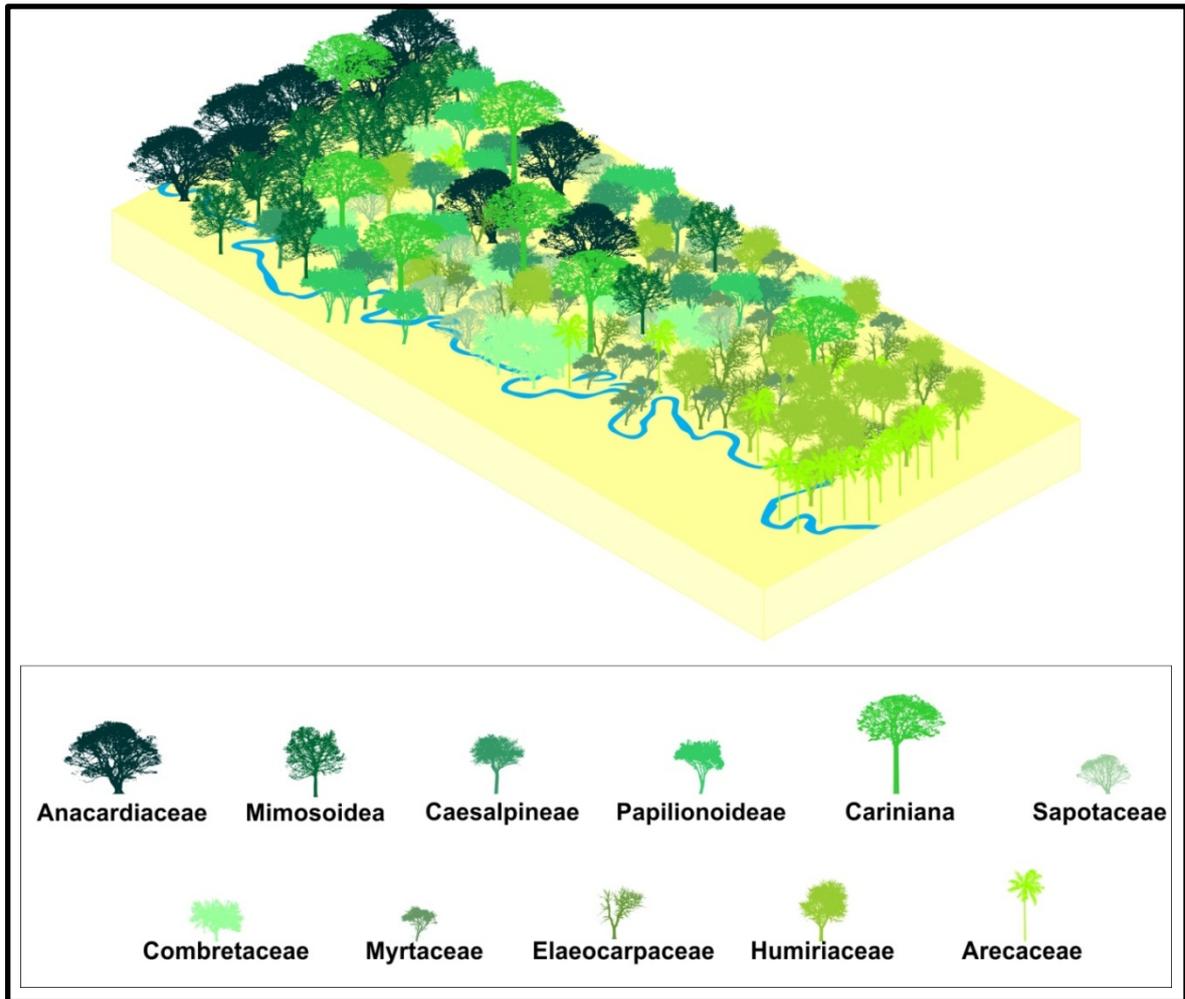
Del análisis de paleofloras de ambas localidades resulta que: el río Juruá brindó 22 muestras, el río Envira 20 y el punto 9 de la Ruta Br-364 5 muestras. Las paleoasociaciones florísticas resultaron similares (Figura. 6.8), pero el río Juruá resultó ser más diversa, constituido por 9 familias y 12 géneros; mientras que la del río Envira es menos diversa con 6 familias y 7 géneros.

Las familias que ocurren en ambos ríos son: Anacardiaceae, Leguminosae, Humiriaceae, Lecythidaceae y Myrtaceae (Figura 6.8, 6.9 y 6.10). Las exclusivas del río Juruá son: Combretaceae, Elaeocarpaceae, Palmae y Sapotaceae (Figura 6.9) y las del río Envira son: Calophyllaceae y Sapindaceae (Figura 6.10)



**Figura. 6.8.** Asociaciones paleoflorística de los ríos Juruá y Envira.

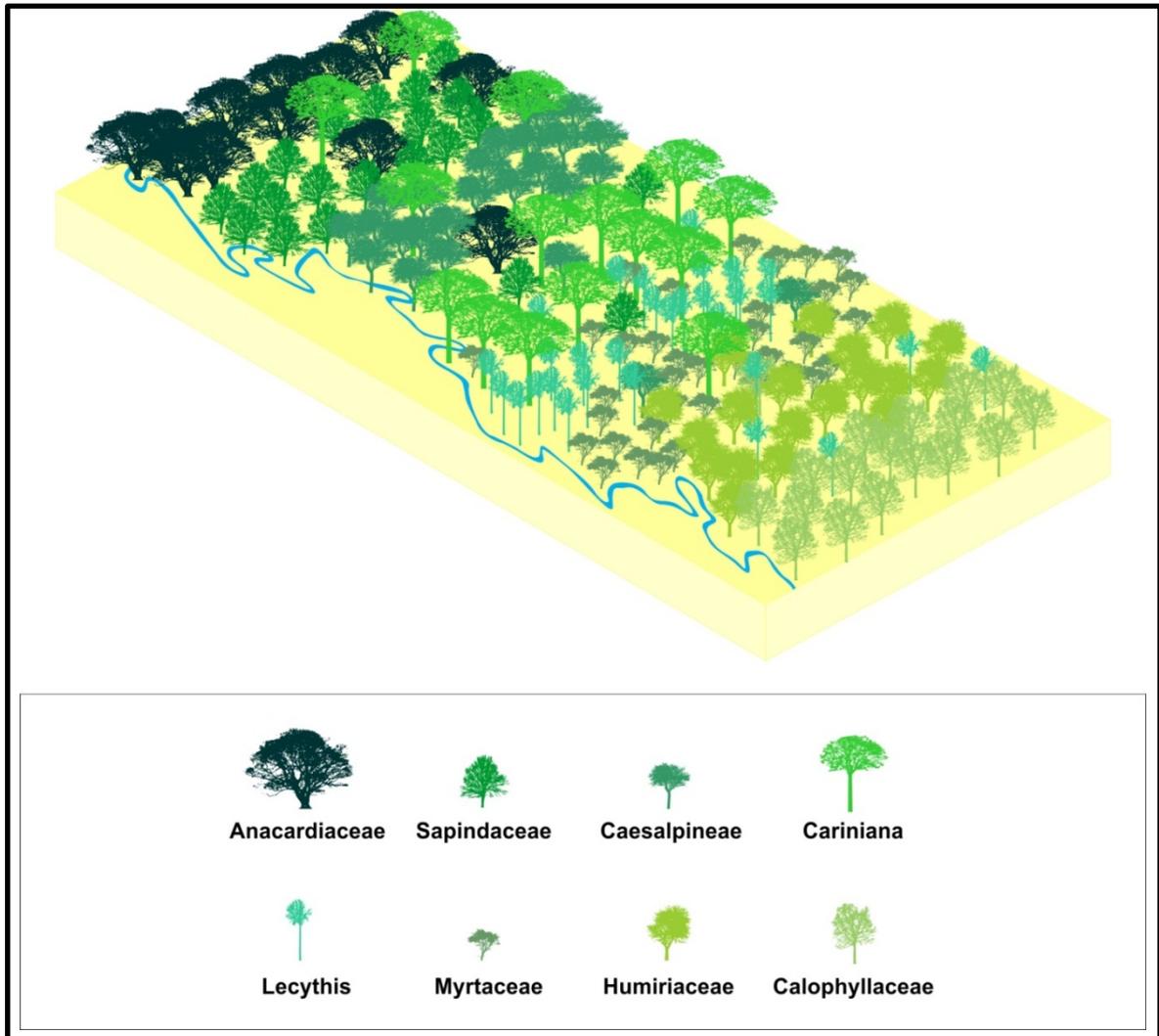
---



**Figura 6.9.** Río Juruá. Se registran fósiles de las familias: Anacardiaceae, Arecaceae, Combretaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Lecythidaceae, Leguminosae (Caesalpineae, Mimosoideae y Papilionoideae), Myrtaceae y Sapotaceae.

La paleoflora de la Formación Solimões analizada hasta el momento muestra una gran riqueza en cuanto a grupos taxonómicos. Los estudios comparativos realizados permitieron concluir que los géneros aquí estudiado comparten mayor similitud con los presentes en otras Formaciones de la misma franja latitudinal, como por ejemplo, India, ya se encontraban “ubicadas” en latitudes tropicales en el Mioceno, y se cree que las temperaturas eran similares a las actuales.

### 6.5.2 Comparación de la Paleoflora de la Formación Solimões con otras Paleofloras (Mioceno).



**Figura 6.10.** Río Envira. Se registran fósiles de: Anacardiaceae, Calophyllaceae, Humiriaceae, Lecythidaceae, Myrtaceae, y Sapindaceae.



## **CAPÍTULO 7**

## **CONCLUSIONES**



# Capítulo 7

## Conclusiones

Los estudios efectuados en este trabajo a partir del análisis de la anatomía de fragmentos de troncos fósiles proveen una incuestionable y palmaria evidencia de que las selvas del Mioceno de la Formación Solimões fueron similares a la selva y bosques de ribera tropicales modernos, incluso a nivel de género.

Asimismo, este estudio suma conocimiento no solamente a la taxonomía sistemática, sino también a la paleoecología y paleogeografía, lo que representa un importante punto de partida fundado para posteriores investigaciones, constituyéndose de este modo en un elemento de avance en los estudios paleobotánicos del Mioceno de Amazona, Brasil.

Este trabajo ofrece, en fin, reconocimientos estratigráficos, estudios detallados de la xilotaoflora, posibles nuevas nominaciones, enmiendas diagnósticas, evidencias climáticas e inferencias; así como también una mejor comprensión del paleoclima.

Con el objeto de formalizar las conclusiones a las que se ha arribado, es posible, por consiguiente, establecer las relaciones que se enuncian a continuación:

## 7.1 Relacionadas con aspectos estratigráficos:

Se reconocieron 12 localidades fosilíferas de la Formación Solimões: 9 en el río Juruá, dos en el río Envira y una en la ruta Br-364.

Se elaboraron 11 perfiles sedimentológicos y se reconocieron los niveles fosilíferos.

## 7.2 Relacionadas con la composición de la xilotaflora

- Se realizó por primera vez un estudio detallado y sistemático de la xiloflora de la Formación Solimões, reconociendo la presencia de leños de 11 familias de Angiospermas: Anacardiaceae, Leguminosae (Mimosoideae, Caesalpinoideae y Papilionoideae), Lecythidaceae, Sapindaceae, Sapotaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae y Arecaceae.
- En el capítulo de sistemática se describieron nuevos taxones y nuevas ocurrencias de taxones anteriormente descritos, todos de Angiospermas. Los nuevos taxones identificados son: Anacardiaceae (*Astronioxylon*), Leguminosae (Mimosoideae – *Xilotipo 1*, Caesalpinoideae - *Xilotipo 2* y Papilionoideae - *Swartziaxylon*), Lecythidaceae (*Carinianoxylon*), Sapindaceae (*Sapindoxylon*), Sapotaceae (*Xilotipo1*), Combretaceae (*Terminalioxylon*), Myrtaceae (*Xilotipo 1*), Elaeocarpaceae (*Xilotipo 1*), Humiriaceae (*Xilotipo 1*), Calophyllaceae (*Calophylloxylon*) y Arecaceae (*Palmoxylon*).
- Los ejemplares incluidos como “*Xilotipo*” serán nominados formalmente en publicaciones futuras como posibles nuevos géneros y especies. Entre las maderas fósiles recurrentes de la Formación Solimões, se registraron: Leguminosae (*Zollernioxylon*), Sapindaceae (*Sapindoxylon*) y Lecythidaceae (*Lecythioxylon*).

- Con respecto a los taxones, como resultado de este trabajo se señala por primera vez:
- para el Mioceno de Brasil: Anacardiaceae, Sapotaceae, Fabaceae (*Swartziaxylon*), Combretaceae, Humiriaceae, Elaeocarpaceae y Calophyllaceae.
- para el Mioceno de la Formación Solimões: Anacardiaceae, Sapotaceae, Fabaceae (Papilionoideae y Mimosoideae), Combretaceae, Elaeocarpaceae, Humiriaceae, Calophyllaceae, Myrtaceae, Lecythidaceae (*Carinianoxylon*) y Palmae.
- Se propone una enmienda para la diagnosis de la especie *Sapindoylon lamegoi* Mussa 1959.

### 7.3 Consideraciones evolutivas

- De acuerdo con la evolución de los elementos anatómicos, las maderas analizadas presentaron una gran diversidad desde caracteres basales hasta los más derivados como por ejemplo, placas escalariformes, parénquima disyuntivo, traqueidas vasculares/vasicentricas y fibrotraqueidas hasta estructuras bastante derivadas como las estratificaciones de los radios y parénquima, placas simples, vasos cortos y ornamentaciones de las puntuaciones.

### 7.4 Consideraciones Paleoclimáticas

- Al aplicar el índice de vulnerabilidad (IV) se obtuvo un valor mayor de 1 y el índice de mesomorfía (IM) superior a 200. Estos valores aportan evidencias de que el clima dominante durante el Mioceno era cálido – húmedo y que los leños tenían estructura mesomórfica.
- El análisis del análogo moderno, es decir, al establecer el pariente más cercano o afinidad actual del fragmento de madera fósil analizado, se identifica las

asociaciones de taxones y su distribución geográfica. De este modo se infiere que el paleoclima donde se desarrollaron los árboles corresponden a condiciones análogas a las actuales, o sea, correspondería a un tipo de clima megatérmico y que en la región del Amazonas como un bosque tropical pluvial.

- La discusión entre la paleoflora de la Formación Solimões (Cuenca Acre) y la flora actual permiten inferir que en el Mioceno la flora era típica de un área tropical.

## 7.5 Consideraciones Paleoecológicas-Paleoambientales

- Los ejemplares estudiados anatómicamente comparten las siguientes características: ausencia de anillos de crecimiento, porosidad difusa, y vasos solitarios y múltiples de diámetro mediano. La mayoría poseen placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas. Excepto algunos que muestran vasos exclusivamente solitarios y placas de perforación escalariformes. El parénquima en la mayoría es paratraqueal (variando desde vasicéntrico, aliforme hasta confluyente y/o bandas como en las Fabaceae); en otros es apotraqueal difuso o escaso como Humiriaceae, Combretaceae, Elaeocarpaceae, Myrtaceae y Anacardiaceae.
- La presencia de anillos de crecimiento indistintos o ausentes, porosidad difusa, densidad de vasos (5-20 mm<sup>2</sup>), diámetro tangencial de los vasos variando entre (100-200 μm), miembros de vasos en promedio de (350-800 μm), placas de perforación en mayoría simples, y puntuaciones intervasculares alternas de pequeñas a medianas (lo que contribuye con una mayor eficiencia del transporte del agua), todo este conjunto de caracteres señalan que la paleoflora de la Formación Solimões presenta patrones climáticos similares al de las floras actuales de la misma franja latitudinal.
- El paleobosque estaba constituido por la siguiente xiloflora:

Orden Ericales (Lecythidaceae y Sapotaceae); Orden Sapindales (Anacardiaceae y Sapindaceae); Orden Fabales (Fabaceae); Orden Myrtales (Myrtaceae y Combretaceae); Orden Oxalidales (Elaeocarpaceae); Orden Malpighiales (Humiriaceae, Calophyllaceae); Orden Arecales (Palmae).

- La familia mejor representada en el registro fosilífero es Fabaceae, seguida de Anacardiaceae, Combretaceae, Myrtaceae y Calophyllaceae. Estos datos sugieren que la paleoflora fue similar a la que existe actualmente en la región, y que la mayoría de los géneros eran muy similares a los géneros actuales y que todas familias y géneros estudiados todavía habitan el Amazonas.
- En los cuarenta y siete taxones estudiados se observa que la anatomía de la madera está adaptada a la eficiencia en el transporte del agua, carácter que muestra concordancia con la humedad del bosque Mioceno.

## 7.6 Consideraciones Paleobiogeográficas

- La paleoflora de la Formación Solimões analizada hasta el momento muestra una gran riqueza en cuanto a la diversidad de grupos taxonómicos. Los estudios comparativos realizados permitieron concluir que los taxones identificados comparten mayor similitud con respecto a los presentes en otras Formaciones de la misma franja latitudinal, como por ejemplo, en India. Esto concuerda con el hecho de que éstas ya se encontraban “ubicadas” en latitudes tropicales en el Mioceno, y se cree que las temperaturas eran análogas a las actuales.
- Las familias Fabaceae y Myrtaceae son de distribución típicamente pantropical. Anacardiaceae, Calophyllaceae, Combretaceae, Humiriaceae, Lecythidaceae, Palmae, Sapindaceae, Sapotaceae y Elaeocarpaceae son de distribución tropical. Humiriaceae es originaria del continente Americano (endémica).

## 7.7 Reconstrucción del Paleobosque

- Del análisis de las paleofloras de las localidades descritas resulta que: el río Juruá brindó 22 muestras, el río Envira 20 y el punto 9 de la Ruta Br-364 5 muestras. Las paleoasociaciones florísticas resultaron similares, pero el Río Juruá presentó mayor diversidad, constituido por 9 familias y 12 géneros; mientras que la del río Envira brindó 6 familias y 7 géneros y el punto 9 de la ruta Br-364 brindó con 2 familias y 2 géneros.
- Las familias que ocurren en los afloramientos de ambos ríos son: Anacardiaceae, Leguminosae, Humiriaceae, Lecythidaceae y Myrtaceae.
- Las familias exclusivas de los afloramientos localizados en el río Juruá son: Combretaceae, Elaeocarpaceae, Palmae y Sapotaceae y las del Río Envira son: Calophyllaceae y Sapindaceae.
- Las familias identificadas en el punto 9 de la ruta Br-364 son: Anacardiaceae y Leguminosae (Caesalpinoideae).
- La mayoría de las familias reconocidas corresponden al porte, algunos con hasta 50 metros de alto y que tienen la capacidad de habitar varios tipos de ambientes, como llanuras de inundación, pantanos y bosque de tierra firme.

## **7.8 Futuras líneas de investigación que surgen de este trabajo de tesis**

El lapso temporal para realización de un trabajo de tesis es corto, sobre todo cuando se trabaja con una Formación con pocos antecedentes paleobotánicos. El estudio de macrofósiles de Neógeno del Amazonas es un campo prometedor, y puede contribuir a una mejor comprensión de la composición paleoflorística, de la evolución de las familias de angiospermas y de las interacciones de los animales y de las plantas entre si y su ambiente, además, de la estructura de los bosques tropicales del Mioceno y del paleoclima.

Por ello, algunos temas para investigaciones futuras que surgen a partir de este trabajo de tesis.

- Continuar con los estudios anatómico-sistemáticos de los ejemplares fósiles de la colección.
- Analizar las interacciones insecto-planta (madera).
- Estudio de los hongos presentes en las maderas fósiles.
- Estudio tafonómico de las maderas.
- Continuar con los estudios comparativos con otras paleofloras miocénicas, a partir de nuevas colecciones de maderas fósiles.

# Bibliografía

- Adami-Rodrigues, K., Haag, N. A., Kloster, C. A., Silveira, R. R., 2013. Dados geológicos e paleontológicos, Neógeno e quaternário da Bacia do Acre, Vale do Juruá. IN: Guia de campo da IX Reunião Brasileira de classificação de solos. Embrapa Acre. p. 204.
- Aguilera, O. A., Bocquentin, J., Lundberg, J. G., Maciente, A. 2008. A new cajaro catfish (Siluriformes: Pimelodidae: Phractocephalus) from the Late Miocene of Southwestern Amazonia and its relationship to *Phractocephalus nassi* of the Urumaco Formation. *Paläontologische Zeitschrift*. 82 (2): 230-244.
- Ahmed, B., M.T.M. Rajput, y Noor-Ul-Ain Soomro. 2007. *Anogeissoxylon rehmanense* sp. nov. a new fossil species of the family Combretaceae from Rehman Dhoro, District Jamshoro, Sindh, Pakistan. *Pak. J. Bot.* 39 (7): 2337-2344.
- Ahmed, B., Rajput, M. T. M y Khan, K.M. 1991. *Sidrinium pitensis* sp. nov. A new species of silicified fossil wood dicot. Wood from Tertiary deposits of Sindh, Pakistan. *Pak. Jour Bot.* 23 (2): 236-242.
- Alvarenga, H.M.F. y Guilherme, E. 2003. The aningas (Aves: Anhingidae) from the upper Tertiary (Miocene-Pliocene) of Southwestern Amazonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 23: 614–621.
- Alves, E. y V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. I. Growth Rings and Vessels. *IAWA Journal*. 21: 3-30.
- Angyalossy, A. V., Miller, R. B., 2002. Wood anatomy of the Brazilian species of *Swartzia* and considerations within the tribe Swartzieae. *IAWA Journal*. 23: 359-390.
- APG 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.

- Aristeguieta, L. 2003. Estudio dendrológico de la flora de Venezuela. Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales. Vol. XXXVIII. Caracas. p.572.
- Armstrong, K. 2010. [Systematics and biogeography of the pantropical genus *Manilkara* Adans. (Sapotaceae)]. A Doctor thesis. Institute of Evolutionary Biology. School of Biological Sciences. University of Edinburgh y Royal Botanic Garden Edinburgh. p. 244.
- Asmussen, C. B., Dransfield, J. Deickmann, V., Barfod, A. S., Pintaud, J.C. y Baker, W. J. 2006. A new subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 151: 15-38.
- Awasthi, N. 1966. Fossil Woods of Anacardiaceae from the Tertiary of south India. *The Palaeobotanist*. 14: 131-143.
- Awasthi, N. 1969a. On the occurrence of two new fossil woods belonging to the family Lecythidaceae in the Tertiary rocks of south India. *The Palaeobotanist*. 18(1): 67-74.
- Awasthi, N. 1981. Reinvestigation of *Sapindoxylon indicum* navale from the Cuddalore Series near Pondicherry India, *Duabangoxylon indicum*, nomenclature. *Palaeobotanist*. 27(2): 161-165.
- Awasthi, N., J.S. Guleria, y R.N. Lakhanpal. 1982. Two new fossil woods of Sapindaceae from the Tertiary of India. *The Palaeobotanist*. 30: 12-21.
- Awasthi, N., Mehrotra, R.C., 1993. Further contribution to the Neogene flora of northeast India and significance of the occurrence of African element. *Geophytology*. 23 (1): 81-92.
- Awasthi. N, Mehrotra, R.C., y Srivastava, R. 1996. Fossil woods from the Deccan Intertrappean beds of Madhya Pradesh. *Geophytology*. 25: 113-118.
- Baas, P. 1976. Some functional and adaptive aspects of vessel member morphology. In: *Wood Structure in Biological and Technological Research*. (ed). P. Baas, A. J. Bolton and D. M. Catling. Leiden Botanical Series N<sup>o</sup>. 3. Leiden: Leiden University Press. p. 157–181.

- Baas P. 1982. Systematic, phylogenetic, and ecological wood anatomy. History and perspectives. En: Baas, P. (ed). *New perspectives in wood anatomy*. Martinus Nijho. Dr W. Hunk: The Hague. p. 23-58.
- Baas, P. y Schweingruber, F. H. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *International Association of Wood Anatomists Bulletin New Series*. 8: 245 –274.
- Baas, P. y Wheeler, E. A. 1996. Parallelism and reversibility in xylem evolution: a review. *IAWA Journal*. 17: 351-364.
- Baas, P. y Wheeler, E. A. 2011. Wood anatomy and climate change. *Climate Change, Ecology and Systematics*, (ed). Trevor R. Hodgkinson, Michael B. Jones, Stephen Waldren and John A. N. Parnell. Published by Cambridge University Press. The Systematics Association. p. 141-155.
- Baas, P. 1986. Ecological patterns in xylem anatomy. In *On the Economy of Plant Form and Function*, (ed). J. Givnish. Cambridge, New York. Cambridge University Press. p. 327-352.
- Baas, P. 1986. Terminology of imperforate tracheary elements in defence of Ubriform fibres with minutely bordered pits. *IAWA Bulletin*. 7 (1): 82-86.
- Bailey, I. W., y Tupper, W.W. 1918. Size variation in tracheary cells I: a comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. *Proceedings of the American Academy of Arts and Science*. 54: 149 –204.
- Bande, M.B. y Prakash U. 1980. Fossil woods from the Tertiary of West Bengal, India. *Geophytology*. 10: 146-157.
- Barbosa, R. S. 2010. Estudo paleontológico e geológico de afloramentos da BR-364 e Rio Envira. Monografia de (Graduação) – Universidade Federal do Acre, Cruzeiro do Sul, AC.
- Barbosa, V. P., y Benchimol, R. E. 1993. Ocorrência de *Lepidosiren* (Dipnoi, Lepidosirenidae) na Formação Solimões, da Bacia do Acre. In: Congresso Brasileiro De Paleontologia, 13° Simposio Paleontologico Do Cone Sul, 1. São Leopoldo. Boletim de Resumos. São Leopoldo: SBP. p. 129.
- Barros, C.F. y Callado, C.H. 1997. Madeiras da Mata Atlântica. Anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro-

- Brasil. 5. 1. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 86.
- Baya, E. M. F., y Bocquentin, J. V. 1997. Uma mandíbula de *Trigodon* sp. (Mammalia, Notoungulata, Toxodontidae) no Neógeno do Alto Rio Acre, fronteira Brasil-Peru. *Revista Geociências*. 2 (6): 39-43.
- Biondi, E. 1981. *Arganioxylon sardum* n. gen., n. sp. and *Sclerocaryoxylon chiarugii* n. gen., n. sp. fossil woods from the Miocene in Sardinia (Italy). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 34 (3-4): 301-320.
- Bocquentin, J. y Guilherme, E. 1999. As preguiças Mylodontinae (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) do Neógeno do Sítio Niterói, Acre, Brasil. *Acta Geológica Leopoldensia*. 22: 57-67.
- Bocquentin, J. y Silva, W. 1994. cf. *Gyrinodon* sp. (Notoungulata, Toxodontidae) proveniente do Mioceno superior da localidade Cavalcante, Acre, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*. 17: 391-398.
- Bocquentin, J., Guilherme, E., y Negri, F. R. 2001. Duas espécies do gênero *Chelus* (Pleurodira, Chelidae) no Mioceno Superior - Plioceno Inferior da Amazônia Sul-Occidental. *Revista Geociências*. 6 (6): 50-55.
- Bocquentin, J., Souza-Filho, J. P. de. 1990. O crocodiliano sul-americano *Carandaisuchus* como sinonímia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). *Revista Brasileira de Geociências*. 20: 230-233.
- Bocquentin, J., Souza-Filho, J. P., y Negri, F. R. 1990. *Neoepiblema acrensis*, sp. nov. (Mammalia, Rodentia) do Neogeno do Acre, Brasil. *Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi. Serie Ciências da Terra*. 2: 65-72.
- Bocquentin, J., y Melo, J. 2006. *Stupendemys souzai* sp. nov. (Pleurodira, Podocnemididae) from the Miocene-Pliocene of the Solimões Formation, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*. 9 (2): 187-192.
- Bocquentin, J., y Santos, J. C. R. 1989. Ocorrência de *Chelus colombianus* (Chelonii, Chelidae) no Mioceno Superior do Acre, Brasil. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia. Resumos. Curitiba: SBP. p.104-105.
- Bolzon, R.T. y Cardoso Marchiori, J.N. 2002. Lenhos fósseis de Myrtaceae da Região de Uruguaiana, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*. 25 (54): 41-63.

- Bove, C.P. 1997. Phylogenetic analysis of Humiriaceae with notes on the monophyly of Ixonanthaceae. *J. Comp. Biol.* 2: 19–24.
- Brandoni, D. 2010. On the systematics of *Ortotherium* Ameghino (Xenarthra, Tardigrada, Megalonychidae) from the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 30: 975–980.
- Brandoni, D. 2011. The Megalonychidae (Xenarthra, Tardigrada) from the late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina, with remarks on their systematics and biogeography. *Geobios*. 44: 33–44.
- Brandoni, D. y Carlini, A.A. 2009. On the presence of *Pyramiodontherium* (Mammalia, Tardigrada, Megatheriidae) in the “Conglomerado osífero” (late Miocene) of Argentina and its biogeographical implications. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*. 115: 111–123.
- Brea M., P.G. Aceñolaza y A. F. Zucol. 2001. Estudio paleoxilológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 8. XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología: 7-17.
- Brea, M., Zucol, A. F. y Scopel, A. 2001b. Estudios paleobotánicos del Parque Nacional El Palmar (Argentina). I. Inclusiones minerales en leños fósiles de Myrtaceae. *Natura Neotropicalis*. 32: 33-40.
- Bremer, K. y Jassen, T. 2005. Gondwanan origin of major monocot groups inferred from dispersal-vicariance analysis. *Aliso*. 22: 21-26.
- Brito De Oliveira, M.D., Kloster, A., Adami-Rodrigues, K., Cardoso, N., y Souza, R.B. 2009. Registro inédito de paleoflora do Mio-Plioceno do Vale do Rio Juruá-Acre. Livro de Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia. Belém, Pará, Brasil. p. 92.
- Cabral, E. L., y Castro, M. 2007. Palmeras Argentinas. Guía para el reconocimiento. Editorial Literature of latin america. ISBN 978-950-9725-96-6. p. 88.
- Callado, C.H. y Costa, C.G. 1997. Wood anatomy of some *Anaueria* and *Beilschmiedia* species (Lauraceae). *IAWA Journal*. 18 (3): 247-259.

- Campbell, Jr., K. E., Frailey, C. D. y Romero-Pitman, L. 2000. The Late Miocene gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American Faunal Interchange. Instituto Geológico Minero y Metalúrgico. Série D. Estudios Regionales. 23: 1–152.
- Campbell, Jr., K. E., Frailey, C.D y Romero-Pittman, L. 2006. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 239: 166–219.
- Campbell, Jr., K. E., Heizler, M., Frailey, C.D., Romero-Pitman, L. y Prothero, D.R. 2001. Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. *Geology*. 29: 595–598.
- Caputo, M.V. 1984. [Stratigraphy, tectonics, paleoclimatology and paleogeography of northern basins of Brazil]. PhD thesis, University of California, Santa Barbara, p. 583.
- Caputo, M.V., R, Rodrigues y D, N. Vasconcellos. 1972. Nomenclatura Estratigráfica da Bacia do Amazonas-Histórico e atualização. In: Sociedade Brasileira de Geologia (ed). Anais Congresso Brasileiro de Geologia 26. Belém. 3: 35-46.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal Botany*. 64: 887-896.
- Carlquist, S. 1989. Adaptive wood anatomy of chaparral shrubs. *Natural History Museum of Los Angeles County. Science Series*. 34:25-35.
- Carlquist, S. 1992. Pit membrane remnants in perforation plates of primitive dicotyledons and their significance. *American Journal of Botany*. 79: 660-672.
- Carlquist, S. 2007. Wood anatomy of Crossosomatales: patterns of wood evolution with relation to phylogeny and ecology. *Rancho Santa Ana Botanic Garden*. 24: 1-18.
- Carlquist, S. y Hoekman, D. A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* 6: 319-347.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer Series in Wood Science. Springer. p. 448.

- Cavalcante, L. M. 2006. Aspectos geológicos do estado do Acre e implicações na evolução da paisagem. Rio Branco. Embrapa Acre. Documentos 104, p. 25.
- Chattaway, M., 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods*. 29, 20-28.
- Chowdhury, K.A., 1936. A fossil dicotyledonous wood from Assam. *Annals of Botany*. 50: 501-510.
- Chudnoff, M. 1976. Density of tropical timbers as influenced by climatic life zones. *Commonwealth Forestry Review*. 55: 203 –217.
- Cione, A.L. y Báez, A.M. 2007. Peces continentales y anfibios cenozoicos de Argentina: los últimos cincuenta años. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana*, 50 aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial*. 11: 195–220.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carlini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica*. 14: 191–237.
- Cione, A.L., Tonni, E.P., Bargo, M.S., Bond, M., Candela, A.M., Carlini, A., Deschamps, C., Dozo, M.T., Esteban, G., Goin, F., Montalvo, C., Nasif, N., Noriega, J.I., Ortiz Jaureguizar, E., Pascual, R., Prado, J.L., Reguero, M. Scillato-Yané, G.J., Soibelzon, L., Verzi, D., Vieytes, C., Vizcaíno, S.F. y Vucetich, M.G. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni (Eds.), *Ameghiniana*, 50 aniversario. Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial*. 11: 257–278.
- Cozzo, D. 1950. Anatomía del leño secundario de las leguminosas Papilionoideas Argentinas silvestres y cultivadas. Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales y Museo Argentino Bernardino Rivadavia, *Ciencias Botánicas*. Buenos Aires. Tomo I : 224-361.
- Cozzo, D. 1951. Anatomía del leño secundario de las Leguminosas Mimosoideas y Cesalpinoideas Argentinas silvestres y cultivadas. Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales y Museo Argentino Bernardino Rivadavia, *Ciencias Botánicas*. Buenos Aires. Tomo II: 63-146.

- Cozzo, D. 1964. Glosario de términos empleados en anatomía de maderas. *Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad de Buenos Aires*. 16: 33-79.
- Cozzuol, M. 2006. The Acre vertebrate fauna: diversity, geography and time. *Journal of South American Earth Sciences*. 21: 185-203.
- Cruz, N. M. C. 1984. Palinología do linhito do Solimões no Estado do Amazonas. *Simpósio de Geologia da Amazônia (Manaus, 1984). Actas*. 2: 473–480.
- Cuatrecasas, J. 1961. A taxonomic revision of the Humiriaceae. *Contributions from United States. National Herbarium*. 35: 25-209.
- Cunha, P. R. C., 2007. Bacia do Acre. *Boletim de Geociências da Petrobras, Cartas Estratigráficas 2*, 207-215 (<http://vdpf.petrobras.com.br>).
- Delteil-Desneux, F., 1980. Sur l' association de trois bois fossiles dans un meme gisement tertiaire du Djebel Nara (Tunisie centrale). *Review of Palaeobotany and Palynology*. 31: 289-310.
- Détienne, P., Jacquet, P., 1983. Atlas of the woods of the Amazon and of adjoining regions (Atlas des bois de l'Amazonie et des regions voisines). Nogent-surmarne Cedex, France. Centre de Guyane, CTFT, Centre Technique Forestier Tropical. p. 640.
- Dong, Z. y P. Baas. 1993. Wood anatomy of trees and shrubs from China. V. Anacardiaceae. *IAWA Journal* 14: 87-102.
- Duarte, L. 2004. Paleoflorula. In: Rossetti, D.F., Goes, A.M. (ed). *O Neógeno da Amazonia Oriental*. Belém: Museu Paraense Emilio Goeldi. p. 169–196.
- Ducke, A., 1925. Plantes nouvelles ou peu connues de la région amazonienne. III. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 4, 12-28.
- E, A. Wheeler, P, Baas., y S, Rodgers. 2007. Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the insidewood database. *IAWA Journal*. 28: 229-258.
- E, A. Wheeler., M.C. Wiemann., y J, G. Fleagle. 2007. Woods from the Miocene Bakate Formation, Ethiopia Anatomical characteristics, estimates of original specific gravity and ecological inferences. *Review of Palaeobotany and Palynology* 146: 193–207.

- Evans, J.A., Gasson, P. E. y Lewis, G. P. 2006. Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae). IAWA Journal Supplement 5. p. 117.
- Exell, A.W. y Stace, C.A. 1966. Revision of the Combretaceae. Boletim Sociedade Broteriana 40: 5-25.
- Felix, J. 1882. Studien uber Fossile Hölzer. Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwurde, Universitatm Leipzig, Leipzig. p. 84.
- Frailey, C. D. 1986. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County. Los Angeles. n. 374: 1-46.
- Frailey, C. D., Lavina, E., Rancy, A. Y Souza-Filho, J. 1988. A Proposed Pleistocene/Holocene Lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian Geology and Biogeography. Acta Amazonica. 18: 119–143.
- Franco M.J. y M. Brea. 2010. *Microlobiusxylon paranaensis* gen. et sp. nov. (Fabaceae, Mimosoideae) from the Pliocene-Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. Revista Brasileira de Paleontologia. 13: 103-114.
- Franco, M.J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. Ameghiniana. 46 (2): 587-604.
- Franco, M.J. 2011. [Estudios Paleobotánicos de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del Río Paraná, Argentina]. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional de Cordoba, Argentina. p. 368.
- Franco, M.J. 2014. Estípites de Arecaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina. Acta geológica lilloana. 26 (1): 14–29.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos. Ameghiniana. 45: 699-718.
- Frost, F. H. 1930b. Specialization in Secondary Xylem of Dicotyledons. II. Evolution of end Wall of Vessel Segment. Botanical Gazette. 90: 198-212.

- Frost, F. H. 1931. Specialization in Secondary Xylem of Dicotyledons. III. Specialization of Lateral Wall of Vessel Segment. *Botanical Gazette*. 91: 88-96.
- Gayet, M., Jegu, M., Bocquentin, J., Negri, F. R. 2003. New Characoids from the Upper Cretaceous and Paleocene of Bolivia and the Mio-Pliocene of Brazil: Phylogenetic Position and Palaeobiogeographic Implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (1): 28-46.
- Germeraad, J.H., Hopping, C.A., y Muller, J. 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Review of Paleobotany and Palynology* 6: 189–348.
- Gilbert, S. G. 1940. Evolutionary significance of ring porosity in woody angiosperms. *Botanical Gazette*. 102: 105-120.
- Gingras, M.K., M.E. Räsänen, S. G. Pemberton y Romero, L.P. 2002. Ichnology and sedimentology reveal depositional characteristics of bay margin parasequences in the Miocene Amazonian foreland basin. *Journal of Sedimentary Research* 72: 871-883.
- Gómez-Navarro, C, Jaramillo, C. A., Herrera, F. A., Callejas, R., y Wing S.L. 2009. Palms (Arecaceae) from a Paleocene rainforest of northern Colombia. *American Journal Botany*. 96: 1300–1312.
- Google Earth. 6. 2014. <http://www.google.es/intl/es/earth/index.html>
- Gottwald, H. 1966. Eozäne Hölzer aus der Braunkohle von Helmstedt. *Palaeontographica* 119B: 76-93.
- Govaerts, R., y J. Dransfield. 2005. World checklist of palms. Royal Botanic Gardens, Kew. UK. p. 223.
- Grambast-Fessard, N. 1968. Contribution a l'étude des flores Tertiaires des régions provençales et alpines: IV. – Deux structures ligneuses nouvelles de Sapotacées. *Naturalia monspeliensia. Series Botanique*. 19: 57-74.
- Gregory, M., Poole, I. y Wheeler, E.A. 2009. Fossil dicot wood names: an annotated list with full bibliography. *IAWA Journal Supplement* 6. p.220.
- Greguss, P. 1955. Identification of Gymnosperms on the basis of xylotomy. *Akademiai Kiado, Budapest*, p. 360.

- Gros, J.P. 1981. Nouveaux bois du Cénozoïque d'Autriche et d'Ethiopie. Thèse 3<sup>eme</sup> Cycle, Université Claude Bernard Lyon I. No 1068, 2 t. p.143.
- Gros J.P. 1992. A synopsis of the fossil record of Mimosoid legume wood. IN: P. Herendeen & D.L. Dilcher (ed), *Advances in legume systematics*, 4. The fossil record. The Kew Royal Botanic Gardens. p. 69-83.
- Gros, J.P. 1992. Les bois fossiles d'Ethiopie, Inventaire systématique. *Geobios*. 25: 3-12.
- Gross, M., W.E. Piller, M.I. Ramos y J.D. Paz da Silva. 2011. Late Miocene sedimentary environments in southwestern Amazonia (Solimões Formation, Brazil). *Journal of South American Earth Sciences*. 32:169-181.
- Henderson, A., Galeano, G. y Bernal, R. 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press. Princeton. New Jersey. p. 313.
- Herendeen, P.S., Crepet, W.L., Dilcher, D.L. 1992. The fossil history of the Leguminosae: Phylogenetic and biogeographic implications. In: Herendeen, P.S., Dilcher, D.L. (Ed). *Advances in Legume systematics*. 4. The Fossil Record. The Royal Botanic Gardens, Kew. p. 303-316.
- Herrera, F., S. R. Manchester, C. Jaramillo, B. MacFadden, S. A. da Silva-Caminha. 2010. Phytogeographic history and phylogeny of the Humiriaceae. *International Journal of Plant Sciences*. 171: 392-408.
- Horn, C. 1988. Nota preliminar sobre la edad de los sedimentos Terciarios de la zona de Aracuara (Amazonas), *Boletín Geológico*. Bogotá. 29 (2): 87-95.
- Horn, C. 1990. Evolución de los ambientes sedimentarios durante el Terciario y el Cuaternario en la Amazonia Colombiana. *Colombia Amazonica*. Bogotá. 4 (2): 97-126.
- Horn, C. 1991. Nota Geologica, La Formación Pebas ("Terciario Inferior Amazonico") Depósitos fluvio-lacustres del Mioceno Medio a Superior. *Colombia Amazonica*. Bogotá. 5 (2): 119-130.
- Horn, C. 1993. Miocene incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of Northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 105: 267-309.

- Horn, C. 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the Amazonas Basin (Early Miocene - early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 109: 1–54.
- Horn, C. 1994b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 112: 187-238.
- Horn, C. 1994c. [Miocene palynostratigraphy and paleoenvironments of northwestern Amazonia: Evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics]. Ph.D. thesis, University of Amsterdam, p. 156.
- Horn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G.A., y Lorente, M.A., 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*. 23: 237-240.
- Horn, C., Wesselingh, F. P., Steege, H. Ter, Bermudez, M. A., Mora, A., Evink, J., Sanmartin, I., Sanchez-Meseguer, A., Anderson, C. L., Figueiredo, J. P., Jaramillo, C., Riff, D., Negri, F. R., Hooghiemstra, H., Lundberg, J., Stadler, T., Sarkinen, T., Antonelli, A. 2010. Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution and biodiversity. *Science*. 330 (6006): 927-31.
- Horn, C., y Wesselingh, F. P. 2010. Amazonia landscape and Species Evolution: A look into the past. Oxford, Wiley-Blackwell. p. 447.
- Hooghiemstra, H., y Hammen, V.T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rainforest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth Sciences*. 44: 147-183
- Hovikoski, J., M. Sanen, M. Gingras, A. Ranzi y J. Melo. 2008. Tidal and seasonal controls in the formation of Late Miocene inclined heterolithic stratification deposits, western Amazonian foreland basin. *Sedimentology*. 55: 499-530.
- Hsiou, A. S., Ferigolo, J., Albino, A. 2007. Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazonia Sul-Occidental, Brasil. In: Jornadas Argentinas de Paleontologia de Vertebrados, 23, Trelew. Libro de Resúmenes. Trelew: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, p. 18.
- Hsiou, A.S. y Albino, A. 2009. Presence of the Genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*. 43: 612–619.

- Hsiou, A.S. y Albino, A.M. 2010. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetological Journal*. 20: 249–259.
- Hsiou, A.S., Albino, A. y Ferigolo, J. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). *Revista Brasileira de Paleontologia*. 12: 225–230.
- Iannuzzi, R., Kloster, A., Adami-Rodrigues, K, y R. R. Da Silveira. 2008. New Occurrences of Plant Fossils in the Municipality of Feijo, High Jurua, Acre, Western Amazonia. In: XII Simpósio Brasileiro de Paleobotânica e Palinologia Florianópolis, resumo, Santa Catarina, p.99.
- IAWA Committee. 1989. List of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* n. 10: 219-332.
- IAWA Committee. 2004. International Association of Wood Anatomists list of microscopic InsideWood. 2004-onwards. Published on the Internet. <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search> [Fecha de acceso: 2009-2014].
- Janssen, T. y Bremer, K. 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+ rbcL sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146: 385-398.
- Jaramillo, J. A., C, Hoorn., C, Silva., A, F. S, Leite., F, Herrera, F., Quiroz, L., Dino, R., Antonioli, L., 2010. In: The origin of the modern Amazon rainforest - implications of the palynological and paleobotanical record. In: Amazonia, Landscape and Evolution. A look into the past, 1st ed. Edited by C. Hoorn and F.P. Wesseling. Blackwell Publishing. p. 317-334.
- Jaramillo, J.A, Parra, S. L. N, Rangel-C. 2011. El Registro de los Cambios de Clima en la Estratigrafía de la Amazonía Colombiana I. Neógeno - Inicios Del Cuaternario. *Caldasia* 33(2): 539-572.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Lellogg, E. A., Stevens, P.F. y Donogue., M.J. 2008. *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 3rd ed. Sinauer Associates, Stamford. p. 429-440.
- Jupiassú, A.M.S. 1970. Madeira fóssil - Humiriaceae - de Irituia, Estado do Pará. *Boletim Paraense Emílio Goeldi, Nova Serie Geologia*. 14: 1-12.
- Klaassen, R. K. W. M. 1999. *Wood Anatomy of the Sapindaceae*. Editora International Association of Wood Anatomists (IAWA). Universidade de Minnesota. 214 p.

- Kloster, A., Gnaedinger, S., Adami-Rodrigues, K., Urban, C., 2013. Novo registro de *Zollernioxylon tinocoi* Mussa (Fabaceae) no Vale do Juruá, Mioceno da Formação Solimões, Bacia do Acre, Brasil. *Gaea*. 82: (1) 26-32.
- Köppen, W. 1936. Das geographische System der Klimate. In: Köppen W, Geiger R (ed) *Handbuch der Klimatologie*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, p 1–44.
- Kramer, K. 1974. Die Tertiär Holzer Siidost-Asiens (unter Ausschluss der Dipterocarpaceae). 2 Teil. *Palaeontographica B*. 145: 1-1 50.
- Kribs, D.A. 1937. Salient lines of structural specialization in the wood parenchyma of dicotyledons. *Bull. Torrey botanical*. 64: 177-196.
- Kronberg, B. I., Benchimol, R.E. y Bird, M.I. 1991. Geochemistry of Acre Subbasin sediments: window on ice-age Amazonia. *Interciência*. 16: 138–141.
- Kruse, H. O. 1954. Some Eocene dicotyledonous woods from Eden Valley, Wyoming. Ohio. *Journal Science*. 54: 243-268.
- Lakhanpal, R.N y Awasthi, N. 1964. Fossil woods of *Calophyllum* from Tertiary of South India. *Palaeobotanist*. 13: 328-336.
- Lakhanpal, R.N. y Prakash, U. 1970. Cenozoic plants from Congo. 1- Fossil woods from de Miocene of Lake Albert. Royal Museum of Central Africa, Tervuren, *Annals*, series in 8<sup>o</sup>, Geological Sciences. 64: 1-20.
- Lakhanpal, R.N., U. Prakash, y M.B. Bande 1976 (1978). Fossil dicotyledonous woods from the Deccan Intertrappean beds of Mandla District in Madhya Pradesh. *The Palaeobotanist* 25: 190-204.
- Landrum, L.R. y Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identification keys. *Brittonia*. 49(4): 508–536.
- Latrubesse, E. M. 1992. [El cuaternario fluvial de la cuenca del Purus en el estado de Acre, Brasil]. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de San Luis, San Luis, Argentina. 214 p.

- Latrubesse, E. M., Bocquentin, J., Santos, C. R., Ramonell, C. G. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic Southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica*. 27 (2): 103-118.
- Latrubesse, E. M., Cozzuol, M., Silva-Caminha, S. A. F., Rigsby, C. A., Absy, M. L., Jaramillo, C. 2010. The Late Miocene paleogeography of the Amazon Basin and the evolution of the Amazon River system. *Earth- Science Reviews*. 99: 99-124.
- Latrubesse, E. M., Rancy, A. 2000. Neotectonic influence on tropical rivers of southwestern Amazon during the late quaternary: the Moa and Ipixuna river basins, Brazil. *Quaternary International*. 72: 67-72.
- Latrubesse, E. M., Silva, S. A. F. Da, Cozzuol, M., Absy, M. L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in Southwestern Amazonia and its regional significance: biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences*. 23: 61-80.
- Latrubesse, E., J. Bocquentin, J. Santos y C. Ramonell. 1997. Paleoenvironmental model for the Late Cenozoic of southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica*. 27: 103–118.
- Leite, F.P.R. 2006. [Palinología da Formação Solimões, Néogeno da Bacia do Solimões, Estado do Amazonas, Brasil: implicações paleoambientais e bioestratigráficas]. Dissertação (Mestrado), Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Distrito Federal, p.127.
- Lemoigne. Y. 1978 Flores tertiaires de la haute vallee de l'Omo (Ethiopie). *Palaeontographica Abt. B* 165: 89–157.
- Lens F., Baas P., Jansen S., Smets E. 2007. A search for phylogenetically informative wood characters within Lecythidaceae. *American Journal of Botany* 94: 483-502.
- León H., W. J. 2001. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en mangles de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana*. 45: 191-203.
- León, H. W. J. 2003. Estudio anatómico del xilema secundario de 17 especies de la familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica*. 28 (2): 257-273.
- León, W. J. 2008. Estudio anatómico de la madera en 17 especies de la familia Lecythidaceae de Venezuela. *Revista Forestal Venezolana, Año XLII, Volumen 52(2)*: 213-225.

- León, W. y N. Espinoza de Pernía. 1999. Parénquima disyuntivo y filogenia. *Revista Forestal Venezolana*. 43 (2): 137-146.
- León, W.J.H. 2003. Estudio anatómico del xilema secundario de 17 especies de la familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica*. 26: 1-30.
- Lewis, G.P.; Schrire, B.D.; Mackinder, B.A. & Lock, J.M. 2005. *Legumes of the World*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Loiola, M.I.B., Rocha, E.A., Baracho, G.S. y Agra, M.F. 2009. Flora da Paraíba: Combretaceae. *Acta Botanica Brasilica*. 23: 330-342.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 4th ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, p. 382.
- Loureiro, A. A, Silva., M. F, Alencar J. C. 2000. *Essências madeireiras da Amazônia*. Manaus: MCT/INPA-CPPF, v. 4, p. 191.
- Luckow, M., White P.J. y Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. In: Herendeen y Bruneau (ed). *Advances in Legume Systematics Part 9*, 165-180. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 165-180.
- Lutz, A. I. 1979. Maderas de Angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena*. 3: 39-63.
- Mabberley, D. J. 1990. *The plant-book: a portable dictionary of the higher plants*. Cambridge University Press. p. 706.
- Machado, L.G., Scheel-Ybert, R., Bolzon, R.T., Carvalho, A.M., y Carvalho, S. I. 2012. Lenhos fósseis do Neógeno da Bacia do Acre, Formação Solimões: contexto paleoambiental. *Revista Brasileira de Geociências*, 42(1): 67-80.
- Mädel-Angeliowa, E. y W.R. Müller-Stoll. 1973. Kritische Studien über fossile Combretaceen-Hölzer: über Hölzer von Typus Terminalioxylon G. Schönfeld mit einer Revision der bisher zu Evodioxylon Chiarugi gestellten Arten. *Palaeontographica* 142B: 117-136.
- Mansano, V. F. 2002. [Revisão taxonômica do gênero *Zollernia* (Leguminosae Papilinoideae, Swartzieae) e estudos de ontogenia floral e filogenia no ramo

- Leicointea]. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas.
- Marchiori, J.N.C. 2007. Dendrologia das Angiospermas: Leguminosas. Santa Maria: Editora da UFSM. 2 ed. p. 199.
- Maquete, N.F.S. y Valente, N.M. 2006. Flora da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil: Combretaceae. *Rodriguésia* 56: 131-140.
- Marshall, L., Lundberg, J., 1996. Technical comments. *Science*. 273. p.124.
- Martínez, C. L. A. 2010. [Estudios xilológicos en el Cretácico de la Cuenca Neuquina, Provincia de Neuquén, Argentina]. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Argentina. p. 239.
- Martínez-Cabrera, H. I., S. R. S. Cevallos-Ferriz y I. Poole. 2006. Fossil woods from Early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 138: 141-163.
- Mendes, C.L. 2005. Zoneamento Geológico e Geomorfológico de uma Área entre Assis Brasil e Brasiléia – Acre. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. Centro de Pesquisa Agroflorestal do Acre. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento Documentos 100. 21 p. Brasil.
- Metcalf, C.R., Chalk, L., 1950. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press. Oxford. I. p. 731.
- Metcalf, C.R. y Chalk, L. 1983. *Anatomy of the dicotyledons - Wood structure and conclusion of the general introduction*. 2 ed. v. 2. Oxford, Clarendon Press.
- Milanez, F. R. 1935. Estudo de um dicotyledoneo fossil do Cretaceo. *Rodriguesia*. Ano I. (2): 84-89.
- Miller, Regis B., Détienne, P., 2001. Major Timber Trees of Guyana. *Wood Anatomy*. Tropenbos International. Wageningen. Netherlands. p. 218.
- Mironi, H. 1965. Étude anatomique de quelques bois Tertiaires de Colombie. *Boletim de Geologia*, Universidad Industrial de Santander. 20: 27-59.

- Mitchell, J. y S. Mori. 1987. The cashew and its relatives (Anacardium: Anacardiaceae). *Memory of the New York Botanical Garden*. 42: 1-76.
- Mones, A. 1986. *Acremylodon* a new name for *Stenodon* Frailey, (Mammalia: Edentata: Mylodontidae). *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*. 1 (16): 229.
- Mones, A. y Toledo, P.M. 1989. Primer hallazgo de *Euphilus* (Ameghino, 1889) (Mammalia: Rodentia: Neopiblemidae) en el Neógeno del estado de Acre, Brasil. *Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo, Montevideo*. 21: 1–15.
- Mori S. A. Prance G. T. 1990. Lecythidaceae. part II. The zygomorphic-flowered New World genera. *Flora Neotropica Monograph* 21: 1-376.
- Mori, S. y G. Prance. 1999. Lecythidaceae. In: *Flora in the Venezuelan Guayana Vol. 5*. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis. p. 750-779.
- Müller-Stoll W.R, Mädler-Angeliewa E. 1986. Ein neues Guttiferenholz aus dem Tertiär von Java, *Calophylloxylon intermedium* sp. nov. *Feddes Repert*. 97: 225-233.
- Müller-Stoll, W.R., Mädler, E. 1967. Die fossilen Leguminosen-Hölzer. Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer Arten. *Palaeontographica B*. 119: 95-174.
- Mussa, D. 1958. Dicotiledôneo fóssil da Formação Barreiras, estado de Sergipe. Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão geológica e Mineralogia. *Boletim* 181: 1-23.
- Mussa, D. 1959. Contribuição a Paleoanatomia Vegetal. II madeiras fósseis do território do Acre, Alto Juruá, Brasil. Rio de Janeiro. Departamento Nacional de Produção Mineral. *Boletim do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística*. 195. p.78.
- Negri, F. R., Bocquentin-Villanueva, J., Ferigolo, J. y Antoine, P. O. 2010. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. In: C. Hoorn y F.P. Wesselingh (Ed), *Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past*. Wiley-Blackwell, Oxford, p. 245–258.
- Negri, F. R., Ferigolo, J. 1999. Anatomia craniana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia: Caviomorpha: Neopiblemidae) do Mioceno superior-Plioceno do Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi. Serie Ciências da Terra*. 11: 1-80.

- Negri, F.R. 2004. [Os Tardigrada (*Mammalia*, *Xenarthra*) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil]. Tese (Doutorado), Faculdade de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, p. 156.
- Nikitin, A. A. 1935. A new wood from the Upper Pliocene of eastern Georgia. Trudy neftyanogo geologo azvedochnogo. Instituta. Series B. 51: 51-52.
- Nishida M. 1984. The anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile III. Petrified woods from Mocha Island, Central Chile. In: Nishida M, (ed). Contributions to the botany of the Andes I. Tokyo: Academia Scientific Book Inc. p. 96-110.
- Noriega, J.I. 1995. The avifauna from the “Mesopotamian” (Ituzaingó Formation: Upper Miocene) of Entre Ríos Province, Argentina. Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 181: 141–148.
- Noriega, J.I. y Agnolin, F.L. 2008. El registro paleontológico de las Aves del “Mesopotamiense” (Formación Ituzaingó; Mioceno tardío-Plioceno) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: F.G. Aceñolaza (Ed.), Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino III. Miscelánea. 17: 271–290.
- Oliveira, A. V. 2013. Relações Solo-Paisagem entre os municípios de Cruzeiro do Sul e Rio Branco, no Estado do Acre. IN: Guia de campo da IX Reunião Brasileira de classificação de solos. Embrapa Acre. p. 204.
- Oliveira, C. M. M. 1994. [Estilos estruturais e evolução tectônica da Bacia do Acre]. Dissertação de (Mestrado). Universidade Federal de Ouro Preto. Ouro Preto. Minas Gerais. p. 215.
- Palacios-Duque, L. 2004a. Una nueva especie de *Sloanea* (Elaeocarpaceae) del Chocó, Colombia. Hickenia. 3 (49): 201-204.
- Palacios-Duque, L. 2004b. Dos nuevas especies de *Sloanea* (Elaeocarpaceae) del Chocó, Colombia. Caldasia 26 (2): 429-432.
- Paula, J.E. de y Hamburgo Alves, J. L. de. 2007. 897 Madeiras Nativas do Brasil. Anatomia, dendrologia, dendrometria, produção, uso. Cinco continentes editora Ltda, Porto Alegre, Brasil, p. 438.

- Paula-Couto, C. de. 1976. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil I – Astrapotheria. In: Congresso Brasileiro de Geologia, 28. Porto Alegre, Anais. Porto Alegre. SBG. p. 237-249.
- Paula-Couto, C. 1982a. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. V. Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodonteriinae, and Litopterna, Pyrotheria and Astrapotheria (II). Iheringia. Serie Geologia. 7: 5-43.
- Paula-Couto, C. de. 1944. Noticia preliminar sobre um novo Toxodonte do territorio do Acre: *Abothrodon pricei*. n.g., n.sp. Boletim do Museu Nacional, Geologia. 3: 1-4.
- Paula-Couto, C. de. 1978. Fossil Mammals from the of Acre, Brazil 2 - Rodentia Caviomorpha Dinomyidae. Iheringia. Serie Geologia. 5: 3-17.
- Paula-Couto, C. de. 1981. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil IV – Notoungulata, Notohippidae and Toxodontidae Nesodontinae. In: Congresso Brasileiro de Paleontologia, 2, Anais. Porto Alegre. SBP. p. 461-477.
- Paula-Couto, C. de. 1983a. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. VII – Miscellanea. Iheringia. Serie Geologia. 8: 101-120.
- Paula-Couto, C. de. 1983b. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil VI – Edentata Cingulata. Iheringia. Serie Geologia. 8: 1-149.
- Pennington, T. D. 1991. The genera of Sapotaceae. London, Royal Botanic Gardens Kew, p. 307.
- Pennington, T.D. 1990. [Sapotaceae. Flora Neotropica]. Monograph. Vol. 52. The New York Botanical Gardens. p. 770.
- Pereira, R., Adami-Rodrigues, K., Brito De Oliveira, M. D., Souza, R. B., Carvalho, I. de S., Fernandes, A. C. S., Azevedo, D. A. 2009. Primeiro registro brasileiro de âmbar na Formação Solimões: análises preliminares e possíveis origens botânicas. Congresso Brasileiro de Paleontologia, 21. Belém, PA. Anais SBP. p. 93.
- Petriella, B. 1972. Estudio de maderas petrificadas del Terciario Inferior del area central de Chubut (Cerro Bororo). Revista del Museo de la Plata, Sección Paleontología 6: 159-254.

- Pons, D., Franceschi, D. de. 2007. Neogene Woods from western Peruvian Amazon and paleoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geoscience*, 82 (4): 343-354.
- Poole, I., Richter, H.G. y Francis, J. E. 2000. Evidence for Gondwanan origins for Sassafras (Lauraceae). Late Cretaceous fossil wood of Antarctica. *Bulletin International Association of Wood Anatomists* 21: 463-475.
- Prakash, U. 1965. Some fossil dicotyledonous woods from the Tertiary of eastern India. *Palaeobotanist*. 14: 223-235.
- Prakash, U. 1975. Fossil woods from the Lower Siwalik beds of Himachal Pradesh, India. *Palaeobotanist*. 22: 192-210.
- Prakash, U. y Dayal, R. 1963. Fossil woods resembling *Elaeocarpus* and *Leea* from the Deccan Intertrappean beds of Mahurzari near Nagpur. *Palaeobotanist*. 12(2): 121-127.
- Prakash, U. y Tripathi, P. P. 1968. Fossil woods of *Adenanthera* and *Swintonia* from the Tertiary of Assam. *Current Science*. 37: 115-116.
- Prakash, U. y Tripathi, P. P. 1967. Fossil wood of *Lanea* from the Tertiary of Assam. *Current Science*. 36: 462-463.
- Prakash, U. y P. P. Tripathi. 1973. Fossil dicotyledonous woods from the Tertiary of eastern India. *The Palaeobotanist* 22: 51-62.
- Prakash, U., Brezinova, D. y Awasthi, N. 1974. Fossil woods from the Tertiary of South Bohemia. *Paleontographica Abteilung B*. 147: 107-133.
- Prakash, U. y N. Awasthi. 1971. Fossil woods from the Tertiary of eastern India, 11. *The Palaeobotanist* 18: 219-225.
- Prakash, U., N. Awasthi, y Y. Lemoigne. 1982. Fossil dicotyledonous woods from the Tertiary of Blue Nile Valley, Ethiopia. *The Palaeobotanist* 30: 43-59.
- Prakash, U., Vaidyanathan, L. y Tripathi, P. P., 1994. Plant remains from the Tipam Sandstones of northeast India with remarks on the palaeoecology of the region during the Miocene. *Palaeontographica B*. 231: 113-146.

- Prakash, U., Awasthi, N., 1971. Fossil woods from the Tertiary of eastern India: II. *Palaeobotanist*. 18: 219 – 225.
- Praxton, C., Crampton, W., Burgess, P., 1996. Technical comments. *Science*. 273. p. 123.
- Prasad, M. 1989. Some more fossil woods from the Lower Siwalik sediments of Kalagarh, Uttar Pradesh, India. *Geophytology* 18: 135-144.
- Radambrasil, Projeto. 1978. Folha, S.A., 20 Manaus, Geologia, Geomorfologia, Pedologia, Vegetação, uso Potencial da Terra. Rio de Janeiro: Ministério das Minas e Energias Departamento Nacional da Produção Mineral, Vol. 18.
- Radambrasil. 1977. Geología. Projeto Radambrasil - Programa de Integração Nacional: Levantamento de Recursos Naturais 14: 17-123.
- Ragonese, A.M. 1980. Leños fósiles de dicotiledóneas del Paleoceno de Patagonia, Argentina. I. *Myrceugenia chubutense* n. sp. (Myrtaceae). *Ameghiniana* 17: 297-311.
- Ramanujam, C. G. K., 1960. Silicified woods from the Tertiary rocks of South India. *Palaeontographica* 106 B. 99-140.
- Ramos, R.S., Brea, M. Y Kröhling, D. M. 2012. Leños Fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina *Ameghiniana* - 2012 - Tomo 49 (4): 606 – 622.
- Rancy, A. 1991. [Pleistocene mammals and paleoecology of the western Amazon]. PhD dissertation, University of Florida, Gainesville. p. 151.
- Ranzi, A. 2000. Paleoeecologia da Amazônia: megafauna do Pleistoceno. Editora da UFSC, Florianópolis, 101 p.
- Räsänen, M., Linna, A., Irion, G., Hernani, L. R., Huanan, R. V., Wesseling, F. 1998. Geologia e geoformas da área de Iquitos. In: Kalliola, S. F., Paitán, S. F. (ed). *Geoecologia y desarrollo en la zona de Iquitos, Peru*. Turku, Turun Yliopisto, p. 544. (Turun Yliopiston Julkaisuja. Sarja A:114).
- Räsänen, M.E., Linna, A.M., Santos, J.C.R., Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*. 269: 386–390.

- Raven, P. H., Axelrod, D. I., 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden*. 61: 539-673.
- Rebata, L., Gingras, M., Räsänen, M., Barberi, M. 2006. Tidal channel deposits on a delta plain from the Upper Miocene Nauta formation, Marañon Foreland Sub-basin, Peru. *Sedimentology*. 53: 971–1013.
- Ribeiro, A. M., Madden, R., Bocquentin-Villanueva, J. B. 2005. Preliminary review of the systematics of the family Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata, Toxodonta) from the Tertiary of Acre State, Western Amazonian Brazil. In: *Congresso Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro*. Boletim de Resumos. Rio de Janeiro: Museu Nacional, p. 220-221.
- Ribeiro, A.M, Madden, R.H, Negri, F.R, Kerber, L, Hsiou, S.A, Rodrigues, K.A. 2013. Mamíferos fósiles y biocronología em el Sureste de la Amazonia, Brasil. *Asociación Paleontológica Argentina, publicación especial 14. El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Diego Brandoni y Jorge I. Noriega (ed). p. 207 – 221.
- Ribeiro, J. E. L. da S., Hopkins, M. J. G., Vicentini, A., Sothers, C. A., Costa, M. A. da S., Brito, J. M., Souza, M. A. D., Martins, L. H. P., Lohman, L. G., Assunção, P. A. C. L., Pereira, E. Da C., Silva, C. F., Mesquita, M. R., Procópio, L. C., 1999. *Flora da Reserva Ducke: Guia de Identificação das Plantas vasculares de uma Floresta de terra-Firme na Amazônia Central*. Manaus: INPA/DFID. p. 816.
- Richter, H. G. y Dallwitz, M. J. 2000 onwards. Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification and information retrieval. <http://biodiversity.uno.edu/delta/> (2009-2014).
- Ricklefs, R. E. 2008. *The economy of Nature*. Sixth Edition. W. H. Freeman and Company. p.620.
- Roth, I y Gimenez, B. 1997. Argentine Chaco Forest. Dendrology, tree structure, and economic use. 1- The Semid-arid Chaco. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gerbruder Borntraeger. Berlin Stuttgart. p. 180.
- Roth, I y Gimenez de Bolzon, A. M., 2006. Argentine Chaco Forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 2. The Humid Chaco. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Berlin, p. 204.

- Sant'anna-Filho, M.J. 1994. [Roedores do Neógeno do Alto Juruá, Estado do Acre, Brasil]. Dissertação (Mestrado) – Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre. p.167.
- Santos S. R., Marchiori, J.N.C. 2011. Anatomia da madeira de *Myrceugenia miersiana* (Gardner) D. Legrand et Kausel. *Balduinia*. 27: 20-26.
- Santos, J.O.S. 1974. Considerações sobre a Bacia Cenozoica Solimões. 28° Congresso Brasileiro de Geologia. Porto Alegre. Anais: 3–11.
- Schenk, A. 1882. Die von den Gebrüdern Schlagewelt in Indien gesammelten fossilen Hölzer. *Botanischer Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 3: 353-358.
- Schenk, A. 1883. Fossile Hölzer in K. Zittel -Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Libyschen Wüste. II Abt. 1. *Palaeontographica* 30: 1-19.
- Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F.H. y Kienast, F. 2004: Wood anatomy of central European Species. Online version: [www.woodanatomy.ch](http://www.woodanatomy.ch).
- Schönfeld, G. 1947. Hölzer aus den Tertiär von Kolumbien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden. Gesellschaft*. 474: 1–53.
- Selmeier A. 2003. First record of a Lecythidaceae wood (*Carinianoxylon brasiliense* gen. et sp. nov.) from the Tertiary of the New World (Brazil, Rio Paranaíba). *Zitteliana*. A 43: 171-178.
- Selmeier, A. 1991. Ein verkieseltes Sapotaceae-Holz, *Bumelioxylon holleisii* n. gen., n. sp., aus jungtertiären Schichten der Sudlichen Frankenalb (Bayern). *Archaeopteryx* 9: 55-72.
- Silva, M. F., Carreira, L. M. M., Tavares, A. S., Ribeiro, I. C., Jardim, M. A. G., Lobo, M. G. A., Oliveira, J. O. 1989. As leguminosas da Amazônia Brasileira. Lista prévia. *Acta Botânica Brasílica*. 2 (1): 193-237.
- Silva-Caminha, S.A.F. da., Jaramillo, C.A. y Absy, M.L. 2010. Neogene palynology of the Solimões Basin, Brazilian Amazônia. *Palaeontographica*. 283: 1–67.
- Smith, D. A. 2001. Elaeocarpaceae. Flora de Nicaragua, Vol. 1. Acanthaceae-Euphorbiaceae. *Monography System. Botanical. Missouri. Botanical Gard.* 85: 816–820.

- Somner, G.V, Ferrucci, M.S, Acevedo-Rodriguez, P. 2010. Sapindaceae. In: Forzza, R. E *et al.* 2010. Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>
- Souza-Filho, J. P. De, Bocquentin, J., y Negri, F. R. 1993. Um crânio de *Hesperogavialis* sp. (Crocodylia, Gavialidade), Mioceno Superior-Plioceno do Estado do Acre, Brasil. *Ameghiniana*. 30 (3): 341-342.
- Stace, C. A. 2004. Combretaceae. In: N.Smith, S.A. Mori, A. Henderson, D.W. Stevenson y S.V. Heald (ed). *Flowering Plants of the Neotropics*. The New York Botanical Garden. United Kingdom. Princeton University Press. p. 110-111.
- Stevens, P. F. Angiosperm Phylogeny Website (2001 onwards).Version 9, June 2008. Disponible en: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb> . (Acceso desde 2009- 2014).
- Suguio, K. y Mussa, D. 1978. Madeiras fósseis dos aluviões antigos do Rio Tietê, São Paulo. *Boletim IG. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo*. 9: 25-45.
- Tan, F., Shi, S., Zhong, Y., Gong, X. y Wang, Y. 2002. Phylogenetic relationships of Combretaceae (Combretaceae) inferred from plastid, nuclear gene and spacer sequences. *Journal of Plant Research* 115: 475-481.
- Taylor, T.N., Taylor, E.L. y Krings, M. 2009. *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*, Second Edition, Academic Press, Amsterdam, p.1230.
- Terrazas, T. 1994. [Wood anatomy of the Anacardiaceae: Ecological and phylogenetic interpretation]. PhD dissertation, University of North Carolina, at Chapel Hill, USA. Inédita.
- Tortorelli, L. A. 1963. Glosario de términos usados en anatomía de maderas. *Revista de Investigación Forestal* 4: 3-32.
- Tortorelli, L.A. 1956. *Maderas y bosques Argentinos*. Ed. ACME, S.A.C.I. Buenos Aires. p. 910.
- Tortorelli, L.A. 2009. *Maderas y Bosques Argentinos*. 2ª edición, Buenos Aires. Orientación Gráfica Editora, p. 576.

- Uba, C.E., Hasler, C.A., Buatois L.A., Schmitt, A.K. y Plessen, B. 2009. Isotopic, paleontologic, and ichnologic evidence for late Miocene pulses of marine incursions in the central Andes. *Geology* 37: 827–830.
- Unger, F. 1850. *Genera and species Plantarum Fossilium*. Vindobonae, p.475.
- Vasconcelos, F, Freitas, J. A, Silva, A.C. 1992. Deposição de sílica e cristais no xilema de espécies tropicais das famílias Fabaceae e Mimosaceae. *Anais do Congresso Internacional de compensados de madeira tropical*. Manaus, p. 233-238.
- Vitulich, E.B. 1987. *Estudo Paleomorfológico da Região Santa Bárbara-Jacundá*. Companhia Estanífera do Brasil. Rio de Janeiro.
- Vliet, G. J. C. M. Van y Baas P. 1984. Wood Anatomy and Classification of the Myrtales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71:783-800.
- Vliet, G. Van, J. Koek-Noorman Y B. Ter Welle. 1981. Wood Anatomy, Classification and Phylogeny of the Melastomataceae. *Blumea*. 27: 463-473.
- Watson, L., y Dallwitz, M.J. 1992 onwards. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. <http://delta-intkey.com>.
- Westaway, R. 2006. Late Cenozoic sedimentary sequences in Acre state, southwestern Amazonia: Fluvial or tidal? Deductions from the IGCP 449 fieldtrip. *Journal of South American Earth Sciences*. 21: 120–134.
- Wheeler, E. A. y Baas, P. 1993. The Potentials and Limitations of Dicotyledonous Wood Anatomy for Climatic Reconstructions. *Paleobiology* 19 (4): 487-498.
- Wheeler, E. y Baas, P. 1992. Fossil Wood of the leguminosae: A case study in xylem evolution and ecological anatomy. In: Herendeen y D. L. Dilcher (ed). *Advances in Legume Systematics*. Part 4. The fossil Record, The Royal Botanic Gardens. Kew, p. 207-223.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous Wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin*. 12: 275-332.
- Wheeler, E.A. y Manchester, S.R. 2002. Woods of the Eocene nut beds flora, Clarno Formation, Oregon, USA. *IAWA Journal*, Supplement 3. International Association of Wood Anatomists, p.188.

- Wheeler, E.A., Bass, P., y Rodgers, S. 2007. Variations in Dicot Wood Anatomy: A global analysis based on the Insidewood Database. *IAWA Journal*. 28 (3): 229-258.
- White, M.E. The flowering of Gondwana. Princeton: Princeton Univ. Press, 1990. 256 p.
- Wiemann, M.C., E.A. Wheeler, S.R., Manchester y K.M. Portier. 1998. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 139: 83-100.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J. C. Piedade, M. T. F. 2010. Manual de arvores de várzea da Amazônia Central: taxonomia, ecologia e uso. Editora INPA. Manaus, Brasil. p. 286.
- Zeeuw, C. 1990. Wood and timber. In: *Flora of the Guianas*. 53. Lecythidaceae. Koeltz Scientific Books. p. 89-113.
- Zeeuw, C. 1992. Secondary xylem of Neotropical Lecythidaceae. In: *Lecythidaceae Part II. Flora Neotropica. Monograph 21 (II)*. S. Mori y G. Prance (ed). Organization for Flora Neotropica. New York Botanical Garden. New York. p. 4-59.
- Zimmermann, M. H. 1978. Structural requirements for optimal water conduction in tree stems. In *Tropical Trees as Living Systems*. P. B. Tomlinson and M. H. Zimmermann. (ed). Cambridge: Cambridge University Press. p. 517-532.