

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Estudios xilológicos en el Pleistoceno superior  
de la Formación El Palmar,  
Provincia de Entre Ríos, Argentina**

por

**Lic. Ramos, Rita Soledad**

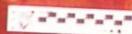
**Directora: Dra. Brea, Mariana**

**Co-Directora: Dra. Kröhling, Danieła**

**Lugar de Trabajo**

**Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción**

**CICyTTP – CONICET**



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

**Córdoba, Argentina**

**2015**

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Estudios xilológicos en el Pleistoceno superior  
de la Formación El Palmar,  
Provincia de Entre Ríos, Argentina**

por

**Lic. Ramos, Rita Soledad**

**Directora: Dra. Mariana Brea**

**Co-Directora: Dra. Daniela Kröhling**

**Lic. Ramos, Rita Soledad**

**Dra. Mariana Brea**

**Dra. Daniela Kröhling**



**Córdoba, Argentina**

**2015**

## **COMISIÓN ASESORA**

Dra. Silvia C. Gnaedinger, CECOAL-Área de Paleontología-CONICET, Cátedra Geología.  
FACENA- Universidad Nacional del Nordeste (UNNE).

Dra. M. Bernarda Marconetto, CONICET- Museo de Antropología Facultad de Filosofía y  
Humanidades Universidad Nacional de Córdoba (UNC).

Dra. Mariana Brea, Centro de Investigaciones Científicas, Diamante. Centro de Investigaciones  
Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICyTTP-CONICET).

# DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

## TRIBUNAL

Firma: .....

Aclaración: Silvia Cristina Gnaedinger

Firma: .....

Aclaración: Bernarda Marconetto

Firma: .....

Aclaración: Roberto Román Pujana

Dedicado con mucho amor a mis Sobrinos

*Lucas, Bianca, Maximiliano, Nahuel, Lourdes, Victoria, Serena, Ulises, Carmelito,  
Lisandrito, Lis y Nanny.*

## **Agradecimiento**

Agradezco principalmente a mis Directoras Mariana Brea y Daniela Kröhling, gracias por todas las enseñanzas, amistad y apoyo, el trabajo a la par (de las tres) hicieron posible concluir el presente aporte paleobotánico.

Al Dr. Alejandro Zucol por su apoyo y por los valiosos aportes en el tema de la Tesis, también agradezco profundamente a mi pequeña familia que siento tengo en el laboratorio de Paleobotánica, a Eliana Moya, Noelia Patterer, Milagros Colobig, Jimena Franco, Silvina Contreras y al Dr. Esteban Passeggi, todos ellos siempre dispuestos a ayudarme en mis preocupaciones inconclusas de la tesis.

A la Dra. Brenda Ferrero por sus comentarios y charlas respecto a Formación El Palmar.

Mis más sinceros agradecimientos se extienden a la directora del Museo de Ciencias Sociales y Antropología de Concordia Sra. Cristina Vasallo de Cettour y su familia, a la Dra. Stela Rivera y a la Lic. Silvina Villegas de la Universidad Nacional de la Plata, a la Dra. Mirta Terám, Romina Pardo y Mónica Vargas de la Universidad Nacional de Salta, gracias inmensas por su amable apoyo y profesionalismo en mis consultas.

Se extiende mis agradecimientos al director del CICyTTP – CONICET Dr. Jorge Noriega por su siempre buena predisposición y ayuda desde el momento que me establecí en Diamante, y a todos los integrantes de la institución -becarios, investigadores, personal de apoyo, planta transitoria-, gracias por su amabilidad y compañerismo. A mis compañeros y amigos Alejandra Lambaré, Nadia Muñoz, Evelyn Vallone, Irving May, Noelia Nuñez Otoñez, Yanina Prieto, Estela Rodríguez, Raul Vezzosi.

A la Administración de Parques Nacionales Región Noreste Argentino por los permisos autorizados para la realización de los muestreos para la presente tesis.

A las doctoras Norma Hilgert y Dorita Vignale por su comprensión, compañerismo, apoyo y amistad.

Un agradecimiento especial al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (AGENCIA - FONCyT) por el apoyo económico.

A los miembros de la comisión asesora de tesis Dras. Bernarda Marconetto, Silvia C. Gnaedinger y al Dr. Roberto Pujana, gracias por aceptar formar parte de la comisión asesora y miembros de jurado evaluador, gracias por el tiempo dedicado y por los apreciables aportes realizados.

Finalmente agradezco de corazón a mi querida Madre Antonia Domínguez-Lizarraga, a mis hermanitas, hermanitos, mi Padre, abuelitos, tias y a **Dios**, gracias por quererme y estar conmigo en todo momento.

## Listado de publicaciones derivadas de la tesis

---

**Ramos R. S.,** Brea M. & D.M. Kröhling. Enviado. Nuevo registro de madera fósil de Malvaceae para el Pleistoceno tardío del noreste de Argentina: Implicâncias fitogeográficas. *Revista Brasileira de Paleontología*. 33 pags. 11 de enero, 2015

**Ramos R. S.,** Brea M. & D. M. Kröhling. (2015). Primer registro de *Cryptocaryoxylon* Leisman, una Lauraceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s. 17(1): 59–70.

**Ramos R.S.** (2014). Análisis paleoecológico preliminar de la flora de La Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina. *Acta Geológica Lilloana* 26 (1): 63–74.

**Ramos R. S.,** Brea M. & R. Pardo. (2014). Fossil wood of *Peltophoroxydon* (Caesalpinoideae) from El Palmar Formation (late Pleistocene), Argentina. *IAWA Journal* 35(2): 199–212. DOI 10.1163/22941932-00000060.

**Ramos R.S.,** Brea M. & D.M. Kröhling. (2012). Leños fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): 606–622. DOI 10.5710/AMGH.17.5.2012.561.

**Ramos R. S.,** Brea M. & D.M. Kröhling. (2012). Macrofósiles vegetales de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina. *III Jornadas del Cenozoico. Montevideo*, Uruguay. 1–5 pp.

## Resumen

La presente Tesis Doctoral describe el primer estudio detallado de maderas fósiles del Pleistoceno tardío de la Formación El Palmar, Entre Ríos, Argentina. Se identificaron 62 especímenes recuperados en las localidades fosilíferas Parque Nacional El Palmar, Colonia Ayuí, Santa Ana, Concordia, Península Gregorio Soler y Punta Viracho, ubicadas en la cuenca media del Río Uruguay. El estudio proporciona datos anatómicos, morfológicos y sistemáticos de las especies fósiles identificadas y se establecen las relaciones con sus análogos modernos. Las características diagnósticas de las ejemplares se relacionan con los siguientes taxones actuales: *Podocarpus* (Podocarpaceae); *Beilschmiedia*, *Cryptocarya* y *Ocotea* (Lauraceae); *Bastardiopsis* (Malvaceae); *Parapiptadenia*, *Microlobius*, *Anadenanthera*, *Pseudopiptadenia*, *Pithecellobium*, *Chloroleucon*, *Enterolobium* y *Cedrelinga* (Mimosoideae); *Peltophorum*, *Gossweilerodendron* y *Oxystigma* (Caesalpinioideae); *Holocalyx* (Papilionoideae); *Terminalia*, *Conocarpus* y *Buchenavia* (Combretaceae); *Schinopsis*, *Astronium* y *Loxopterygium* (Anacardiaceae); *Aspidosperma* (Apocynaceae); *Qualea* (Vochysiaceae) y *Butia-Syagrus* (Arecaceae). Las inferencias obtenidas a partir de los métodos y técnicas paleoclimáticas, paleoecológicas y paleobiogeográficas establecen una paleocomunidad mixta siempreverde para el Pleistoceno tardío. Tanto el método de *Coexistence Approach* (CA) de ejemplares fósiles parautóctonos, el análisis cuantitativo sobre la estructura de los anillos de crecimientos (*the cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean*), los índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía, así como el análisis anatómico multivariado que involucran los caracteres eco-anatómicos sugiere que la paleoflora se desarrolló en un ambiente de alta humedad, donde la eficiencia de la conductividad del agua fue la condición que prevaleció. La comparación con los análogos modernos sugiere que la paleoflora de la Formación El Palmar tenía elementos emparentados con la Selva Misionera, y representaba un bosque mixto tropical cercano a una zona ecotonal por la presencia escasa de especies de vínculo subtropical como por ejemplo *Schinopsis* y *Aspidosperma*. La paleoflora estudiada junto con las características sedimentológicas y las asociaciones fitolíticas de la Formación el Palmar avalan la presencia de una paleoflora tropical desarrollada en la cuenca media del Río Uruguay, bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas en la sección superior aflorante de la Formación El Palmar.

**Abstract:** This Doctoral Thesis describes the first detailed fossil wood study of the late Pleistocene from the El Palmar Formation, Entre Ríos, Argentina. 62 fossil specimens in the Parque Nacional El Palmar, Colonia Ayuí, Santa Ana, Concordia, Península Gregorio Soler and Punta Viracho fossiliferous localities, located in the middle Uruguay Basin are recovered. This study provides anatomical, morphological and systematic data of the fossil species and their relationships with the Nearest Living Relatives are analyzed. The diagnostic characteristics of the fossil taxa are closely related to the extant: *Podocarpus* (Podocarpaceae); *Beilschmiedia*, *Cryptocarya* and *Ocotea* (Lauraceae); *Bastardiopsis* (Malvaceae); *Parapiptadenia*, *Microlobius*, *Anadenanthera*, *Pseudopiptadenia*, *Pithecellobium*, *Chloroleucon*, *Enterolobium* and *Cedrelinga* (Mimosoideae); *Peltophorum*, *Gossweilerodendron* and *Oxystigma* (Caesalpinioideae); *Holocalyx* (Papilionoideae); *Terminalia*, *Conocarpus* and *Buchenavia* (Combretaceae); *Schinopsis*, *Astronium* and *Loxopterygium* (Anacardiaceae); *Aspidosperma* (Apocynaceae); *Qualea* (Vochysiaceae) and *Butia-Syagrus* (Arecaceae). Based on the palaeoclimatical, palaeoecological and palaeobiogeographical methods a mixed evergreen fossil flora was inferred for the late Pleistocene. The Coexistence Approach (CA), using the parautochthonous taxa, the cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean (CSDM curves), the Carlquist's index, the multivariate anatomical analyses suggest that the fossil flora was developed in environments with high relative humidity, where efficiency of water conductivity was the condition that prevailed. The comparison with the Nearest Living Relatives (NLRs) suggests that the fossil flora from El Palmar Formation is similar to the present-day Selva Misionera, and represent a tropical mixed forest near an ecotonal area by the occasional presence of the subtropical species such as *Schinopsis* and *Aspidosperma*. The fossil flora studied here with the sedimentological features and phytolith assemblages from the upper outcropping section of the El Palmar Formation support the presence of a tropical flora developed in the middle Uruguay Basin, under warm and humid climatic conditions.

## Resumen extendido

El principal objetivo de la presente Tesis Doctoral es comprender la evolución de la flora del Pleistoceno tardío, en el Noreste Argentino, abordados principalmente desde la taxonomía y sistemática, además de realizar inferencias paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas para la sección superior aflorante de la Formación El Palmar en la Cuenca media del río Uruguay.

La Región Mesopotámica de la República Argentina es un área de elevada biodiversidad, porque constituye una región ecotonal entre los dominios amazónico y chaqueño, con una alta tasa de intercambio biológico entre ellos, a través de los corredores ecológicos constituidos por el río Paraná y el río Uruguay. Se cree que durante el Cenozoico tardío la biota de la región Neotropical tuvo distribución más amplia que la actual llegando hasta sectores patagónicos. En base a los antecedentes se propuso como hipótesis que “*La paleoflora asociada a la faja fluvial del Río Uruguay en el Pleistoceno tardío en su cuenca media tuvo una mayor diversidad y una distribución diferente a la actual*”, el estudio base para el análisis de este supuesto es la estructura del xilema secundario de fósiles (paleoxilología) recuperados en diversas localidades fosilíferas de la Formación El Palmar.

El análisis de la evolución, la aproximación en la diversificación y distribución de la paleoflora durante el Pleistoceno superior en el área propuesta aportan datos y métodos novedosos. La Formación El Palmar es una unidad geológica del Cuaternario tardío que aflora en las barrancas del río Uruguay y está integrada por arenas de cauce que incluyen grandes lentes de gravas y cantos rodados; además de las facies de cauce, el sistema incluye depósitos en facies arenosas de inundación y de albardón, configurando un complejo fluvial de llanura. Este depósito forma una faja de 4 a 15 km de ancho a lo largo de la margen derecha del río Uruguay, aflorando en el este de las provincias de Corrientes y Entre Ríos, hasta Concepción del Uruguay, donde constituye en dicha región la terraza alta del río Uruguay. Se seleccionaron los mejores perfiles sedimentológicos aflorantes y se reconocieron los niveles fosilíferos o estratos portadores de restos vegetales permineralizados mencionados en trabajos previos. En el perfil aflorante de la unidad, en el Arroyo Los Loros en el Parque Nacional El Palmar se obtuvo una datación absoluta dando una edad de *ca.* 184 ka. AP. El estudio sistemático de la paleoflora permitió identificar 62 taxones. Se cita por primera vez para La Formación El Palmar a las familias Malvaceae, Apocynaceae y Vochysiaceae.

De las familias mencionadas en trabajos previos, se reconocieron, integrantes de Mimosoideae, Lauraceae, Combretaceae, Anacardiaceae se reconocieron y asignaron nuevas entidades taxonómicas incrementando la diversidad hasta el momento conocidas.

A nivel genérico se registran nuevos taxones para la Formación El Palmar como: *Cryptocarya* (Lauraceae), *Microlobius*, *Anadenanthera*, *Pseudopiptadenia*, *Pithecellobium*,

*Chloroleucon*, *Enterolobium* y *Cedrelinga* (Mimosoideae); *Gossweilerodendron* y *Oxystigma* (Caesalpinioideae); *Conocarpus*, *Terminalia* y *Buchenavia* (Combretaceae); *Loxopterygium* (Anacardiaceae); *Aspidosperma* (Apocynaceae); *Bastardiopsis* (Malvaceae) y *Qualea* (Vochysiaceae).

Los registros fósiles afines a especies de los géneros *Oxystigma*, *Gossweilerodendron*, *Conocarpus* y *Beilschmiedia* avalan una antigua relación con la flora Africana y una posible dispersión a través del Océano Atlántico desde África hacia América del Sur y sur de Brasil.

La presencia de especies fósiles afines a las actuales *Podocarpus*, *Beilschmiedia* y *Terminalia* confirma para el Pleistoceno tardío una distribución relativamente similar a la actual con dispersión más hacia el sector inferior de la cuenca media del río Uruguay.

Estudios ecológicos sobre *Conocarpus erectus* y *C. lancifolius* afines al ejemplar CIDPALBO-MEG 21 (*Xilotipo* 14 gen. nov. sp. nov.) determinaron que en condiciones semiáridas y suelos arenosos es un buen productor de biomasa, en particular en verano y tiene la particularidad de ser intolerante a las heladas, estas características sugieren que especies de este género fueron poco tolerante a las fluctuaciones climáticas de Pleistoceno superior-Holoceno lo cual explicaría su ausencia actual en las áreas más cálidas y húmedas de Argentina.

Los Índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía (Carlquist, 1977) relacionan a la Formación El Palmar con un clima tropical con leves tendencias a un clima subtropical. Tanto el material parautóctono como alóctono posee una estructura estrictamente mesomórfica con poca tolerancia a procesos de obstrucción de vasos, las características del sistema de conducción señalan una buena disponibilidad de agua.

Los ejemplares fósiles estudiados presentaron anillos de crecimientos demarcados principalmente (73%) por parénquima axial terminal y marginal. El 15% no presentan esta estructura, ello podría estar indicando un ambiente sin estacionalidad, considerando al parénquima axial terminal o marginal como un carácter común regulado no precisamente por el clima sino por otros factores. Estas interpretaciones se basan exclusivamente en la naturaleza o el tejido que constituye los anillos de crecimientos, es decir el parénquima axial marginal.

El restante 12% de los ejemplares presentaron anillos de crecimientos demarcados por fibras, coincidiendo con las características y hábitat de sus análogos modernos habituados a climas tropicales estacionales como es el caso de algunas especies de *Schinopsis* Engl. y representantes de la subfamilia Mimosoideae. Sin embargo, estos grupos de taxones poseen una elevada tolerancia climática y se establecen bastante bien en áreas tropicales con permanente humedad, además parte de los elementos de conducción como son los diámetros de vasos y la porosidad presentan carácter mesomórfico.

En el análisis de Intervalo de coexistencia o *Coexistence Approach* (CA, Mosbrugger y Utescher, 1997; Mosbrugger, 2009) se observó que el 83% (19) de las especies afines a los ejemplares fósiles parautoctonos de la Formación El Palmar tienen hábito perenne, mientras que

el 17% poseen hábito caducifolio. En conjunto con el grupo de *-Podocarpoxyylon- Xilotipo 1* y *-Podocarpoxyylon- Xilotipo 2* extienden la lista de especies perennes de la unidad en estudio, esto último obtenido del Análisis de las curvas CSDM (*cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean*) propuestas por Falcon-Lang (2000). La dominancia de este tipo de hábito refleja claramente características tropicales de la asociación florística. El análisis anatómico multivariado o Fisionómico de Wiemann *et al.* (1998) que relaciona determinados caracteres anatómicos de los leños y el clima, permitió inferir ambientes cálidos.

La paleocomunidad inferida de acuerdo a la asociación florística hallada para la sección superior de la Formación El Palmar es una vegetación arbórea conformando un bosque tropical siempreverde posiblemente con un sector contiguo ecotonal donde iniciaría un bosque subtropical pero sin estación seca, con dos o tres estratos arbóreos compuesto por Fabaceae, Anacardiaceae, Combretaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Vochysiaceae y Malvaceae.

El resultado general de los métodos de análisis paleoecológicos aplicados sobre las muestras fósiles propone aceptar la hipótesis de Tesis Doctoral, pues el registro mostró linaje tropical y especies presentes actualmente en el área de estudio. Es así que la asociación florística similar a la Selva Mixta Misionera tuvo una distribución más extensa hacia el sector inferior de la cuenca media del río Uruguay.

## ÍNDICE

	Pág. N°
Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
<b>Capítulo I. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>8</b>
I.1. Fundamentación.....	9
I.2. Hipótesis.....	10
I.3. Objetivo General.....	10
<b>Capítulo II. GEOLOGÍA.....</b>	<b>12</b>
II.1. Antecedentes de la columna estratigráfica cuaternaria en la región de estudio.....	12
II.2. Antecedentes de la Formación El Palmar.....	13
II.3. La Formación El Palmar en la provincia de Entre Ríos.....	14
II.4. Antecedentes Paleontológicos.....	18
<b>Capítulo III. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>22</b>
III.1. Área de estudio.....	22
III.2. Fitogeografía de la provincia de Entre Ríos.....	26
III.3. Campañas de prospección a campo, recolección paleobotánica.....	27
III.3.1 Campañas de prospección a campo.....	27
III.4. Colecciones estudiadas y tratamiento metodológico de los ejemplares fósiles.....	28
III.5. Análisis en laboratorio del material fósil.....	32
III.6. Identificación taxonómica y análisis de la información.....	32
III.6.1 Análisis paleofitogeográfico e interpretaciones paleoecológicas y paleoclimáticas.....	33
<b>Capítulo IV. RESULTADOS.....</b>	<b>38</b>
<b>IV. 1. Caracterización de los perfiles estratigráficos de la Fm El Palmar en los sitios fosilíferos.....</b>	<b>39</b>
Perfil Parque Nacional El Palmar.....	39
Perfil Santa Ana.....	42
Perfil Concordia.....	46
Perfil Península Gregorio Soler.....	48
Perfil Punta Viracho.....	50
IV.1.2. Datación del estrato superior de la Formación El Palmar.....	52
<b>IV.2. Sistemática Paleobotánica.....</b>	<b>53</b>
Podocarpaceae.....	53
<i>Podocarpoxydon</i> 1 sp. nov.....	53
<i>Podocarpoxydon</i> 2 sp. nov.....	65
Lauraceae.....	75
<i>Beilschmiedioxylon parataubertiana</i> .....	75
<i>Xilotipo</i> 3 gen. nov. sp. nov.....	78
<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i> .....	81

Malvaceae.....	95
<i>Xilotipo 5</i> gen. nov. sp. nov.....	95
Fabaceae – Mimosoideae.....	106
<i>Piptadenioxylon chimeloi</i> .....	107
<i>Menendoxylon 6</i> sp. nov. ....	110
<i>Xilotipo 7</i> gen. nov. sp. nov. ....	116
<i>Microlobiusxylon paranaensis</i> .....	125
<i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i> .....	129
Tribu INGEAE Benth y Hook. F. 1865.....	135
<i>Xilotipo 8</i> gen. nov. sp. nov.....	136
<i>Xilotipo 9</i> gen. nov. sp. nov. ....	140
<i>Pithecellobioxylon 10</i> sp. nov. ....	147
<i>Xilotipo 11</i> gen. nov. sp. nov. ....	151
Fabaceae – Caesalpinioideae .....	160
<i>Xilotipo 12</i> gen. nov. sp. nov. ....	161
<i>Xilotipo 13</i> gen. nov. sp. nov. ....	163
<i>Peltophoroxylon uruguayensis</i> .....	172
Fabaceae – Papilionoideae .....	180
<i>Holocalyxylon cozzoi</i> .....	180
Combretaceae .....	188
<i>Terminalioxylon lajaum</i> .....	188
<i>Terminalioxylon</i> sp. nov.....	190
<i>Xilotipo 14</i> gen. nov. sp. nov. ....	192
<i>Xilotipo 15</i> gen. nov. sp. nov. ....	195
Anacardiaceae .....	210
<i>Astroniumxylon 16</i> sp. nov. ....	210
<i>Astroniumxylon 17</i> sp. nov. ....	215
<i>Xilotipo 18</i> gen. nov. sp. nov. ....	218
<i>Schinopsixylon herbstii</i> .....	222
<i>Schinopsixylon 19</i> sp. nov. ....	224
Apocynaceae .....	240
<i>Aspidospermoxylon 20</i> sp. nov. ....	240
Vochysiaceae .....	250
<i>Qualeoxylon 21</i> sp. nov. ....	250
Arecaceae .....	255
<i>Palmoxylon yuqueriense</i> .....	256

Formación El Palmar .....	268
IV.3.1 Análisis de los anillos de crecimiento .....	268
IV. 3.2 Análisis de “Multivariate anatomical analysis” –método de <i>Wiemann et al.</i> (1998, 1999) .....	272
IV.3.3 Análisis aplicando Índice de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfía(M) – método de Carlquist (1977).....	275
IV.3.4 Análisis de <i>Coexistence Approach</i> (CA) –método de Mosbrugger & Utescher (1997) y Utescher <i>et al.</i> (2014).....	282
IV.3.5 NLR o Nearest Living Relative –método de Mosbrugger (1999).....	290
<b>Capítulo V. DISCUSIONES.....</b>	<b>304</b>
Respecto a las implicancias sistemáticas y fitogeográficas.....	304
Respecto a los anillos de crecimiento.....	313
Respecto de las implicancias eco-anatómicas de la madera.....	316
<i>Expresiones comunes en el desarrollo del eje con crecimiento secundario.....</i>	317
Respecto a la asociación florística.....	318
Respecto a la edad de la Formación El Palmar.....	322
<b>Capítulo VI. CONCLUSIONES.....</b>	<b>323</b>
Futuras líneas de investigación que surgen de este trabajo de tesis.....	327
<b>Bibliografía.....</b>	<b>328</b>

## Índice de Figuras

	Pag. N°
FIGURA II.1. Mapa de ubicación de la Fm. El Palmar en la provincia de Entre Ríos.....	15
FIGURA III.1. Mapa geográfico de la Cuenca del Plata.....	24
FIGURA III.2. Ubicación geográfica de los sitios de muestreos.....	25
FIGURA III.3. Leños fósiles de origen parautóctono de la Formación El Palmar.....	30
FIGURA III.4. Leños fósiles de origen alóctono de la Formación El Palmar.....	31
FIGURA IV.1. Ubicación de la Localidad fosilífera Parque Nacional El Palmar.....	40
FIGURA IV.2. Sección esquemática integrada de la Fm. El Palmar en el Parque Nacional El Palmar.....	41
FIGURA IV.3. Vista de afloramientos típicos de la parte superior de la Fm El Palmar en el Parque Nacional El Palmar y ubicación de la muestra datada.....	42
FIGURA IV.4. Ubicación de la Localidad fosilífera Santa Ana, provincia de Entre Ríos..	43
FIGURA IV.5. Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Santa Ana.....	44
FIGURA IV.6. Perfil en la localidad Fosilífera Santa Ana.....	45
FIGURA IV.7. Ubicación de la Localidad fosilífera Concordia.....	46
FIGURA IV.8. Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Concordia.....	47
FIGURA IV.9. Perfil Concordia.....	47
FIGURA IV.10. Ubicación de la Localidad fosilífera Península Gregorio Soler.....	48
FIGURA IV.11. Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad	

fosilífera Península Gregorio Soler.....	49
FIGURA IV.12. Perfil Península Gregório Soler.....	49
FIGURA IV.13. Ubicación de la Localidad fosilífera Punta Viracho.....	50
FIGURA IV.14. Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Punta Viracho.....	51
FIGURA IV.15. Perfil Punta Viracho.....	51
FIGURA IV.16. <i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 108).....	55
FIGURA IV.17. <i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 113).....	56
FIGURA IV.18. <i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 114).....	57
FIGURA IV.19. <i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 115).....	58
FIGURA IV.20. <i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 112).....	59
FIGURA IV.21. <i>Podocarpoxylon</i> 2 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 109).....	67
FIGURA IV.22. <i>Podocarpoxylon</i> 2 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 116).....	68
FIGURA IV.23. <i>Beilschmiedioxylon parataubertiana</i> (CIDPALBO-MEG 9).....	77
FIGURA IV.24. <i>Xilotipo</i> 3 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 118).....	80
FIGURA IV.25. <i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i> (CIDPALBO-MEG 131).....	83
FIGURA IV.26. <i>Xilotipo</i> 5 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124).....	97
FIGURA IV.27. <i>Piptadenioxylon chimeloi</i> (CIDPALBO-MEG 8).....	108
FIGURA IV.28. <i>Menendoxylon</i> 6 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 120).....	112
FIGURA IV.29. <i>Menendoxylon</i> 6 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 122).....	115
FIGURA IV.30. <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 132).....	118
FIGURA IV.31. <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 128).....	119
FIGURA IV.32. <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 152).....	120
FIGURA IV.33. <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 152).....	121
FIGURA IV.34. <i>Microlobiusxylon paranaensis</i> (CIDPALBO-MEG 141).....	126
FIGURA IV.35. <i>Microlobiusxylon paranaensis</i> (CIDPALBO-MEG 123).....	127
FIGURA IV.36. <i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i> (CIDPALBO-MEG 143).....	131
FIGURA IV.37. <i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i> (CIDPALBO-MEG 158).....	132
FIGURA IV.38. <i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i> (CIDPALBO-MEG 137).....	133
FIGURA IV.39. <i>Xilotipo</i> 8 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 117).....	137
FIGURA IV.40. <i>Xilotipo</i> 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14).....	142
FIGURA IV.41. <i>Xilotipo</i> 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 129).....	143
FIGURA IV.42. <i>Xilotipo</i> 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 110).....	144
FIGURA IV.43. <i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145).....	148
FIGURA IV.44. <i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 127).....	153
FIGURA IV.45. <i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 139).....	154
FIGURA IV.46. <i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 135).....	155
FIGURA IV.47. <i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 147).....	156
FIGURA IV.48. <i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 147).....	157
FIGURA IV.49. <i>Xilotipo</i> 12 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 106).....	162
FIGURA IV.50. <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 156).....	164
FIGURA IV.51. <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 119).....	165
FIGURA IV.52. <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 138).....	166
FIGURA IV.53. <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 153).....	167
FIGURA IV.54. <i>Peltophoroxylon uruguayensis</i> (CIDPALBO-MEG 111).....	174
FIGURA IV.55. <i>Peltophoroxylon uruguayensis</i> (CIDPALBO-MEG 148).....	175
FIGURA IV.56. <i>Holocalyoxylon cozzoi</i> Brea, Zucol y Patterer (CIDPALBO-MEG 150).....	182
FIGURA IV.57. <i>Terminalioxylon lajaum</i> (CIDPALBO-MEG 10).....	189

FIGURA IV.58. <i>Terminalioxylon</i> sp. nov. (CIDPALBO-MEG 154) .....	191
FIGURA IV.59. <i>Xilotipo</i> 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21). .....	194
FIGURA IV.60. <i>Xilotipo</i> 15 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151). .....	196
FIGURA IV.61. <i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 19) .....	212
FIGURA IV.62. <i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 130) .....	213
FIGURA IV.63. <i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 146) .....	214
FIGURA IV.64. <i>Astroniumxylon</i> 17 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 2) .....	216
FIGURA IV.65. <i>Astroniumxylon</i> 17 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 157) .....	217
FIGURA IV.66. <i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 134) .....	219
FIGURA IV.67. <i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 136) .....	220
FIGURA IV.68. <i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 155) .....	221
FIGURA IV.69. <i>Schinopsixylon herbstii</i> (CIDPALBO-MEG 159). .....	223
FIGURA IV.70. <i>Schinopsixylon</i> 19 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 160) .....	225
FIGURA IV.71. <i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107).....	242
FIGURA IV.72. <i>Qualeoxylon</i> 21 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 149) .....	252
FIGURA IV.73. <i>Palmoxylon yuqueriense</i> Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144).....	258
FIGURA IV.74. Raíz <i>Palmoxylon yuqueriense</i> Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144).....	260
FIGURA IV.75. Raíz <i>Palmoxylon yuqueriense</i> Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144).....	261
FIGURA IV.76. Curvas CSDM en especies fósiles Podocarpaceae.....	270
FIGURA IV.77-80 valores de IV obtenidos en los ejemplares analizados.....	279
FIGURA IV. 81. Valores del Índice de Mesomorfía (M) por taxón.....	280
FIGURA IV.82. Intervalo de Co-existencia de especies actuales afines a muestras fósiles de la Localidad Fosilífera Arroyo Yuquerí. ....	284
FIGURA IV.83. Intervalo de Co-existencia de especies actuales afines a muestras fósiles de la Localidad Fosilífera Santa Ana.....	286
FIGURA V.1. Número de ejemplares fósiles de origen alóctonos presentes en cada localidad fosilífera.....	310
FIGURA V.2 Porcentaje de algunos caracteres diagnóstico en el total de ejemplares analizados.....	315
FIGURA V.3. Reconstrucción esquemática de la paleoflora de la Formación El Palmar	320

## Índice de Tabla

	Pag. N°
TABLA III.1 Número de ejemplares por sitios de muestreo y origen tafonómico.....	29
TABLA IV.1. Comparación de ejemplares identificados como <i>Podocarpoxyton</i> 1 sp. nov (CIDPALBO-MEG 108, 112, 113, 114 y 115).....	60
TABLA IV.2. Comparación de <i>Podocarpoxyton</i> 1 sp. nov. con especies actuales.....	62
TABLA IV.3. Comparación entre especies de <i>Podocarpoxyton</i> .....	64
TABLA IV.4. Comparación de <i>Podocarpoxyton</i> 2 sp. nov. con especies del género <i>Podocarpus</i> .....	70
TABLA IV.5. Comparaciones con especies fósiles afines a <i>Podocarpoxyton</i> 2 sp. nov....	72
TABLA IV.6. Comparación de los especímenes fósil con géneros actuales de Lauraceae.....	85
TABLA IV.7. Comparación de especies de <i>Ocotea</i> con CIDPALBO-MEG 118.....	88
TABLA IV.8. Comparación de los géneros fósiles de Lauraceae con CIDPALBO-MEG 9 y 131.....	91

TABLA IV.9. Comparación de <i>Xilotipo</i> 4 sp. nov. con especies de <i>Cryptocaryoxylon</i> ...	92
TABLA IV.10. Comparación de las subfamilias actuales de Malvaceae más afines a CIDPALBO-MEG 124.....	99
TABLA IV.11. Comparación de la muestra fósil con la especie <i>Bastardiopsis densiflora</i> descrita por algunos autores.....	101
TABLA IV.12. Comparación de <i>Xilotipo</i> 5 gen. nov. y sp. nov. con especies fósiles afines.....	103
TABLA IV.13. Cuadro comparativo entre los géneros <i>Parapiptadenia</i> y <i>Piptadenia</i> con el fósil en análisis.....	109
TABLA IV.14. Comparación de <i>Menendoxylon</i> 6 sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. con géneros fósiles afines.....	115
TABLA IV.15. Comparación de <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov. con especies de <i>Pseudopiptadenia</i> .....	123
TABLA IV.16. Comparación de las Tribus Mimoseae e Ingeae con <i>Xilotipo</i> 8, <i>Xilotipo</i> 9, <i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 11.....	139
TABLA IV.17. Características del xilema secundario de distintos individuos de <i>E. contortisiliquum</i> y comparación con los ejemplares <i>Xilotipo</i> 9.....	146
TABLA IV.18. Comparación de <i>Chloroleucon</i> , <i>Zygia</i> y <i>Pithecellobium</i> con <i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 8 gen. nov. sp. nov.....	150
TABLA IV.19. Comparación de CIDPALBO-MEG 127, 135, 139, 147 con <i>Cedrelinga catenaeformis</i> .....	158
TABLA IV.20. Comparación de los especímenes fósiles <i>Xilotipo</i> 12 gen. nov. sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. sp. nov. con los géneros del clado <i>Prioria</i> s.s.....	169
TABLA IV.21. Comparación de <i>Xilotipo</i> 12 gen. nov. y sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. y sp. nov. con los géneros fósiles más afines.....	171
TABLA IV.22. Comparación del espécimen fósil en análisis con <i>Holocalyx cozzoi</i> y <i>Holocalyx balansae</i> .....	184
TABLA IV.23. Caracteres diagnósticos de las familias más afines a <i>Terminalioxylon lajaum</i> , <i>Terminalioxylon</i> sp. nov., <i>Xilotipo</i> 14 y <i>Xilotipo</i> 15.....	197
TABLA IV.24. Comparación del <i>Xilotipo</i> 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) con los géneros más afines de Combretaceae.....	200
TABLA IV.25. Comparación entre <i>Xilotipo</i> 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) con las especies actuales más afines.....	201
TABLA IV.26. Comparación de las especies más afines de <i>Buchenavia</i> con <i>Xilotipo</i> 15 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151).....	203
TABLA IV.27. Comparación de <i>Terminalioxylon lajaum</i> y <i>Terminalioxylon</i> sp. nov. con las especies fósiles más afines de <i>Terminalioxylon</i> .....	205
TABLA IV.28. Análisis comparativo entre géneros fósiles de Combretaceae con <i>Xilotipo</i> 14 gen. nov. y sp. nov. y <i>Xilotipo</i> 15 gen. nov. y sp. nov. de la Fm. El Palmar.....	207
TABLA IV.29. Análisis comparativo de <i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov. y <i>Astroniumxylon</i> 17 sp. nov. con especies seleccionadas de <i>Astronium</i> .....	228
TABLA IV.30. Características y diferencias entre los géneros actuales más afines a los leños fósiles.....	230
TABLA IV.31. Comparación de las especies de <i>Loxopterygium</i> con el material fósil en estudio.....	231
TABLA IV.32. Comparación con especies de <i>Schinopsis</i> afines a <i>Schinopsixylon herbstii</i> y <i>Schinopsixylon</i> 19 sp. nov.....	232
TABLA IV.33. Análisis comparativo de los géneros fósiles más afines a los ejemplares en	

estudio <i>Schinoxylon</i> , <i>Astronioxylon</i> , <i>Astroniumxylon</i> y <i>Schinopsixylon</i> .....	234
TABLA IV.34. Análisis comparativos del material fósil estudiado con especies fósiles afines.....	235
TABLA IV.35. Comparación de <i>Schinopsixylon herbstii</i> (este trabajo) y <i>Schinopsixylon</i> 19 sp. nov. con especies fósiles más afines.....	238
TABLA IV.36. Análisis comparativo entre los géneros de Apocynaceae más afín a <i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov.....	244
TABLA IV.37. Análisis comparativo de <i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov. con especies seleccionadas de <i>Aspidospema</i> más afines.....	245
TABLA IV.38. Cuadro comparativo de especies fósiles afines a la familia Apocynaceae con <i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov.....	247
TABLA IV.39. Comparación de las especies actuales descritas por Lutz (1978) con el material bajo análisis.....	263
TABLA IV.40. Comparación de especies fósiles afines a <i>Palmoxylon yuqueriense</i> (este trabajo).....	264
TABLA IV.41. Valores obtenidos del análisis de los anillos de crecimiento en Podocarpaceae.....	271
TABLA IV.42 Cuadro comparativo entre los valores de % de leño tardío, % de disminución e índice de marcado de anillos.....	272
TABLA IV. 43. Matriz Básica de Datos utilizada para el análisis anatómico multivariado o fisionómico.....	273
TABLA IV.44. Valores totales de los parámetros propuestos por Wiemann <i>et al.</i> ....	274
TABLA IV.45. Valores cuantitativos de los caracteres anatómicos de los taxones analizados.....	277
TABLA IV.46. Especies actuales afines a las especies fósiles de la Localidad fosilífera Arroyo Yuquerí.....	283
TABLA IV.47. Especies actuales afines a las especies fósiles de la Localidad fosilífera Santa Ana.....	285
TABLA V.1. Número de ejemplares fósiles afines a géneros actuales procedentes de algunas localidades fosilíferas.....	309
ANEXO I.....	354



La Región Mesopotámica de la República Argentina es un área de elevada biodiversidad, porque constituye una región ecotonal entre los dominios amazónico y chaqueño, con una alta tasa de intercambio biológico entre ellos, a través de los corredores ecológicos constituidos por el río Paraná y el río Uruguay.

Biogeográficamente, la región muestra la presencia de cuatro provincias claramente diferenciadas por sus características mesológicas y fisionómicas: Pampeana, del Espinal, Chaqueña y Paranaense (Rapoport, 1968; Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 2001, 2014). La amplia extensión territorial de estas cuatro áreas hace que se vinculen las **zonas semiáridas** del centro-sudoeste de la región Chaco-Pampeana a través de la Provincia del Espinal, **las zonas templadas** del centro de la región Pampeana, la República Oriental del Uruguay y el extremo sur del Brasil a través de la Provincia Pampeana; las **zonas subtropicales** del noreste argentino y sudoeste brasileño mediante la Provincia Paranaense con el extremo noroeste de la región Chaco-Pampeana argentina y el área del **Pantanal** en Paraguay.

Es un hecho justificado por numerosos autores la distribución más amplia, durante algunos intervalos del Cenozoico Tardío, de la biota que hoy solo ocupa la región Neotropical, llegando incluso hasta la región patagónica (Bonetto, 1961; Ringuélet, 1961; Morrone & Lopretto, 1994; Prado & Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2004).

El presente trabajo de Tesis Doctoral se basa en el análisis de los leños fósiles recuperados en diversas localidades fosilíferas de la Formación El Palmar. Esta unidad geológica del Cuaternario Tardío aflora en las barrancas del Río Uruguay sobre ambas márgenes del mismo, en el este de la provincia de Entre Ríos y en el oeste de la República Oriental del Uruguay (Iriondo & Kröhling, 2008).

El principal abordaje es la taxonomía y sistemática, intentando en el mismo ser parsimonioso con el fin de evitar una sobreestimación de la información y permitir una comparación más precisa con la anatomía de la madera. Otro de los aspectos que focaliza el presente trabajo de Tesis es la exploración de la paleofitogeografía, la paleoecología y la paleoclimatología, a partir de la observación de las características eco-anatómica de los leños fósiles identificados.

El análisis de la evolución, la aproximación en la diversificación y distribución de la paleoflora durante el Pleistoceno Superior en una unidad sedimentaria depositada por el Río Uruguay en su tramo medio (margen entrerriana) aportará nuevas bases en inferencias paleofitogeográfica y paleoclimáticas de la región durante este período de tiempo.

La relación entre la anatomía del xilema secundario y los factores climáticos ya fue propuesta por los pioneros anatomistas de la madera (Bailey & Tupper, 1918; Frost, 1930) y luego confirmado por numerosos autores (*ver* Wheeler & Baas, 1991, 1993; Baas & Wheeler, 1996; Poole *et al.*, 2005). El estudio de las maderas fósiles ha demostrado que pueden ser utilizadas para estimar parámetros ambientales. En efecto, considerando lo propuesto por Iriondo & Kröhling (2008) para la cuenca del Uruguay respecto a la amplia variabilidad climática con fluctuaciones de períodos fríos (glaciales) y cálidos (interglaciales) para el Pleistoceno, el aporte resultante de este trabajo de Tesis ofrece datos novedosos para dichas reconstrucciones.

## I.1. FUNDAMENTACIÓN

El estudio del xilema secundario permineralizado tiene varios enfoques. Por un lado, provee información respecto a la flora arbórea y arbustiva, pues la presencia de ellas permite analizar los patrones de distribución de las taofloras; y por el otro lado, permite inferir las condiciones ecológicas y climáticas que prevalecían durante su crecimiento, ya que las características anatómicas de las mismas se encuentran en gran medida modeladas por dichos factores (Carlquist, 2001). Ello permite evaluar las condiciones climáticas con un alto grado de seguridad. Además, proporciona datos sobre la detección y evaluación de antiguos cambios climáticos tanto regionales como globales, y su impacto en los ecosistemas. Así, esos datos resultan útiles en la formulación de modelos retrodictivos (en el sentido de mirar hacia atrás para analizar y reflexionar) de las paleocomunidades ecológicas y los paleoclimas desarrollados durante el periodo de tiempo en análisis, y modelos predictivos (en el sentido de inferir o predecir) de las condiciones ambientales y composición florística.

Los primeros troncos fósiles en buen estado de preservación de la Formación El Palmar fueron hallados en las barrancas del margen derecho del río Uruguay en la provincia de Entre Ríos (Brea, 1998, 1999). Posteriores avances en la identificación taxonómica de maderas permineralizadas incrementaron el registro con especies arbóreas afines a las familias Anacardiaceae, Lauraceae,

Fabaceae, Combretaceae, Myrtaceae y Arecaceae (Brea, 1998; 1999; Brea & Zucol, 2000a, b, 2001, 2011; Brea *et al.*, 2001a, 2001b, 2010; Zucol *et al.*, 2004, 2005; Brea & Franco, 2013).

El área de trabajo está incluida dentro de la faja fluvial cuaternaria asociada a la margen derecha del río Uruguay en la provincia de Entre Ríos. La cuenca constituye la segunda en importancia del sistema del río de la Plata. Es un territorio geológicamente complejo que vincula regiones tropicales húmedas con áreas templadas en un gradiente de precipitaciones y temperaturas NE-SO (Iriondo & Kröhling, 2008).

La circulación atmosférica de la alta cuenca está dominada por el anticiclón del Atlántico Sur, un sistema semipermanente de altas presiones que transporta masas de aire tropical húmedo provenientes del noreste durante todo el año. Este patrón se interrelaciona con frentes polares del sur de Sudamérica (Iriondo & Kröhling, 2008). Reconstrucciones paleoclimáticas sugieren que dicho sistema existe desde el Plioceno y habría variado durante el Cuaternario (2,6 Ma AP), conduciendo a modificaciones en el paisaje (Iriondo & Kröhling, 2008, Chimento & Angolin, 2011). La presente Tesis Doctoral abarca parte del Cuaternario Superior en el sector medio de la cuenca del río Uruguay en Entre Ríos.

## I.2. HIPÓTESIS

El registro fósil vegetal posee información sobre las condiciones ambientales y climáticas que prevalecían durante su crecimiento, lo que permite evaluar las condiciones climáticas con razonable certeza, en base a ello, y si la composición florística de un región o área en particular responde en gran medida a las variaciones del clima a la que se encuentra expuesta, se plantea como **Hipótesis** que:

*La paleoflora asociada a la faja fluvial del río Uruguay en el Pleistoceno tardío en su cuenca media tuvo una mayor diversidad y una distribución diferente a la actual.*

## Predicciones

La variabilidad de las condiciones climáticas que reinaron en el Pleistoceno tardío tuvo efecto en la biodiversidad de las comunidades vegetales arbóreas-arbustivas, donde la curva de abundancia y riqueza fluctuaron en períodos breves, dando retrocesos al punto de la extinción de algunas entidades y resurgimiento y éxito en otras.

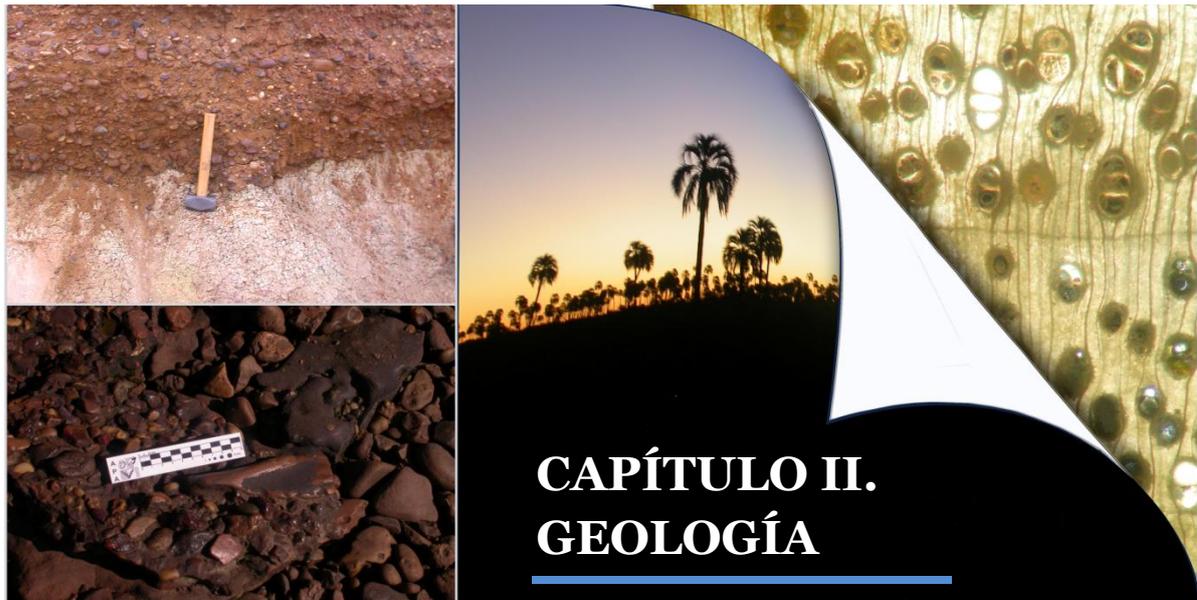
## I.3. OBJETIVO GENERAL

A partir del estudio anatómico de leños fósiles, procedentes de las diferentes localidades fosilíferas en afloramientos correspondientes a la Formación El Palmar, se proyecta un contexto

paleoambiental, además de incursionar y profundizar en el estudio de la evolución de la paleoflora arbórea-arbustiva desarrollada durante el Pleistoceno Tardío en la cuenca media del río Uruguay, en el este de Entre Ríos.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

- a) Estudiar sistemática y anatómicamente (determinación genérica y/o específica) los leños permineralizados hallados en la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), en el este de Entre Ríos.
- b) Caracterizar los perfiles estratigráficos de la Formación El Palmar en las localidades fosilíferas.
- c) Detectar la ubicación de los niveles fosilíferos en la secuencia sedimentaria.
- d) Analizar, a partir de los objetivos previos, la paleoflora desde el punto de vista paleogeográfico, paleoecológico y paleoclimático con el fin de definir un escenario paleoambiental a partir de la investigación paleobiológica de la Formación El Palmar. Además, de contribuir a estudios evolutivos y proponer base a posibles causas del recambio florístico, si lo hubiera.



## II.1. ANTECEDENTES DE LA COLUMNA ESTRATIGRÁFICA CUATERNARIA EN LA REGION DE ESTUDIO

Iriondo & Kröhling (2008) reúnen la información sobre las formaciones geológicas cuaternarias de la cuenca del Uruguay, sus características estratigráficas y sedimentológicas, incluyendo reconstrucciones paleoambientales y paleoclimáticas. Este antecedente sobre la Geología cuaternaria de la región ha sido tomado como base en este trabajo de tesis. Los citados autores interpretan que las características geológicas precuaternarias y la ocurrencia de cambios climáticos en la región en los últimos *ca.* 2 Ma han impactado significativamente en la conformación del paisaje actual de la cuenca y en el desarrollo de un mosaico de formaciones cuaternarias, que proveen de información relevante para estudios paleobotánicos y paleontológicos en general.

El cuaternario en la cuenca media se inicia con la Formación San Salvador, que es un depósito de paleocauce meándrico y facies de inundación (Iriondo & Kröhling, 2008). Esta formación es clave en el estudio de la aparente vinculación entre el río Uruguay y Paraná en el sudeste de la provincia de Corrientes durante fines del Plioceno bajo condiciones subtropicales húmedas (Iriondo & Kröhling, 2008). La Formación Hernandarias suprayace a la Formación San Salvador, representando un barreal generado bajo clima semiárido-árido muy probablemente en el Pleistoceno inferior (Iriondo & Kröhling, 2008).

La cuenca del río Uruguay carece de registros respecto al escenario del Pleistoceno Medio. Iriondo & Kröhling (2008) aluden a un período de erosión generalizada. La Formación El Palmar representa un período de actividad fluvial importante del río Uruguay, generado bajo un clima cálido y húmedo, en parte vinculado al estadio isotópico marino del Oxígeno 5a (EIO5a)

(Pleistoceno Superior; Iriondo & Kröhling, 2008; Kröhling, 2009). Esta unidad, predominantemente en facies de cauce y de llanura de inundación asociada, constituye la terraza alta del río Uruguay en el noreste y este de Entre Ríos.

De acuerdo a Iriondo & Kröhling (2008), las rocas clásticas del Mesozoico son la fuente directa e indirecta de gran parte de los sedimentos presentes en la región mesopotámica. De estas rocas provienen las arenas cuarzosas finas del Cuaternario de la Cuenca del río Uruguay. Asimismo habrían sido recicladas de rocas del Proterozoico a lo largo de varios ciclos de erosión.

El Holoceno en el área de estudio está caracterizado por la Formación Concordia, que forma la terraza inferior del río Uruguay. Esta unidad se compone de sedimentos finos en facies de inundación, con horizontes edáficos intercalados. Campos de dunas eólicas del Holoceno Tardío finalizan la columna cuaternaria de la región (Iriondo & Kröhling, 2008).

## II.2. ANTECEDENTES DE LA FORMACIÓN EL PALMAR

La Formación El Palmar fue definida por Iriondo (1980). Iriondo & Kröhling (2008) la describen como un depósito sedimentario generado por el río Uruguay, con importante desarrollo en la cuenca media (este de Entre Ríos y noroeste del Uruguay). Está compuesta por arena y gravas silíceas en matriz areno-arcillosa, de color rojo a ocre amarillento, con espesores típicos de 15 a 20 m. Los depósitos de canal están representados por estratos gravosos a arenosos, las facies de albardón e inundación corresponden a arenas limo-arcillosas. La mineralogía está dominada por sílice hidratada en los cantos rodados, cuarzo formando parte de arena y limo y caolinita entre los minerales arcillosos. Los clastos mayores presentan alta selección y madurez mineralógica. La mayor parte de los materiales que la componen derivan de areniscas cuarzosas y basaltos mesozoicos de la alta cuenca del Uruguay. El transporte desde el área fuente original fue largo y probablemente policíclico, ya que habrían sido reciclados de rocas del Proterozoico a lo largo de varios ciclos de erosión (Iriondo & Kröhling, 2008).

Según Iriondo & Kröhling (2008), en Brasil (SO del Estado de Santa Catarina y en el NO del Estado de Rio Grande do Sul), la Formación El Palmar aflora sobre la margen opuesta del río Uruguay constituyendo la terraza alta. Hacia el sur, afloran depósitos correlacionables en el NO de la República Oriental del Uruguay (Departamentos Salto y Artigas), constituyendo la terraza alta del río, de manera discontinua. Estos se reconocen como Formación Salto (Bossi, 1969). Esta unidad está constituida por arenas de tamaño variable, de color rojo a pardo amarillento, intercaladas con lentes de arcillas verdes y conglomerados que presentan leños permineralizados. El espesor máximo es de aproximadamente 20 m (Bossi, 1969). Iriondo & Kröhling (2008) registran la existencia de la Fm El Palmar/Salto formando una faja de cientos de metros a varios

kilómetros de ancho en la margen izquierda del Uruguay, desde la frontera Uruguay - Brasil hasta el río Dayman.

En efecto, la actual cuenca del río Uruguay acarrea una historia geológica heredada de períodos anteriores, sostenidos por las rocas cretácicas bien desarrolladas en la sección superior y media de la misma (Kröhling, 2009).

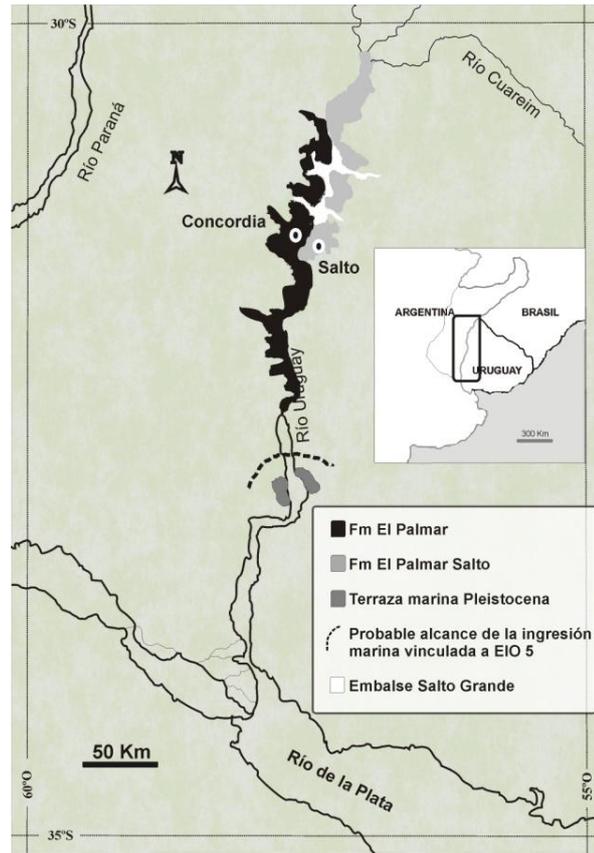
### II.3. LA FORMACIÓN EL PALMAR EN LA PROVINCIA DE ENTRE RÍOS

La Formación El Palmar (Fig. II.1) constituye una faja de varios kilómetros de ancho (hasta 15 km) depositada por el río Uruguay. Aflora en el sudeste de la provincia de Corrientes en las cercanías de la ciudad de Monte Caseros y en el este de la provincia de Entre Ríos hasta la ciudad de Concepción del Uruguay (Fig. III.1, 2), constituyendo allí la terraza alta (Iriondo & Kröhling, 2008; Kröhling, 2009).

La localidad tipo, definida por Iriondo (1980), se ubica a 1 km al sur de la desembocadura del arroyo El Palmar dentro del predio de la Administración de Parques Nacionales (APN) en el PN El Palmar (ver Fig. III.2), se complementa la información estratigráfica y sedimentológica con una serie de perforaciones de hasta *ca.* 8 m de profundidad realizadas por el autor de la unidad.

La unidad en Entre Ríos, está formada por arenas cuarzosas amarillentas a rojizas con un espesor aflorante que varía entre 3 y 12 m; contiene estratos lenticulares de cantos rodados y gravas de composición principalmente silíceas (en su mayor parte representados por calcedonia, ópalo y cuarzo; en forma subordinada aparecen clastos de areniscas y de basalto).

Las lentes formadas por cantos rodados, resultando más resistentes a la erosión, forman los sectores remanentes de la terraza en áreas muy disectadas, recibiendo el nombre local de “cerros”. Localmente, la Fm El Palmar presenta sedimentos con proporciones significativas de fracciones finas (limo-arcilla) y cemento ferruginoso que le otorga un color general ocre-rojizo a la unidad. La formación está poco consolidada y con variable grado de cementación, con claras diferencias entre el estado húmedo y seco debido a particulares características de los sesquióxidos de hierro. La unidad apoya en discordancia erosiva sobre basalto cretácico (Fm Serra Geral) o areniscas cretácicas (Formación Puerto Yerúa), carácter claramente observado en la localidad fosilífera “El Boyero” por Ferrero *et al.* (2007). Está cubierta localmente por sedimentos eólicos del Holoceno Tardío (Iriondo & Kröhling, 2008).



**FIGURA II.1.** Mapa de distribución de la Formación El Palmar en la provincia de Entre Ríos, Argentina y de la Formación Salto en la República Oriental del Uruguay (tomado de Kröhling, 2009).

En el área de trabajo, la Fm El Palmar (Fig. III. 2) representa una antigua llanura aluvial del río Uruguay en la que se distingue el paleocauce principal meandriforme, con 5 a 6 km de radio de curvatura y con ancho similar al cauce actual, aunque algo más divagante (Iriando & Kröhling, 2008).

La Formación El Palmar está ampliamente descrita en Iriando & Kröhling (2008) y en Kröhling (2009). En general, el límite occidental de esta faja fluvial es la Unidad Geomorfológica Superficie Feliciano-Federal (Iriando, 1980), compuesta por depósitos fluviales y palustres pliocenos a pleistocenos. Al sur de Concepción del Uruguay ( $32^{\circ}29'58''S$  y  $58^{\circ}13'50''O$ ) el paleorelieve de la Formación Fray Bentos (Terciario) pone fin a la depositación sedimentaria de la unidad en estudio.

A partir de afloramientos de canteras a cielo abierto ubicadas en el Parque Nacional, Kröhling (2009) describe una sección superior expuesta de la Fm El Palmar: representada por arena media cuarzosa de color ocre rojizo con denso moteado oliva grisáceo. En otro perfil cercano, la autora describe el depósito de canal: formado mayoritariamente por cantos rodados de menor tamaño y mejor seleccionados, presentando estratificación horizontal continua difusa en estratos medianos (de 0,20 a 0,30 m de espesor).

El río Uruguay, al abandonar la meseta basáltica e ingresar a la cuenca media, debido a un cambio en su perfil longitudinal y la geología del entorno, ha generado un depósito fundamentalmente psefítico (Fm El Palmar), que está compuesto por un sedimento gravoso mal seleccionado y contenido considerable de arena, masivo. El color es ocre-rojizo en el sector inferior de los perfiles aflorantes (1 a 1,50 m) y marrón amarillento en la parte superior de los mismos (de casi 2 m de potencia). La matriz fina está diferencialmente cementada por sesquióxidos de hierro. Los clastos tienen muy poca esfericidad y alta redondez. La parte superior de los afloramientos, de hasta 0,40 m de espesor, está formada por fragmentos de costra ferruginosa, incipientemente cementados por sesquióxidos de hierro (Kröhling, 2009).

Próximo a Santa Ana, junto al embalse de Salto Grande, la formación se caracteriza por presentar estratos horizontales finos formados por un sedimento con baja selección, cuya unidad clástica mayor está representada por cantos rodados (finos y algunos medianos, bien redondeados), silíceos, inmersos en arena cuarzosa media de color amarillo, que lateralmente pasa a arena cuarzosa media a gruesa con estratificación planar y con estratificación cruzada de bajo ángulo en algunos sectores. Los clastos de mayor tamaño (gravas y cantos rodados finos) se disponen en líneas horizontales discontinuas. Se trata de estructuras de fondo plano de alto régimen, deduciéndose velocidades de 2 a 3 m/s en el momento de la sedimentación (según el diagrama de Hjulström, 1935). Se intercalan algunas lentes de poco espesor, algunas formadas por arena bien seleccionada y localmente cementada por sílice, de color general marrón rojizo (Kröhling, 2009).

Entre las ciudades de Federación y Colón, la Formación El Palmar se caracteriza por la presencia de estratos lenticulares de cientos de metros de largo y escasos metros de espesor, compuestos por cantos rodados en matriz de arena gruesa a mediana, de color rojizo a ocre amarillento, presentando estratificación planar.

En la ciudad de Federación, Iriondo & Kröhling (2008) describen un perfil de perforación de 24 m de espesor que suprayace al basalto cretácico. De base a techo está constituido por facies de canal con 9 m de gravas, 2 m de arenisca, 7 m de gravas dispersas en matriz de arena y 7 m de gravas (Iriondo, 1980; Iriondo & Kröhling, 2008; Kröhling, 2009).

Perfiles de perforaciones próximos a Concordia indican espesores de la unidad entre 10 y 17 m. Esta se organiza en estratos lenticulares de hasta cientos de metros de largo y escasos metros de espesor, formados por cantos rodados y gravas pobremente seleccionados, con estratificación planar grosera e intercalaciones de arena media a gruesa. El tamaño de los rodados intercalados disminuye paulatinamente de norte a sur: desde grueso a fino, aumentando correlativamente la redondez. La matriz es persistentemente arcillosa en la parte superior de la formación (de 0,5 a 1,50 m de potencia) y arenosa en los aglomerados del resto. En un sector de la ciudad de Concordia (Fig. II.1; 31°21'S y 58°00'O), los afloramientos de la Fm El Palmar están representados por un depósito masivo de 1 m de espesor, formado por arena fina a media con importante cantidad de finos. El color es marrón rojizo, presentando variaciones al oliva grisáceo. Se intercalan guijas

finas (de 0,5 a 1,5 cm de diámetro), con redondez moderada (con presencia de clastos angulosos). En la base aflora el depósito de canal con características típicas, organizado en estratos finos a medianos y compuesto por gravas finas a medianas (los clastos tiene redondez alta; en general son de composición silíceo, con escasos rodados de basalto). El depósito es matriz soportado (arena fina cuarzoza conteniendo arcilla plástica de color rojo, con variaciones al ocre y amarillo) para esta sección. Se destacan la presencia de moldes de raicillas tapizados por una película negra (Kröhling, 2009).

En perfiles aflorantes naturales y artificiales cercanos a Concordia y de mayor potencia (2 m), los depósitos de canal de la unidad en análisis están dominados por arena cuarzoza fina a media, masiva o con laminación difusa. Contienen regular cantidad de arena gruesa con redondez alta a media, algunas guijas finas a gruesas de basalto alterado y escasos cantos rodados de calcedonia (frecuentemente partidos y presentando fracturas de impacto). El color general del depósito es ocre-amarillento, producto de la introducción de óxidos férricos; aparecen motas difusas de 1 a 3 cm de diámetro de color ocre rojizo y negro. El sedimento presenta algo de compactación en seco, siendo plástico en húmedo. Este depósito incluye estratos lenticulares finos y de contactos pocos definidos, compuestos por gravas medianas a gruesas y cantos rodados finos. Un perfil aflorante localizado en el parque municipal San Carlos de Concordia (1,20 m de potencia) está formado por un depósito de canal clasto soportado (gravas a cantos rodados finos), de color marrón. La petrología de los clastos está dominada por calcedonia y cuarzo, en forma subordinada por arenisca silíceo y basalto (Kröhling, 2009).

En Puerto Yeruá (Fig. II.1; 31°31'41"S y 58°01'O), la Fm El Palmar aflora en los 2,20 m superiores de la barranca del río Uruguay, sobreyaciendo en discordancia a las areniscas de la Formación Puerto Yeruá. La unidad en análisis está compuesta por un depósito gravoso bien seleccionado (guijas de composición silíceo y con alta redondez) y prácticamente suelto, con abundante matriz arenosa. El depósito de canal de alta energía de la Fm El Palmar está bien representado en una cantera junto al acceso a la localidad de Nueva Escocia (31°39'04"S y 58°01'17"O). Aflora allí con 5 m de espesor, compuesto por clastos silíceos de cantos rodados finos a medianos (relativamente baja cantidad de guijarros), bien redondeados, con matriz arenosa de color marrón rojizo. El depósito está en general organizado en estratos tabulares finos (de 0,20 a 0,30 m de espesor y de 10 a 15 m de extensión lateral), localmente conteniendo estratos lenticulares de espesores centimétricos, en general formadas por arena bien seleccionada con cementación silíceo diferencial y de color general marrón rojizo. Otras lentes presentan segregaciones de CaCO<sub>3</sub>. Un material residual de algunos centímetros de espesor culmina la secuencia (Kröhling, 2009).

Desde Ubajay (31°47'49"S y 58°18'03"O) hacia el sur, la Fm El Palmar contiene frecuentes bancos de arenisca silíceo de algunos decímetros a varios centímetros de espesor y varios metros cuadrados de superficie, que fueron originados por precipitación de sílice en cuerpos de arena limpia de la unidad (Kröhling, 2009).

Dos dataciones absolutas por termoluminiscencia (TL) fueron obtenidas por Iriondo & Kröhling (2008), con edades comprendidas en el Estadio Isotópico Marino del Oxígeno EIO5 (Pleistoceno Tardío) para la parte superior de la formación. La primera corresponde a la parte alta del perfil aflorante en la ciudad de Federación, con una edad de  $80.670 \pm 13.420$  años AP; y la segunda en la sección superior del perfil Salto, con una edad de  $88.370 \pm 35.680$  años AP.

Bajo las nóminas de "Formación Salto Chico" y "Formación Ubajay" (denominaciones informales de Gentili & Rimoldi, 1979), Aceñolaza (2007) se refiere de manera genérica a los depósitos aflorantes en perfiles del este de Entre Ríos. De acuerdo con Kröhling (2009), tales denominaciones informales consideran no sólo los depósitos pertenecientes a la Fm El Palmar sino también materiales correspondientes a una unidad litoestratigráfica diferente denominada Formación San Salvador (Iriondo & Kröhling, 2008; de edad Plioceno-Pleistoceno Temprano), las cuales no tienen contacto lateral ni vertical (ver detalles en Iriondo & Kröhling, 2007, 2008)

#### II.4. ANTECEDENTES PALEONTOLÓGICOS

El primer registro paleontológico del área de estudio y zonas adyacentes se atribuye a Charles Darwin, quien en el año 1833 recorrió gran parte de las provincias de Entre Ríos y Buenos Aires, colectando huesos de *Megaterio*, *Myiodon*, *Glyptodon* y maderas fósiles. Se suman a estos primeros registros los aportes de Alcides D'Orbigny (1842), quien recolectó y describió el esqueleto entero de un *Myiodon* procedente de las inmediaciones del río Paraná, haciendo mención a la presencia de troncos fósiles en unidades terciarias en perfiles aflorantes en la misma zona.

Toribio Ortiz (1888) en una gacetilla titulada "Paleontología de Entre Ríos" enlista un considerable número de registro faunístico para la provincia, entre ellos *Canis* sp aff. *jubatus*?, roedores, *Hydrochoerus*, *Lagostomus*, *Hydrochoerus* aff. *capybara* junto con restos de *Mastodon andium*, *Toxodon platensis*, *Palaeolama* y *Myiodon* estos últimos extraídos de las barrancas del arroyo Alcaraz. Aunque su trabajo profundiza en el registro fósil sin detallar edades geológicas, evidencia descripciones respecto a las características del sedimento donde fueron hallados. En base a esta información, Ferrero (2009) en su tesis doctoral brindó una posible correspondencia de esos sedimentos con diferentes unidades litoestratigráficas presentes en Entre Ríos.

Joaquín Frenguelli (1920) contribuye al estudio fósil de la Mesopotamia argentina dando a conocer la presencia de flora (impresiones foliares, fitolitos y troncos) en los depósitos sedimentarios del Cenozoico, principalmente aflorantes en las barrancas del río Paraná. Felix de Azara (1962) por su parte brinda información de presencia de flora fósil en afloramientos de las costas de los ríos Paraná y Uruguay.

El primer registro de un mamífero fósil en la Formación El Palmar fue asignado a *Stegomastodon platensis* Ameghino por Tonni (1987). Este material, hallado a pocos kilómetros de

la ciudad de Colón, confirma la Edad Mamífero Sudamericana (*South American Land Mammal Ages, SALMA's*) Lujanense (Pleistoceno tardío) para estos depósitos sedimentarios.

Ferrero *et al.* (2007) hallan 8 nuevos géneros para la Formación El Palmar. Los materiales proceden de la localidad fosilífera El Boyero (provincia de Entre Ríos) y corresponden a *Megatherium* Cuvier, *Myiodon* Owen, *Macrauchenia* Owen, *Toxodon* Owen, *Tapirus* Brünnich, *Equus* Linnaeus, *Morenelaphus* Carette, *Stegomastodon* Pohlig y *Antifer* Ameghino. Respecto a estos hallazgos, Brandoni *et al.* (2010) sugieren que la presencia de *Tapirus* cf. *T. terrestris* L. se vincularía con la existencia de bosques subtropicales húmedos o sabanas subtropicales asociados a cursos de agua permanente, en climas húmedos y cálidos. La asociación faunística integral de los taxa descriptos por Ferrero *et al.* (2007) infiere también un ambiente de pastizal. Además dichos autores reafirman la edad Lujanense (Pleistoceno tardío-Holoceno temprano) para esta asociación de vertebrados fósiles (Ferrero *et al.*, 2007; Ferrero, 2009; Brandoni *et al.*, 2010).

Los análisis morfométricos realizados por Brandoni *et al.* (2010) en ejemplares de *Myiodon darwini* Owen indicaron que el pequeño tamaño corporal estaría vinculado con condiciones de clima cálido en esta región. Los estudios basados en la distribución geográfica y estratigráfica de *Myiodon* (ver referencias en Brandoni *et al.*, 2010), indican que este género habría vivido en ambientes que estuvieron bajo climas fríos y áridos a semiáridos. Sin duda, estos registros estarían indicando altos niveles de tolerancia ecológica de la especie debido a su presencia en períodos glaciales e interglaciales, habitando zonas áridas a semi-áridas y frías hasta húmedas y cálidas, e incluso en ambientes fríos y de montañas.

Considerando el registro de paleofauna hasta el momento hallada en la Formación El Palmar y además de los hallazgos del Norte de Uruguay y los obtenidos en la Formación Touro Passo en el Sur de Brasil, Oliveira & Pereira (2009) y Ferrero (2013) sugieren una correlación paleobiogeográfica de los elementos, formando en conjunto un ecosistema equivalente ecológicamente.

Existen avances importantes sobre estudios paleobotánicos (paleoxilológicos en particular) referidos al Pleistoceno en la informalmente denominada Formación “Salto Chico” (Iriondo & Kröhling, 2007); allí se registraron Anacardiaceae, Fabaceae-Mimosoideae y Arecaceae (Lutz, 1979, 1980, 1984). Sin embargo, los primeros registros paleobotánicos para la Formación El Palmar (*sensu* Iriondo & Kröhling, 2008; Kröhling, 2009) corresponden a microfósiles silíceos y leños permineralizados (Brea, 1998; 1999; Brea & Zucol, 2000; 2001; Brea *et al.*, 2000, 2001a, 2001b; Zucol *et al.*, 2005; Patterer, 2012).

Uno de los principales aportes a las inferencias climáticas de la Formación El Palmar la realizó Zucol *et al.* (2005), quienes hallaron una asociación fitolítica constituida por estegmatas de Arecaceae y otros fitolitos afines a Poaceae (del tipo Panicoides), así como también Cyperaceae y Podostemaceae caracterizando claramente un ambiente subtropical húmedo y cálido, constituido

por bosques mixtos maduros (por la presencia de Anacardiaceae y Mimosoideae, según el registro de leños fósiles) y palmares.

Recientemente, un estudio detallado de las asociaciones fitolíticas y de una caracterización de los perfiles sedimentarios (Santa Ana, Concordia) de la Formación El Palmar fue realizado por Patterer (2012) (tesis doctoral). Los análisis fitolíticos indican la presencia de paleocomunidades compuestas principalmente por palmeras (familia Arecaceae), asociadas a un estrato herbáceo de gramíneas mega o mesotérmicas (Panicoideae, Chloridoideae y Danthonioideae), que definen pastizales de climas cálidos.

Patterer (2012) al registrar fitolitos con afinidad a angiospermas dicotiledóneas confirma la presencia de comunidades boscosas o arbustivas de requerimientos cálidos y húmedos. Asimismo, la alta frecuencia de espículas de espongiarios encontradas en algunos de los perfiles sedimentarios de la formación en estudio, sugiere un ambiente sometido a inundaciones.

Actualmente el registro paleoxilológico y de tallos de palmeras cuenta con una considerable lista paleoflorística. En esta tesis Doctoral se considera a la Formación Salto Chico y El Palmar como la misma siguiendo el criterio de Kröhling (2009). Por este motivo los registros de maderas fósiles estudiados por Alicia Lutz (1979) procedentes de las barrancas del río Uruguay se incluyen en este listado. Los primeros registros provienen del área de Concordia, donde describe dos especies fósiles afines a los géneros actuales *Parapiptadenia* Brenan y *Schinopsis* Engl., se trata de *Menodoxylon mesopotamiensis* Lutz y *Schinopsixylon heckii* Lutz, respectivamente, ambos hallados en el Arroyo Yuquerí. Más tarde, identificó estípites fósiles afines a la actual *Butia* y *Arecastrum* (Subfamilia Arecoideae) asignándola a *Palmoxylon concordiensis* (Lutz, 1980, 1986) y hallada en los arroyos Yuquerí y Mandisoví (Concordia) y *Palmoxylon yuqueriense* Lutz (Arroyo Yuquerí, Concordia), afín a la Subfamilia Coryphoideae y Arecoideae y estrechamente vinculada a *Trithrinax*. Los trabajos de Lutz (1980, 1984, 1986) permitieron identificar y describir en detalle estos materiales fósiles y realizar comparaciones detalladas con sus análogos modernos.

Hacia fines de los noventa y hasta la actualidad Brea (1998, 1999) y Zucol *et al.* (2005) identificaron en diferentes localidades fosilíferas de la Fm El Palmar numerosas especies fósiles, entre ellas *Laurinoxylon mucilaginosum* (Brea) Dupéron-Laudoueneix y Dupéron y *Laurinoxylon artabae* (Brea) Dupéron-Laudoueneix y Dupéron, dos Lauraceae afines a especies actuales que habitan regiones de bosques subtropicales y tropicales (Brea, 1998; Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005). Se suma a la lista de registro *Schinopsixylon heckii* Lutz en la localidad fosilífera Arroyo Caraballo y *Menodoxylon piptadiensis* Lutz en la localidad fosilífera de Punta Viracho, en Concordia (Brea, 1999).

La Formación El Palmar cuenta, también, con la presencia de especies asignadas a la familia Combretaceae (*Terminalioxylon concordiensis* Brea y Zucol) y una especie de Myrtaceae (*Eugenia* sp). Los análogos modernos de ambos componentes son característicos de las selvas higrófilas. Estos taxa, según la interpretación de Brea & Zucol (2001), se relacionan con un clima cálido a

templado-cálido y húmedo, conformando paleocomunidades arbóreas probablemente asociadas a llanuras de inundación de los principales ríos de la región (Brea & Zucol, 2001; Brea *et al.*, 2001a).

La localidad fosilífera del Parque Nacional El Palmar de la Fm El Palmar se destaca por poseer la única asociación fósil *in situ*, integrada exclusivamente por moldes de bases de palmeras asignadas a *Palmoxyton* sp. (Zucol *et al.*, 2005). Estos ejemplares de estípites, según estimaciones de diámetro, altura y por la presencia de estegmatas en sedimentos, serían afines a las poblaciones actuales de *Butia yatay* y se relacionan más estrechamente con los palmares abiertos (c. 100 individuos/ha) y semi-densos (c. 250 individuos/ha) actuales que habitan en el Parque Nacional El Palmar y regiones adyacentes (Zucol *et al.*, 2005).

Recientemente Brea *et al.* (2010) describieron cuatro nuevos taxones para esta unidad: *Mimosoxyton caccavariae*, *Prosopisinoxylon castroae*, *Amburanoxyton tortorellii* y *Holocalyxylon cozzoi*, todas pertenecientes a la familia Fabaceae. Además, citan la presencia de *Schinopsixylon herbstii*.

Aznarez (1945), en la República Oriental del Uruguay en la Formación Salto (correlacionable con la Formación El Palmar) describió una madera silicificada perteneciente a la familia Fabaceae, subfamilia Mimosoideae. Por su parte, Veroslavsky & Ubilla (2007) hallaron en dicha unidad aflorante, en el Departamento Salto, numerosos troncos fósiles de palmeras de hasta 70 cm de diámetro, reemplazados por minerales de hierro y sílice, algunos de ellos en posición de vida.



## CAPÍTULO III. MATERIALES Y MÉTODOS

Se realizó una amplia búsqueda de antecedentes respecto al tema que aborda esta Tesis Doctoral mediante la revisión bibliográfica disponible en la biblioteca del Laboratorio de Paleobotánica de CICyTTP-CONICET, del material bibliográfico facilitado por la Dra. Daniela Kröhling, material bibliográfico disponible en la Internet, la base de datos de la biblioteca electrónica del MINCYT y en las bibliotecas de Instituciones y Universidades Nacionales. De esta manera se reunieron antecedentes geográficos, geológicos y paleontológicos de la provincia de Entre Ríos y del área de estudio.

22

### III.1. ÁREA DE ESTUDIO

La cuenca del río Uruguay cubre una extensa área de 365.000 km<sup>2</sup>. En Brasil, la cuenca se extiende por los Estados de Santa Catarina y Rio Grande do Sul; el NO de la República Oriental del Uruguay, y en la Argentina ocupa el este del litoral argentino (García *et al.*, 2000; Iriondo & Kröhling, 2008).

Los estudios paleobotánicos realizados se circunscriben al análisis anatómico de maderas fósiles procedentes de la Formación El Palmar halladas en la cuenca media del río Uruguay (Fig. III.1), en el este de la provincia de Entre Ríos, Argentina.

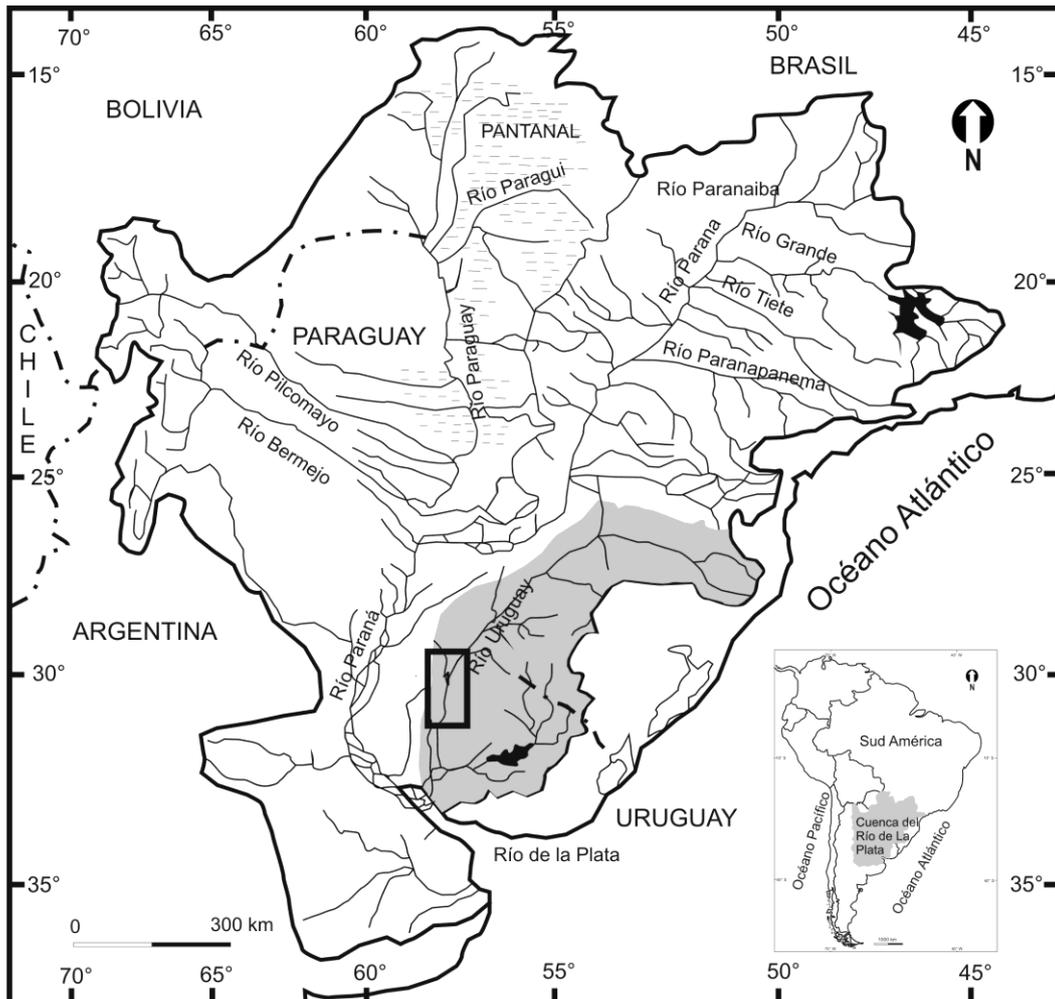
El área de estudio se enmarca dentro de la Unidad Geomorfológica Faja Arenosa del Río Uruguay, definida por Iriondo (1998). Este autor la caracteriza como una faja discontinua de pocos kilómetros de ancho en el borde oriental de la provincia de Entre Ríos, desde el límite con Corrientes hasta próximo a la ciudad de Gualeguaychú. Los materiales que componen dicha unidad geomorfológica corresponden predominantemente a arenas fluviales de la Formación El Palmar (Pleistoceno) y arenas eólicas de pequeños campos de dunas generados en el Holoceno tardío.

Entre Ríos se incluye en la región subtropical pero hacia el sur se observa una influencia transicional con el clima templado, con precipitaciones medias de 1200 mm/año en el este y 1000 mm/año en el oeste. La temperatura media anual varía entre 19 y 21°C en el límite norte y de 17°C en el sur (Saurral & Barros, 2009).

Las llanuras aluviales actuales del área de estudio forman bosques en galería, compuestos por una riqueza diversa de árboles, arbustos y epífitas, que se extienden también sobre las márgenes de arroyos tributarios (Iriondo & Kröhling, 2008). El río Uruguay tiende a tener una temperatura del aire superior a la del ambiente que lo rodea debido al calor transportado desde el norte, esto hace que la vegetación esté caracterizada como un bosque tropical que contrasta con las hierbas en las colinas contiguas. No obstante, esta característica va disminuyendo en diversidad hacia el sur, es decir hacia el complejo litoral inmediato (Ruiz Selmo *et al.*, 2007; Iriondo & Kröhling, 2008; Batista *et al.*, 2014).

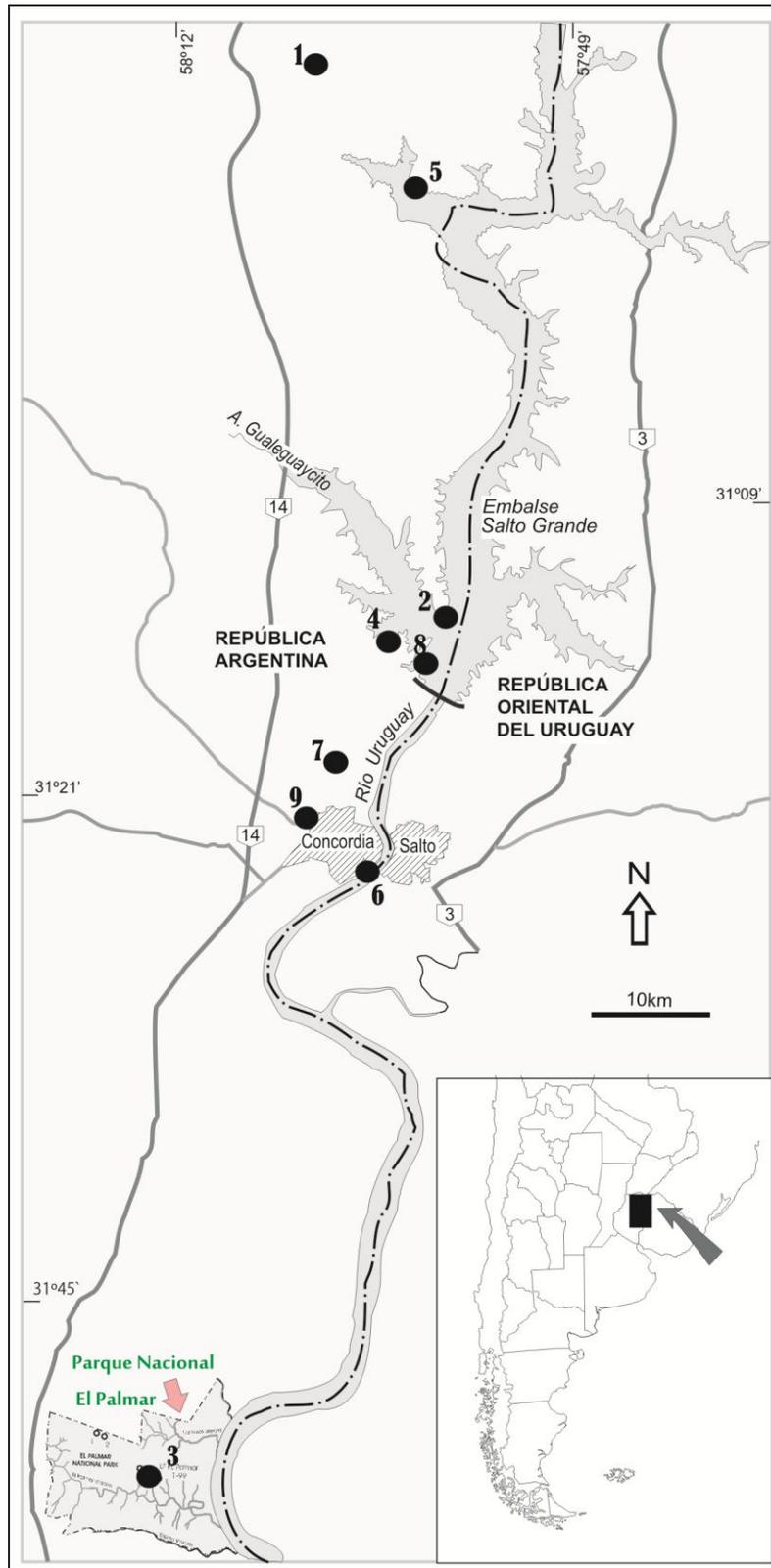
El cauce actual del río Uruguay en la cuenca media mantiene el diseño de meandros encajados flanqueados por la terraza inferior. En los tramos en que el río actual los corta o el rumbo coincide con el antiguo, sus sedimentos aparecen en forma de terraza. La terraza alta, constituida por la Fm El Palmar, aparece en forma bastante continua a lo largo del río. Pueden observarse grandes lóbulos meándricos en ambas márgenes de la faja actual; éstos miden varios kilómetros de longitud de onda y de 1 a 4 km de ancho (Kröhling, 2009).

El color general rojo a amarillo del sedimento que compone la terraza alta del río Uruguay indica movilización generalizada de sesquióxidos de hierro hasta una latitud que actualmente se encuentra por lo menos a 300 km al sur del clima tropical. Restos vegetales silicificados de árboles tropicales son con frecuencia hallados en el depósito sobre ambas márgenes del río Uruguay (Kröhling, 2009).



**FIGURA III.1.** Mapa geográfico de la cuenca del Plata, con ubicación de la cuenca del Uruguay (sombreado en gris). El recuadro indica el área de estudio en la provincia de Entre Ríos, Argentina (modificado de García *et al.*, 2000 y Brea & Zucol, 2011).

La Fig. III.2 indica la ubicación de los diferentes sitios de prospección del material fósil, todos en la provincia de Entre Ríos. También se enmarca dentro de ellos el área que ocupa el Parque Nacional El Palmar (3), lugar donde se describió el perfil tipo de la formación.



**FIGURA III.2.** Ubicación geográfica de los sitios de muestreos 1, Arroyo Chajarí; 2, Salto Grande; 3, Parque Nacional El Palmar; 4, Península Gregorio Soler; 5, Santa Ana; 6, Concordia; 7, Colonia Ayuí; 8, Punta Viracho; 9, Arroyo Yuquerí.

### III.2. FITO GEOGRAFÍA DE LA PROVINCIA DE ENTRE RÍOS

En la provincia convergen diversas formaciones florísticas y diversos tipos de suelos; esta heterogeneidad hace que la región Mesopotámica sea una de las áreas más megadiversas de la Argentina, siendo importante desde el punto de vista económico y biológico. Muñoz (2009) destaca la presencia de una gran riqueza de las leguminosas, gramíneas y compuestas.

La cuenca media del río Uruguay forma parte de la Provincia Fitogeográfica Paranaense propuesta por Cabrera (1976); en ella se encuentra asociaciones de grandes árboles como *Salix humboldtiana* Willd., *Zanthoxylon hyemale* (L.) Sarg., *Erythrina crista-galli* L., *Myrsine laetevirens* (Mez) Arechav., *Sideroxylon obtusifolium* (Humb. ex Roem. y Schult.) T.D. Penn., *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk., *Sebastiania brasiliensis* Spreng., *Sapium haemospermum* Mull., *Blepharocalyx salicifolia* (Kunth) O. Berg, *Schinus longifolius* (Lindl.) Speg., *Scutia buxifolia* Reiss., *Terminalia australis* L., *Ruprechtia laxiflora* Meisn. e *Inga vera* Willd. Acompañan a esta formación florística estratos más bajos de arbustivos, herbáceas y lianas. Particularmente la selva ribereña del río Uruguay es más rica florísticamente en comparación con la del río Paraná (Muñoz, 2009; Gangenova *et al.*, 2012; Batista *et al.*, 2014).

Oakley *et al.* (2005) describieron detalladamente una extensa región denominada “Gran unidad natural Paranaense” (Sur de Brasil, Este de Paraguay y Noreste de Argentina), en la que se enmarca el área depositacional de la Formación El Palmar. Esta zona se caracteriza por la presencia de selvas y bosques subtropicales acompañados por sabanas dominadas por gramíneas megatérmicas de *Andropogon lateralis* Nees. Los bosques hidrófilos que conforman bosques en galerías a lo largo de ríos y arroyos en las regiones del Chaco Oriental y del Espinal Nororiental fueron considerados por estos autores como inclusiones de la Eco-región Paranaense.

La vegetación se caracteriza por un mosaico de comunidades arbóreas, arbustivas y herbáceas que se disponen en el espacio de acuerdo a la duración del período que permanecen inundadas por las aguas de las crecidas. Donde el agua permanece menos tiempo (comúnmente en los albardones), dominan los bosques, los cuales pueden ser monoespecíficos y representados por especies colonizadoras en albardones recientemente formados o sobre bancos de arena en el cauce principal. Estos bosques incluyen especies de *Tessaria integrifolia* Ruiz y Pav., y *Salix humboldtiana*. También existen bosques pluriespecíficos en albardones antiguos, con suelo consolidado, siendo las especies más comunes *Nectandra angustifolia* (Schrad.) Nees y Mart., *Eugenia uniflora* L., *Ruprechtia laxiflora* Meisn., *Pouteria gardneriana* (A. DC.) Raadlk., *Terminalia triflora* (Griseb.) Lillo, *Tabernaemontana catharinensis* A. DC., *Albizia inundata* (Mart.) Barneby y J.W. Grimes, *Inga vera* Willd. subsp. *affinis* (DC.) T.D. Penn todas de linaje paranaense. Donde el agua de inundación permanece por más tiempo se desarrollan comunidades herbáceas, tales como los extensos pajonales de *Panicum prionitis* Nees, y en los ambientes donde

la presencia del agua es casi permanente la vegetación está constituida por comunidades de hierbas hidrófitas como *Cyperus giganteus* Vahl., *Typhas* sp. entre otras (Muñoz *et al.*, 2005, 2010).

### III.3. CAMPAÑAS DE PROSPECCIÓN A CAMPO, RECOLECCIÓN PALEOBOTÁNICA

#### III.3.1 Campañas de prospección a campo

Las tareas desarrolladas en el campo incluyeron la prospección a diferentes sitios donde aflora la Formación El Palmar en la provincia de Entre Ríos (perfiles de canteras en explotación y barrancas de ríos y arroyos). Se circunscribieron las localidades fosilíferas de Punta Viracho, Parque Nacional El Palmar, Península Gregorio Soler, Santa Ana, Concordia, Colonia Ayuí, Salto Grande, Arroyo Yuquerí y Arroyo Chajarí (ver Fig. III.2), sitios donde los leños fósiles fueron hallados y coleccionados. En las localidades fosilíferas Parque Nacional El Palmar (Cap. IV, Fig. IV.2), Santa Ana (Fig. IV.5), Concordia (Fig. IV.8), Península Gregorio Soler (Fig. IV.11 y Punta Viracho (Fig. IV.14), fueron levantados los perfiles sedimentarios con la finalidad de ubicar los niveles fosilíferos. Cada nivel fosilífero fue descrito cuali-cuantitativamente para establecer las características de sepultura. Se tomaron los siguientes datos: tipo de órgano preservado, orientación, fragmentación y grado de autoctonía (Kidwell *et al.*, 1986).

En las prospecciones a campo se realizaron búsquedas de fósiles en perfiles expuestos, de manera de obtener un registro tridimensional de las piezas y recabar información de carácter tafonómico (Mc Donald & Jefferson, 1985; Kidwell *et al.*, 1986). De acuerdo a Mc Donald & Jefferson (1985) la disposición (perpendicular o paralela respecto a la corriente fluvial) de los fósiles hallados en los estratos fosilíferos presentaran características heterogéneas una de otra dependiendo del nivel de desgaste superficial del ejemplar-muestra. En sentido directo, las observaciones detalladas de las características de los ejemplares fósiles encontradas en los estratos determinan también la energía de la corriente fluvial. Incluye al análisis de Mc Donald & Jefferson (1985), otras variables como carga de material sólido en la corriente, pues influyen en el desgaste por fricción y colisión del material fósil.

Para el material colectado en campo, en cuanto fue posible, se registró el posicionamiento de los fósiles antes de su extracción; en laboratorio se desarrolló un análisis respecto al desgaste y tamaño de los ejemplares, clasificando al material en alóctono (a los que presentaron mayor desgaste) y parautóctono (al material que mostró menos desgaste exomorfológico, Cap. III, Tabla 1).

En el campo, se registraron las características geológicas generales, se localizaron y registraron con GPS los perfiles sedimentarios, se identificaron los contactos entre las formaciones aflorantes en los perfiles muestreados, se realizaron las descripciones de atributos litológicos e

identificación de estructuras sedimentarias. Se fotografiaron las características relevadas de cada estrato fosilífero en los diferentes perfiles.

Las prospecciones se desarrollaron durante los años 2011 y 2012. En todos los casos se buscó siempre recopilar cantidad de material representativo. Los materiales colectados fueron etiquetados con datos básicos como ubicación del estrato fosilífero en los perfiles, calidad de la preservación, etc.

Es importante destacar que en el Parque Nacional El Palmar se tomaron muestras de arenas finas de la parte superior aflorante de la Fm El Palmar a fin de enviarlas al extranjero para obtención de dataciones absolutas por la técnica de OSL (Optical Stimulated Luminescence). Las muestras fueron enviadas al Laboratorio de Espectrometría Gama e Luminescência (LEGAL) INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS – Universidade de São Paulo. Código LEGaL de la muestra L0090.

También se realizó reconocimiento de los sitios de procedencia de las muestras fósiles del Museo de Antropología y Ciencias Naturales de Concordia para su análisis xilológico.

#### **III.4. COLECCIONES ESTUDIADAS Y TRATAMIENTO METODOLÓGICO DE LOS EJEMPLARES FÓSILES**

En ésta Tesis Doctoral se estudiaron y asignaron los materiales fósiles provenientes de la Formación El Palmar de la colección del Laboratorio de Paleobotánica del CICyTTP-CONICET, reunidos oportunamente por Mariana Brea y Alejandro Zucol en campañas previas realizadas en la década del 90. Asimismo se incorporaron al análisis taxonómico ejemplares fósiles del Museo de Antropología y Ciencias Naturales de Concordia, que fueron cedidos por préstamos para su estudio por la Directora Cristina Vassallo de Cettour.

Los ejemplares que presentaron una preservación escasa a nula de su estructura anatómicas fueron descartados el estudio.

Como se mencionó algunos párrafos arriba, para la clasificación tafonómica de las comunidades vegetales como alóctonas, parautóctonas y autóctonas se tuvieron en cuenta las características exomorfológicas del material fósil, lugar de recolección, grado de rodamiento y desgaste en procesos abrasivos siguiendo la clasificación de Kidwell *et al.* (1986). Asimismo se utilizó la metodología desarrollada por Mc Donald & Jefferson (1985) para obtener y definir las características de los ejemplares puestos en análisis. Estos autores basaron sus estudios sobre ensayos en laboratorio de transporte de madera en diferentes condiciones y velocidades de corrientes de aguas, y sus características resultantes.

En la Fig. III.3 y Fig. III.4 se pueden observar las características externas de diferentes leños de origen parautóctonos y alóctonos, respectivamente. Los resultados obtenidos por observación

muestran diferentes grados de desgaste y diferencias considerables respecto a las dimensiones de los leños fosilizados.

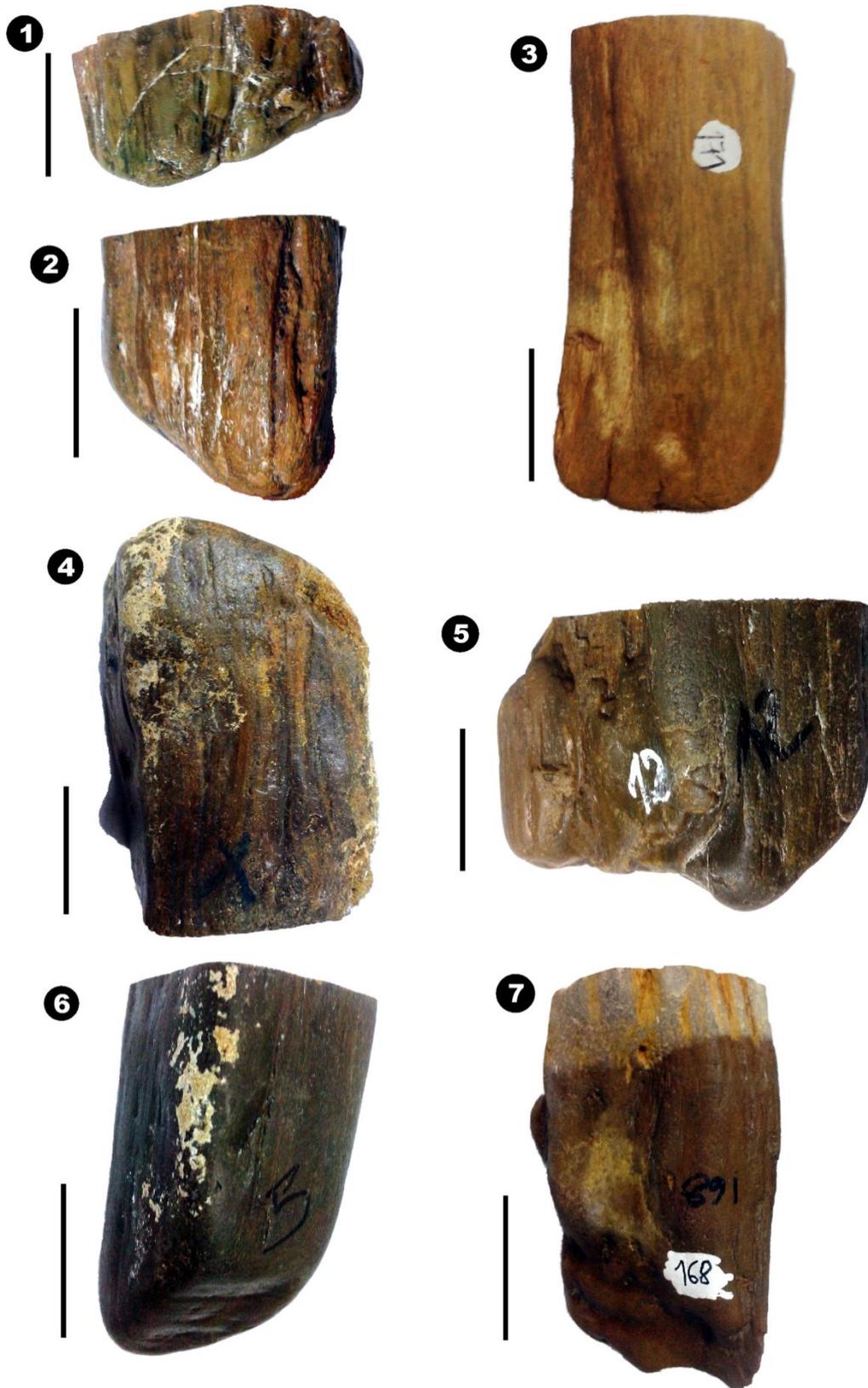
Otra de las causas que llevo a hacer un análisis macroscópico de los ejemplares fósiles fue la presencia de cantos rodados finos a medianos y gravas de composición predominantemente sílice conformando estratos lenticulares de decenas de metros de largo inmensos en un depósito arenoso. Estas lentes localmente corresponden a rellenos de cauce de alta energía y de elevada turbulencia (Kröhling, 2009). Los cantos rodados de la Formación El Palmar tienen alta redondez lo cual indica que tuvieron un proceso de transporte prolongado (mayor redondez, más tiempo de transporte y mayor desgaste). El tamaño de los rodados intercalados disminuye paulatinamente de norte a sur en el área tipo de la formación: desde grueso a fino, aumentando correlativamente la redondez (Iriando & Kröhling, 2008).

Sitios de muestreos	Nro. de ejemplares	Paraautóctono	Alóctono	Indeterminado
Arroyo Chajarí	1	1		
Arroyo Yuquerí	22	17	1	4
Colonia Ayuí	1	1		
Colonia Argentina	1	1		
Concordia	9	6	3	
Parque Nacional El Palmar	5	5		
Península Gregorio Soler	2	1	1	
Punta Viracho	6	3	3	
Salto Grande	2	2		
Santa Ana	13	6	7	

**TABLA III.1** Número de ejemplares por sitios de muestreo y origen tafonómico.



**FIGURA III.3.** Leños fósiles de origen parautóctono de la Formación El Palmar 1, CIDPALBO-MEG 127; 2, CIDPALBO-MEG 141; 3, CIDPALBO-MEG 129; 4, CIDPALBO-MEG 144; 5, CIDPALBO-MEG 139; 6, CIDPLABO-MEG 120. Escala gráfica = 10 cm.



**FIGURA III.4.** Leños fósiles de origen alóctono de la Formación El Palmar 1, CIDPALBO-MEG 114; 2, CIDPALBO-MEG 116; 3, CIDPALBO-MEG 156; 4, CIDPALBO-MEG 108; 5, CIDPALBO-MEG 113; 6, CIDPALBO-MEG 110; 7, CIDPALBO-MEG 153. Escala gráfica = 3 cm.

### III.5. ANÁLISIS EN LABORATORIO DEL MATERIAL FÓSIL

Los ejemplares analizados en este trabajo fueron descritos e identificados taxonómicamente, la buena preservación de numerosas ejemplares permitió determinaciones a nivel específico. En todos los casos se procuraron descripciones completas, incluyendo aspectos cuali y cuantitativos a fin de aportar una amplia información respecto a la anatomía de la madera.

En conjunto, el material fósil obtenido presenta preservación de las estructuras correspondientes al xilema secundario de especies arbóreas. La fosilización se produjo por mineralización silícica. El procesamiento de las muestras consistió en la obtención de preparados microscópicos, a través de servicios de Terceros. El Geol. Ricardo Ponti realizó los cortes delgados estándares de la madera para la obtención de los caracteres anatómicos de cada ejemplar.

Se obtuvieron entre 3 y 6 preparados microscópicos de cada ejemplar en sus cortes característicos (corte transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial). Los cortes delgados se realizan con una cortadora con cuchilla de diamante y una pulidora para realizar el proceso de desgaste progresivo utilizando carborundo de silicio. Luego el material es montado sobre un portaobjetos con resinas sintéticas. Las muestras microscópicas tienen un espesor aproximado de 40  $\mu\text{m}$  (*i.e.* Hass & Rowe, 1999).

De cada ejemplar se tomaron entre 25 y 40 mediciones de los elementos diagnósticos, con el fin de disminuir el error en los valores promedios. La medición y recuento de los elementos anatómicos fueron realizados a través de dos microscopios ópticos Nikon Labophot y Nikon Eclipse E200, las microfotografías fueron capturadas por una cámara digital Nikon Coolpix S4.

Parte del material estudiado forma parte de la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP-CONICET, Diamante, Entre Ríos. Los acrónimos utilizados son CIDPALBO-MEB para el material megascópico y CIDPALBO-MIC para el material microscópico.

Un número importante de ejemplares estudiados pertenecen a la colección Paleobotánicas del Museo de Antropología y Ciencias Naturales de Concordia, de la provincia de Entre Ríos. Los acrónimos utilizados son MACNC-Pb seguido por su respectivo número de colección (ver Anexo 1).

### III.6. IDENTIFICACIÓN TAXONÓMICA Y ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

La metodología utilizada para la identificación de especies a partir de los fósiles es la misma que se aplica sistemáticamente en las ciencias naturales básicas. Consiste en la descripción de los elementos diagnósticos según el tipo de fósil que se dispone (descripción, diagnosis, determinación, comparación, clasificación, ilustración).

En las descripciones de los ejemplares se indica primeramente las características cualitativas seguida de sus medidas expresadas en promedios de 25 o más medidas (como se mencionó párrafos arriba), en todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínimas y máximas del rango de distribución.

Para las descripciones anatómicas de las maderas de angiospermas y gimnospermas se siguieron los criterios sobre la terminología propuesta por los glosarios de términos de la Asociación Internacional de Anatomistas de Maderas (IAWA Committee, 1989, 2004).

Se usaron las clasificaciones standard de Chattaway (1932) y Kribs (1935), la recopilación bibliográfica de Gregory (1994), el listado de taxones fósiles de leños de angiospermas de Gregory *et al.* (2009), las descripciones de maderas actuales de Metcalfe & Chalk (1950), Cozzo (1951), Tortorelli (1956), Evans *et al.* (2006), las bases de datos, especializadas en el tema, disponible en Internet (Richter & Dallwitz, 2000; InsideWood 2004).

El análisis sistemático-filogenético permite vincular los taxones fósiles con los taxones naturales (Baas & Zweyffening, 1978; Baas *et al.*, 1988; Gasson, 1994, 1996; Crane *et al.*, 2004; Olson, 2005; Fougère-Danezan *et al.*, 2010; APG III, 2009). En el capítulo de Sistemática Paleobotánica (Cap. IV) se realizó un cuidadoso análisis e interpretación de los parentescos filogenéticos de las familias involucradas.

En las descripciones de las angiospermas monocotiledóneas se siguió la terminología de diversos autores, entre ellos Tomlinson (1961), Tomlinson *et al.* (2011) y Thomas & de Franceschi (2013).

Durante los años 2012 y 2013 se visitó y revisó material de referencia actual en la xiloteca de la Cátedra de Dasonomía, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta, dirigida por la Dra. Mirta Terám; también se consultó la xiloteca de la Facultad de Ciencias Exactas de la Universidad Nacional de La Plata dirigida por la Dra. Stella M. Rivera. El material actual fue utilizado como material de referencia con la finalidad de ajustar con mayor precisión las asignaciones del material fósil.

### III.6.1 Análisis paleofitogeográfico e interpretaciones paleoecológicas y paleoclimáticas

Se estudiaron un total de 62 ejemplares, 7 gimnospermas afines a Podocarpaceae, 49 ejemplares asignados a Eudicotiledoneae y 6 indeterminados.

La preservación de los leños fósiles afines a Podocarpaceae de la Formación El Palmar permitió utilizar el Método de Falcon-Lang (2000, 2003) que consiste básicamente en obtener una *cumulative algebraic sum of eachcell's deviation from the mean curve* (curva CSDM). La aplicación de este tipo de técnicas permite inferir los hábitos de vida de los ejemplares analizados. Se trabajó con cinco incrementos de anillos, requisitos mínimos propuestos por el autor a fin de

controlar, disminuir y estabilizar el error estándar. El resultado del mismo es discriminar especies perennes y especies caducifolias utilizando las características anatómicas de los anillos de crecimiento anual, brindado de esta manera datos paleoecológicos de interés a fin de concretar los objetivos propuestos en la Tesis.

Al observar microscópicamente la madera, en corte transversal, se aprecia una discontinuidad entre células del leño tardío de un anillo y las células del leño temprano del anillo siguiente, a esta sección la denominaremos "límite de anillo". El término "incremento de anillo" se refiere a la sección comprendida entre los dos límites de anillos adyacentes (Falcon-Lang, 2003). Sólo fueron examinados los incrementos de anillo mayores a 30 células de amplitud (Falcon-Lang, 2000a; Bodnar & Artabe, 2007).

A lo largo de cada incremento, se midieron los diámetros radiales de las traqueidas sucesivas, de cinco filas radiales vecinas. Se obtuvieron los valores medios de los diámetros de cada fila tangencial, los que fueron representados en una curva. Estos valores fueron utilizados para calcular la suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de los diámetros promedios de cada fila tangencial respecto del promedio total de los diámetros del incremento del anillo considerado, estos valores fueron representados gráficamente como una curva tendiente a cero en un eje de coordenadas cartesianas (curva CSDM = *cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean*). De estos datos se calcularon cuatro parámetros:

- 1) porcentaje de desviación de la curva.
- 2) porcentaje de leño tardío.
- 3) porcentaje de disminución celular.
- 4) índice de marcado de anillo.

El porcentaje de desviación (1) fue determinado de acuerdo al método de Falcon-Lang (2000b). El porcentaje de leño tardío (2) fue calculado usando el método desarrollado por Creber & Chaloner (1984). Se consideró la posición del límite leño temprano/leño tardío en el punto en que la curva CSDM tiende por última vez a cero. El porcentaje de disminución deriva (3) del cálculo de la diferencia entre el diámetro celular radial máximo y el mínimo en cada incremento de anillo, y la división de ésta por el diámetro celular máximo (Falcon-Lang, 2000a). El índice de marcado de anillo (4) fue establecido como el producto porcentual entre el porcentaje de leño tardío y el porcentaje de disminución (Falcon-Lang, 2000b).

Determinados caracteres anatómicos de una asociación de leños fósiles pueden ser utilizados para determinar condiciones ambientales. Este método para inferir parámetros climáticos es conocido en la literatura como "*multivariate anatomical analysis*" (Wiemann *et al.*, 1998, 1999). Cinco variables climáticas se obtiene mediante este método: temperatura media anual (MAT), rango de temperatura media anual (MART), temperatura del mes más frío (CMMT), precipitación media anual (MAP) y duración de la estación seca (DRY) (Wiemann *et al.*, 1998a, b, 1999, 2001;

Poole *et al.*, 2005). Este análisis solo fue aplicado para los ejemplares que presentaron carácter parautóctono, a fin de caracterizar los ambientes más próximos al área de estudio.

Cada valor promedio sometido a las ecuaciones de regresión de Wiemann *et al.* (1998a, b, 1999) se obtuvo a partir de las mediciones promedio de los caracteres de las especies fósiles en análisis. En el análisis se incluyeron todas las fórmulas de transformación arcoseno desarrolladas por el autor para poder hacer una comparación detallada de sus valores resultantes, las ecuaciones se las expresa así:

- (1)  $MAT = 13,40 - 0,250(\text{spir}) + 0,637(>10\text{ser}) + 0,255(\text{het}4+) + 0,416(\text{stor}) - 0,213(\text{abs})$
- (2)  $MART = 4,16 + 0,319(\text{spir}) + 0,135(<100 \mu\text{m}) - 0,373(>10\text{ser}) - 0,154(\text{het}4+)$
- (3)  $CMMT = 9,91 - 0,355(\text{spir}) - 0,098(<100 \mu\text{m}) + 0,845(>10\text{ser}) + 0,368(\text{het}4+) + 0,528(\text{stor}) - 0,210(\text{abs})$
- (4)  $MAP = -6,06 + 6,332(\text{sept}) + 7,901(\text{abs})$
- (5)  $DRY = 6,81 - 0,186(\text{mult}) - 0,122(\text{sept})$
- (9)  $MAT = -4,30 + 34,14(\text{para})$
- (10)  $MAT = 21,70 + 38,23(\text{stor}) - 20,29$
- (11)  $MAT = 27,82 - 15,16(<100\mu\text{m}) + 24,17(\text{stor})$
- (12)  $MAT = 24,78 + 36,57(\text{stor}) - 15,61(\text{marg}) - 16,41(\text{abs})$
- (14)  $MAT = 30,47 - 19,39(\text{homo}) + 35,35(\text{stor}) - 19,27(\text{abs})$
- (15)  $MAT = 17,07 + 25,23(\text{stor}) - 23,17(\text{abs}) + 1,79(\text{sept})$
- (16)  $MAT = 6,25 + 27,15(\text{mult}) - 15,72(\text{spir}) - 21,83(<100\mu\text{m}) + 16,88(\text{rp}) + 33,43(\text{para})$

Referencias: (mult) A = vasos con perforaciones múltiples; (spir) B = engrosamientos espiralados en vasos; (<100  $\mu\text{m}$ ) C = media del diámetro tangencial menor a 100  $\mu\text{m}$ ; (sept) D = fibras septadas; (>10ser) E = radios comúnmente de más de 10 células de ancho; (het4+) F = radios heterocelulares con 4 o más células cúbicas; (stor) G = radios estratificados; (abs) H = parénquima axial ausente o raro; (marg) I = parénquima marginal; (rp) J = porosidad circular; (para) K = parénquima paratraqueal; (homo) L = radios homocelulares.

Dos ecuaciones (ecuaciones 12 y 15) son consideradas las mejores para estimar la MAT, sobre la base que responden como buenos estimadores de MAT en los sitios actuales puestos a prueba (Wiemann *et al.*, 1999, 2001). Estos métodos fisonómicos de maderas son más apropiados para determinar paleotemperaturas (MAT), y no poseen el mismo nivel de precisión en la determinación de los niveles de precipitación (MAP). El tamaño muestral recomendado por Wiemann *et al.* (1998) es de 20-25 tipos diferentes de maderas, para el análisis en esta Tesis Doctoral se incluyen 26 leños fósiles.

Los Índices de Vulnerabilidad (V) y de Mesomorfía (M) se calcularon con las fórmulas desarrolladas por Carlquist (1977) para obtener inferencias ecológicas de los leños parautóctonos.

El Índice de V se utiliza como un indicador de la conductividad hídrica. Valores inferiores a la unidad indica una mayor capacidad para soportar el estrés de agua o congelación. Cuanto más alto sea el valor del diámetro de vasos menor será su densidad por mm<sup>2</sup> y más grande será el valor de V, es decir menos resistentes a la embolia (esto es eficiencia en la conducción hídrica). Valores superiores a 200 en M denotan estructura de madera mesomórfica, cuando los valores de M se acercan a la unidad indican que la especie en estudio presenta carácter xeromórfico (Carlquist, 1977, 2001).

Si la densidad de los vasos es muy alta el índice de V es pequeño, ello supone estar en presencia de una especie resistente a la embolia, se dice que la especie asegura la conductividad de sustancias por el sistema de conducción (seguridad de la conducción hídrica).

Los datos cualitativos y cuantitativos de los ejemplares usados para el análisis son: diámetro tangencial de los vasos, número de vasos por mm<sup>2</sup>, longitud de elemento de vaso y la porosidad (Carlquist & Hoekman, 1985; Wheeler & Baas, 1991, 1993; Lindorft, 1994; Woodcock, 1994; Moglia & Giménez, 1998; Parra, 2009).

Las inferencias paleobiogeográficas fueron establecidas mediante el método del análogo moderno o pariente actual más cercano (NLR o *Nearest Living Relative*) propuesto por Mosbrugger (1999), el cual se considera una herramienta importante para el análisis paleoecológico, paleoclimático y paleogeográfico de las asociaciones fósiles. Este método se basa en el supuesto que las inferencias climáticas o ecológicas de un taxón o un conjunto de fósiles son similares a las de su pariente vivo más cercano.

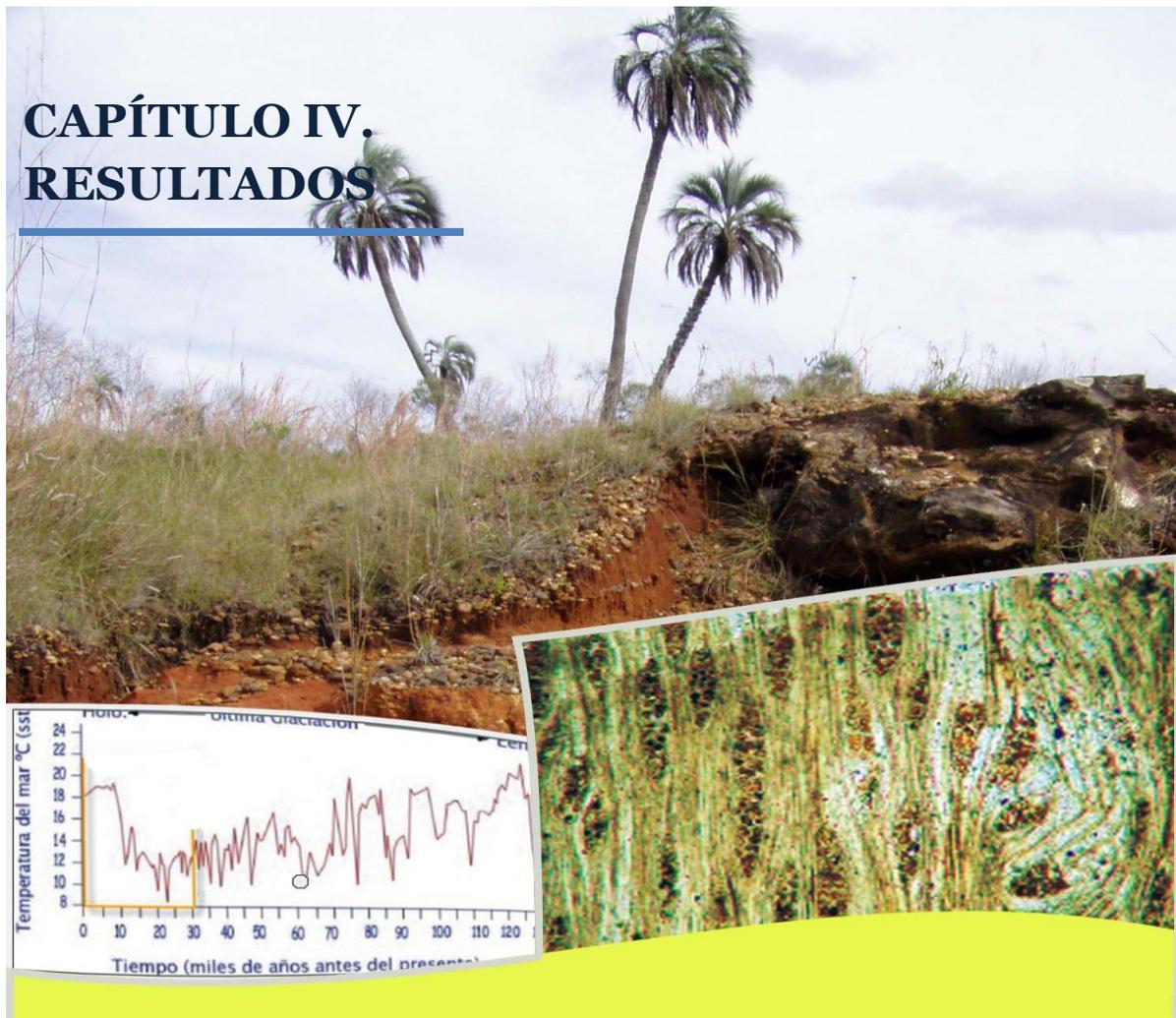
El método *Coexistence Approach* (CA) de Mosbrugger & Utescher (1997) y Utescher *et al.* (2014) considera a la flora observada en su conjunto y proporciona datos cuantitativos para diversos parámetros climáticos tales como MAT (Temperatura media anual) y MAP (Precipitación media anual), los que se desprenden de un intervalo de coexistencia (Cap. IV, Fig. 81, 82). Para la obtención de un intervalo es necesario tener el NLR para cada fósil, los autores recomiendan un mínimo de 10 taxa para una mejor resolución. Cada taxón debe contar con sus respectivos datos de requerimientos climáticos o tolerancia derivados de la actual área de distribución de los NLRs, asumiendo que los taxa modernos viven en un lugar dentro de su tolerancia mínima y máxima con respecto a los parámetros climáticos.

Posteriormente se genera un diagrama con los parámetros de todos los NLRs y se extrae el intervalo de coexistencia. Estos parámetros de la asociación son obtenidos como un rango de tolerancia. Las localidades fosilíferas Santa Ana y Arroyo Yuquerí presentaron entre 10 y más ejemplares identificados. Por lo tanto, en estas dos localidades se utilizó el método de Mosbrugger & Utescher (1997). La efectividad del método depende del número de taxones evaluados cuanto más grande sea el número de taxones mejor definición del análisis se obtendrá (Jordan, 1997; Mosbrugger, 1999).

La recopilación de información respecto a los requerimientos climáticos y la fitogeografía de los NLRs sirvieron para elaborar una matriz básica de datos (Tab. IV. 46, 47), la cual ofrece información de las especies actuales el hábito, su ecología, entre ellos sus valores máximos y mínimos de tolerancia climática.

Este método es muy útil para detectar las condiciones climáticas de la asociación fosilífera. Puede ocurrir que los NLRs no convivan actualmente o incluso que la situación climática reconstruida no tenga correspondencia total con la actual. La ventaja del método es que no es preciso encontrar flora actual comparable a la flora fósil identificada, permite en cambio construir escenarios mediante la interacción específica de los taxones en juego (Mosbrugger & Utescher, 1997; Böhme *et al.*, 2007; Sakala, 2007; Sun & Li, 2012; Utescher *et al.*, 2014). Otra de las ventajas es que solo considera presencia del taxón, no abundancia.

Bruch & Kovar-Eder (2003) afirma que los métodos de NLRs y *Coexistence approach* son aptos para estudiar asociaciones fósiles -animales o vegetales- de períodos posteriores al inicio del Pleistoceno ya que la flora de períodos anteriores difiere lo suficiente de las especies actuales, lo cual no se podría encontrar en análogos modernos.



En el presente capítulo se exponen los resultados obtenidos de las descripciones de perfiles estratigráficos de la Formación El Palmar, en los sitios donde se halló material fosilífero objeto de estudio de la Tesis. Considerando la información existente sobre los mejores afloramientos de la Fm El Palmar en el área de estudio (Iriando & Kröhling, 2007, 2008; Kröhling, 2009) se seleccionaron para su levantamiento cinco perfiles aflorantes de la unidad, ellos fueron: Perfil Parque Nacional El Palmar, Perfil Santa Ana, Perfil Concordia, Perfil Península Gregorio Soler y Perfil Punta Viracho.

A continuación, se presenta la sistemática paleobotánica, donde se incluyen las descripciones anatómicas, las ilustraciones de los caracteres diagnósticos e identificación de cada ejemplar a nivel genérico y/o específico cuando fue posible. Además, se realizan las comparaciones con las especies actuales, especies fósiles y sus correspondientes discusiones sistemáticas y paleobiogeográficas. Se identificaron taxonómicamente a nivel de género y especie 56 muestras fósiles.

En la tercer y última sección dentro del capítulo de resultados se exponen los análisis e inferencias paleobiogeográficas, paleoecológicas y paleoclimáticas. La asociación florística fósil resultante de la identificación/asignación taxonómica y sus relaciones con sus NLRs en su conjunto es discutida y comparada con resultados de otros trabajos paleontológicos del Cuaternario superior.

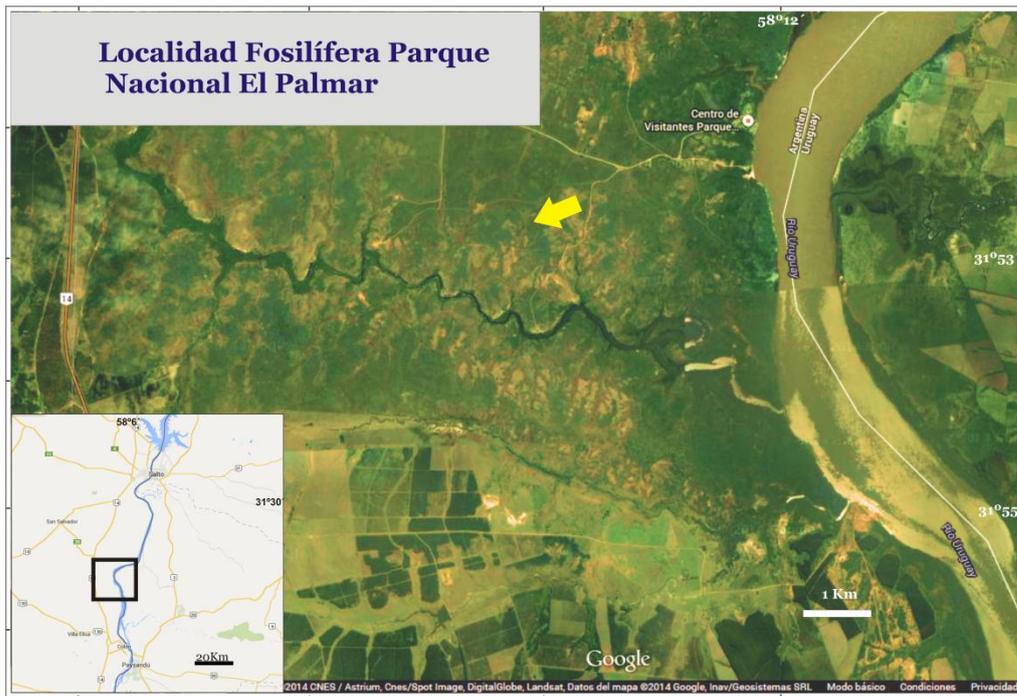
Parte de los resultados de la tesis doctoral fueron publicados oportunamente en cinco artículos científicos de alcance nacional e internacional. Los tres primeros artículos tuvieron como objetivo evidenciar la presencia de especies afines a los géneros actuales *Terminalia* (Combretaceae), *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* (Lauraceae), *Parapiptadenia* y *Peltophorum* (Fabaceae) en la Fm El Palmar (Ramos *et al.*, 2012; Ramos *et al.*, 2014, 2015), publicado en las revistas *Ameghiniana*, *IAWA Journal* y la *Revista del Museo Argentino “Bernardino Rivadavia”*. En las mismas se expuso una breve discusión de las implicancias paleobiogeográficas. Un cuarto artículo científico publicado en la revista *Acta Geológica Lilloana* hace referencia al primer análisis paleoecológico preliminar de la flora de la Fm El Palmar donde se integró el registro total de leños fósiles identificados hasta ese momento (Ramos, 2014). En las III Jornadas del Cenozoico de Montevideo se analiza la flora fósil y se realiza una puesta a punto de los conocimientos de las maderas fósiles de la Formación El Palmar (Ramos *et al.*, 2012).

#### IV. 1. CARACTERIZACIÓN DE LOS PERFILES ESTRATIGRÁFICOS DE LA FM EL PALMAR EN LOS SITIOS FOSILÍFEROS

En la Figura III.2. se muestra la ubicación de los sitios de prospección y colección de las maderas fósiles estudiadas en la presente Tesis Doctoral. Se reconocieron nueve sitios dentro de las localidades fosilíferas del área de estudio: 1, Arroyo Chajarí; 2, Salto Grande; 3. Parque Nacional El Palmar; 4, Península Gregorio Soler; 5, Santa Ana; 6, Concordia; 7, Colonia Ayuí; 8, Punta Viracho; 9, Arroyo Yuquerí.

##### **Perfil Parque Nacional El Palmar 31°25'S, 58°02'O**

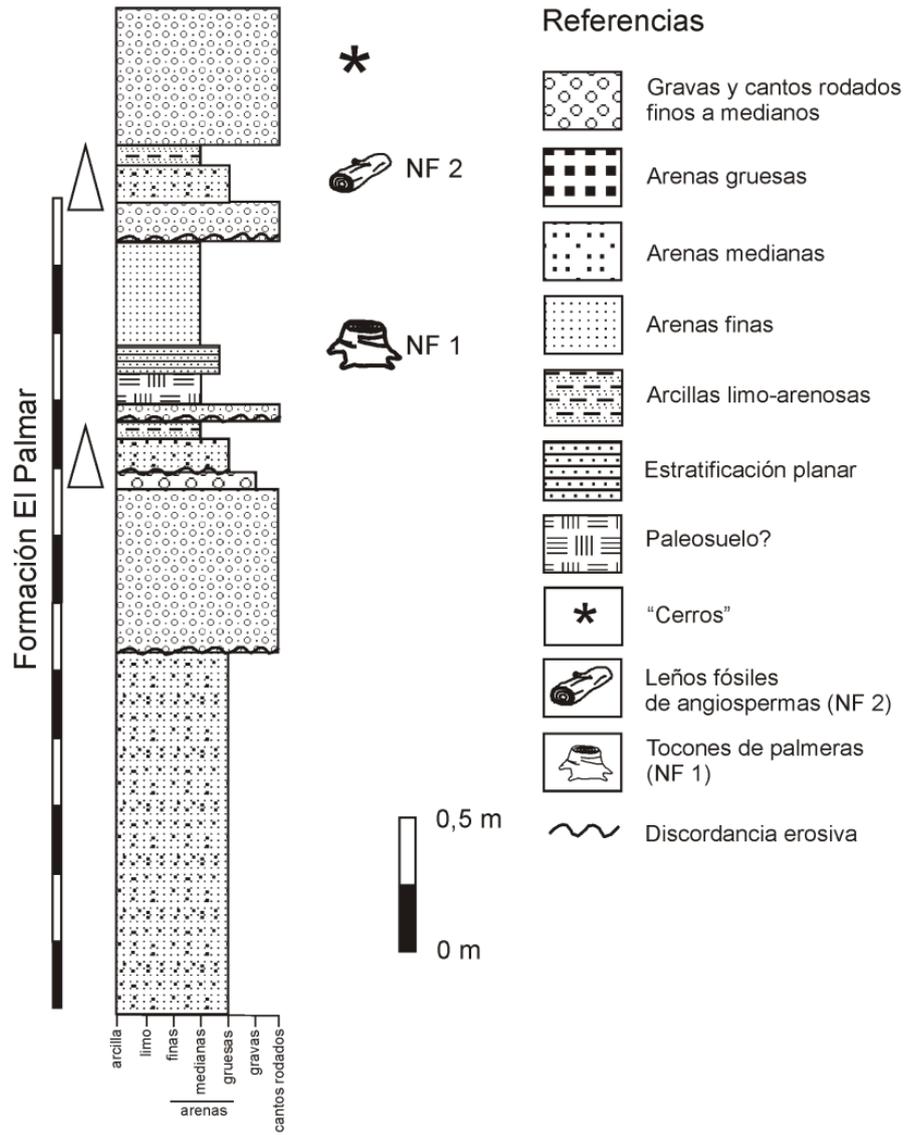
La localidad fosilífera Parque Nacional El Palmar se encuentra entre las ciudades de Colón y Nueva Escocia, provincia de Entre Ríos (Fig. IV. 1). Los leños fósiles recuperados de este sitio son de origen parautóctonos y existen registros de ejemplares fósiles afines a *Butia yatay* en posición de vida (*in situ*) en el nivel fosilífero 1 (NF) (Fig. IV.2) descriptos previamente por Zucol *et al.* (2005).



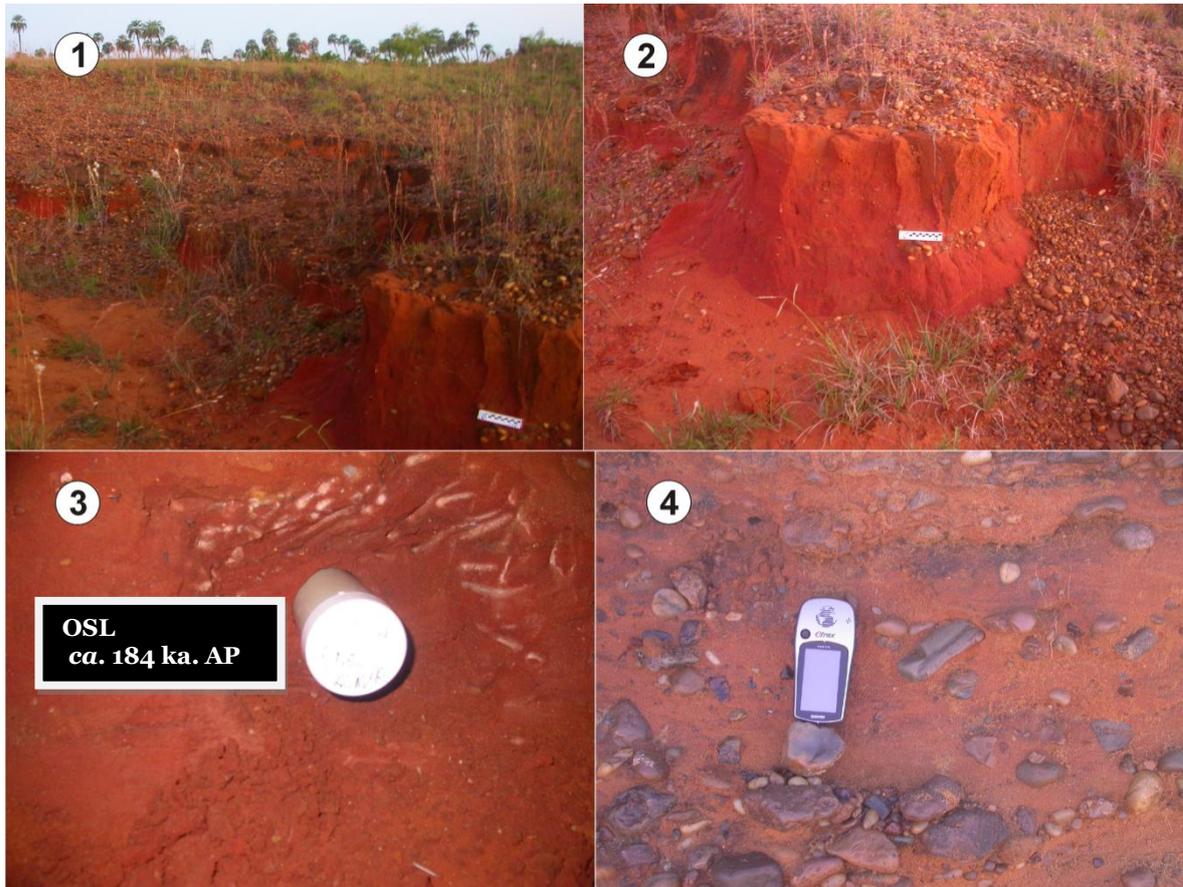
**FIGURA IV.1.** Ubicación de la Localidad fosilífera Parque Nacional El Palmar, provincia de Entre Ríos Argentina (imagen satelital de Google Earth, 7 de Noviembre, 2014)

El perfil estratigráfico donde fue recuperado el material fósil (Fig. IV.1) resultó integrado a partir de perfiles aflorantes en una cantera abandonada donde se explotaban estratos de la Fm El Palmar. Corresponde a un perfil de *ca.* 3 m de espesor, compuesto principalmente por arenas medias cuarzosas, de color rojizo y amarillento, presentando estratificación planar difusa, que incluyen lentes de cantos rodados finos a medianos y gravas, de composición predominantemente silíceas (con alto grado de redondeamiento y mediana esfericidad) y con escasa matriz arenosa (Fig. IV. 2). Los estratos gravosos son representativos de una facies de canal de alta energía y de elevada turbulencia, evidenciado por la baja selección, la escasa matriz presente y la existencia de estructuras sedimentarias de fondo plano de alto régimen (Iriando & Kröhling, 2008).

Cinco ejemplares de troncos fósiles fueron analizados para esta localidad fosilífera (Tab. III.1).



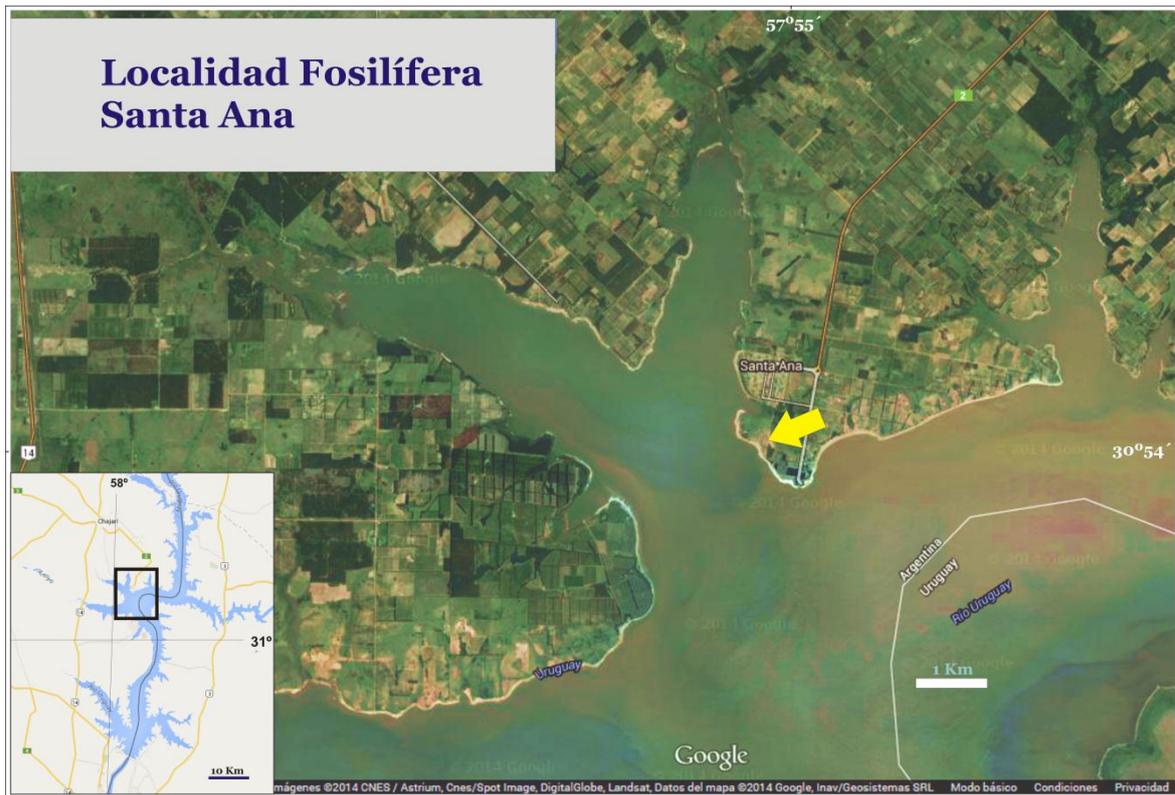
**FIGURA IV.2.** Sección esquemática integrada de la Formación El Palmar en el Parque Nacional El Palmar (Departamento Colón, Entre Ríos) -tomado de Ramos *et al.* (2012).



**FIGURA IV.3.** 1, Vista de afloramientos típicos de la parte superior de la Fm El Palmar en el Parque Nacional El Palmar; 2, estratos de arenas finas subyacentes a un estrato formado por cantos rodados de media a alta esfericidad; 3, toma de muestra de estrato de arenas finas para datación por OSL (Optical Stimulated Luminiscence); 4, estrato característico de la facies de canal de la Fm El Palmar en el Parque Nacional El Palmar.

### **Perfil Santa Ana 30°54'50,6" S, 57°55'46,5" O**

El perfil está ubicado en la costa del embalse de Salto Grande próximo a la localidad de Santa Ana, Departamento Federación, Entre Ríos.



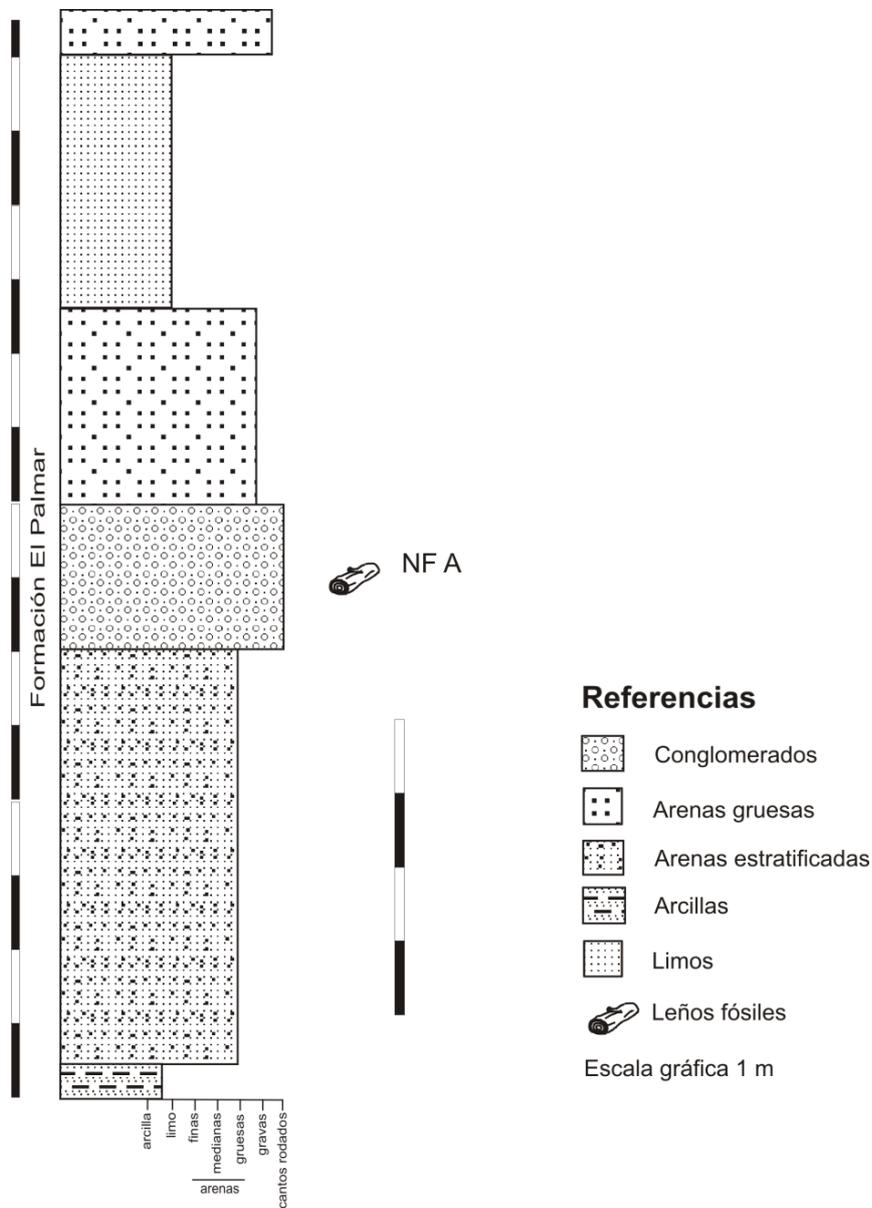
**FIGURA IV.4.** Ubicación de la Localidad fosilífera Santa Ana, provincia de Entre Ríos (imagen satelital de Google Earth, 7 de Noviembre, 2014).

El perfil aflorante tiene una potencia de 3,95 m, sin base expuesta, de piso al techo se observa:

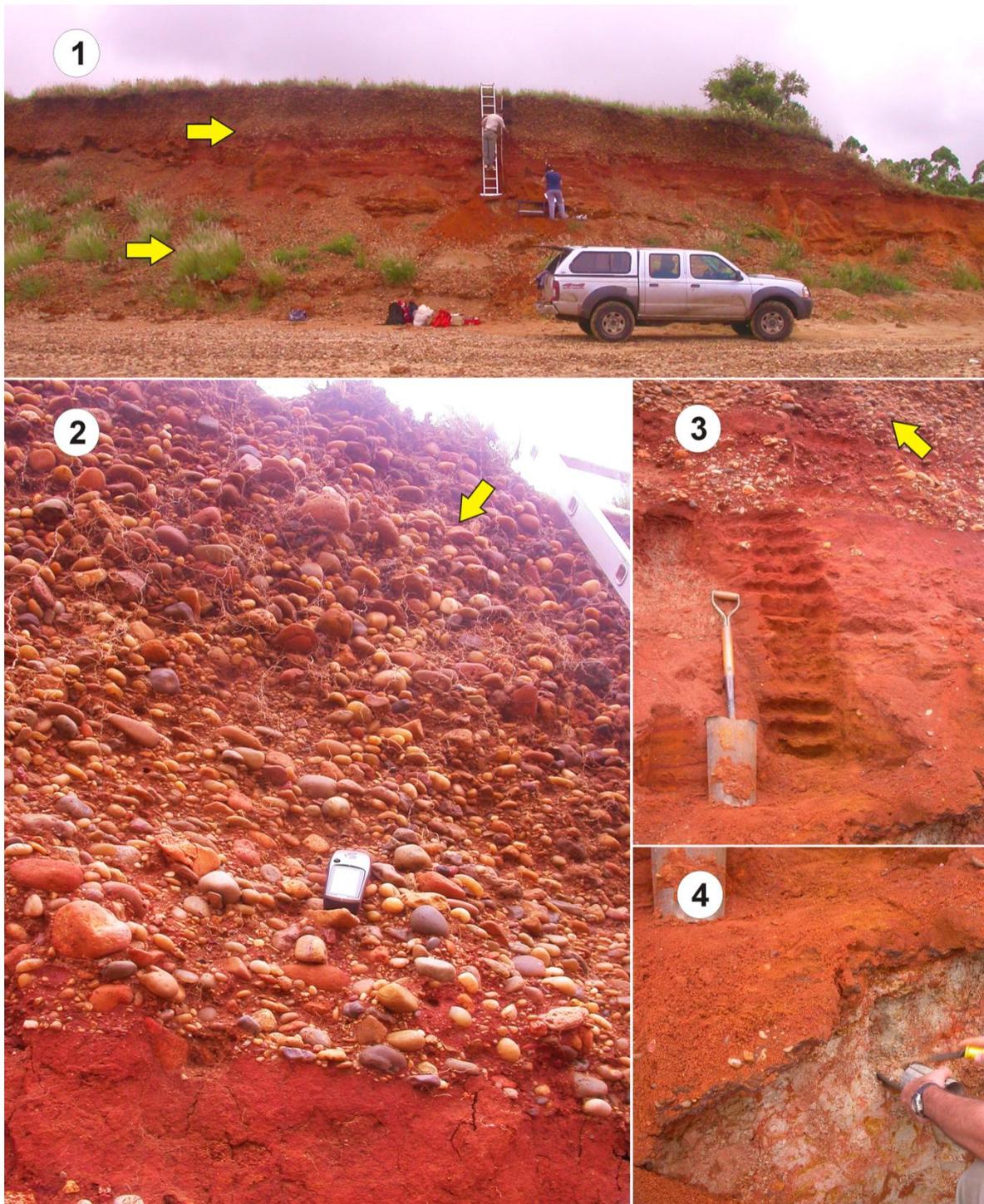
- 0 m – 0,15 m. Estrato de arenas medias a gruesas y de color amarillo-anaranjado;
- 0,15 m – 1,50 m. Estrato compuesto por cantos rodados finos a medianos en matriz arenosa cementada, seguida hacia arriba por arcilla gris oliva con variaciones al marrón amarillento;
- 1,50 m – 1,80 m. Estrato formado por cantos rodados en matriz arcillo cementada, que pasa a arcilla marrón oliva;
- 1,80 m – 1,90 m. Estrato de arcilla rojiza;
- 1,90 m – 2,10 m. Estrato formado por un estrato de cantos rodados en matriz arcillo-arenosa de color rojo oscuro;
- 2,10 m – 2,80 m. Estrato de arena de consolidación media a alta y de color marrón claro, conteniendo abundante cantos rodados (90%), afectado por pedogénesis (Fig. IV.5);
- 2,75 m – 3,25 m. Estrato de textura arenosa friable, de color marrón grisácea-oscuro a partir del alto contenido de materia orgánica;
- 3,25 m. Techo del perfil formado por suelo actual constituido por capa con raíz y humus (materia orgánica) abundante.

Se analizaron 13 ejemplares de leños fósiles hallados en los estratos arenosos (Fig. IV.5). En esta sección los estratos gravosos lateralmente pasan a estratos de arenas medias a gruesas con estratificación cruzada planar.

La localidad fosilífera Santa Ana tiene la particularidad de presentar mayor número de ejemplares con un notable desgaste exomorfológico y de origen alóctono. La preservación del material permitió realizar la identificación de los especímenes a nivel genérico y específico.



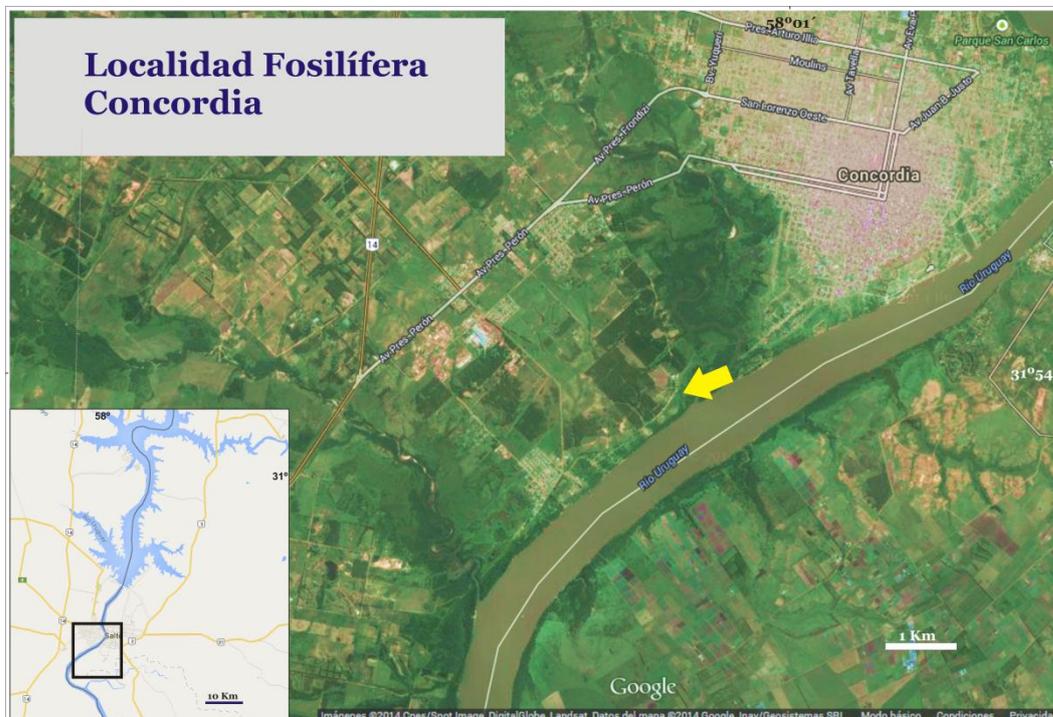
**FIGURA IV.5.** Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Santa Ana (Departamento Federación, Entre Ríos).



**FIGURA IV.6.** 1, 2, 3, Perfil en la localidad Fosilífera Santa Ana, las flechas amarillas señalan la ubicación de los macrofósiles; 4, estrato de arcilla oliva, infrayaciendo un estrato arenoso.

## Perfil Concordia 31°19'16,9" S, 57°59'5,5" O

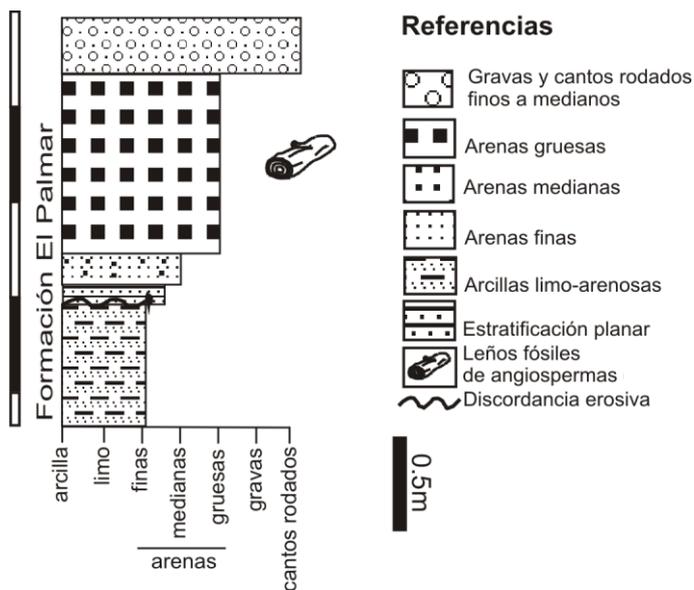
El perfil característico de la unidad se encuentra a pocos kilómetros al sur-este de la ciudad de Concordia (Fig. IV. 7).



**FIGURA IV.7.** Ubicación de la Localidad fosilífera Concordia, provincia de Entre Ríos (imagen satelital de Google Earth, 7 de Noviembre, 2014).

Perfil aflorante de 2,20 m de potencia (Fig. IV.8), se caracteriza de base -no expuesta- a techo: 0 m – 0,8 m. Estrato formado por arcilla de color marrón oliva, conteniendo concreciones férricas; 0,8 m – 0,9 m. Estratificación planar; 0,9 m – 2,2 m. Estrato formado por conglomerado mal seleccionado en matriz arenosa (arena gruesa de color rojo), predominio de gravas y cantos rodados de finos a medianos (Fig. IV. 8)

En el estrato más joven de matriz arenosa de gravas y cantos rodados se hallaron 9 ejemplares fósiles con buena preservación (Fig. IV.9 flechas amarillas), tres de origen alóctono (dos afines a Gimnospermae y uno afín a la familia Fabaceae) y el resto de origen parautóctono. La preservación del material fósil permitió la identificación a nivel de género y en algunos casos a nivel específico.



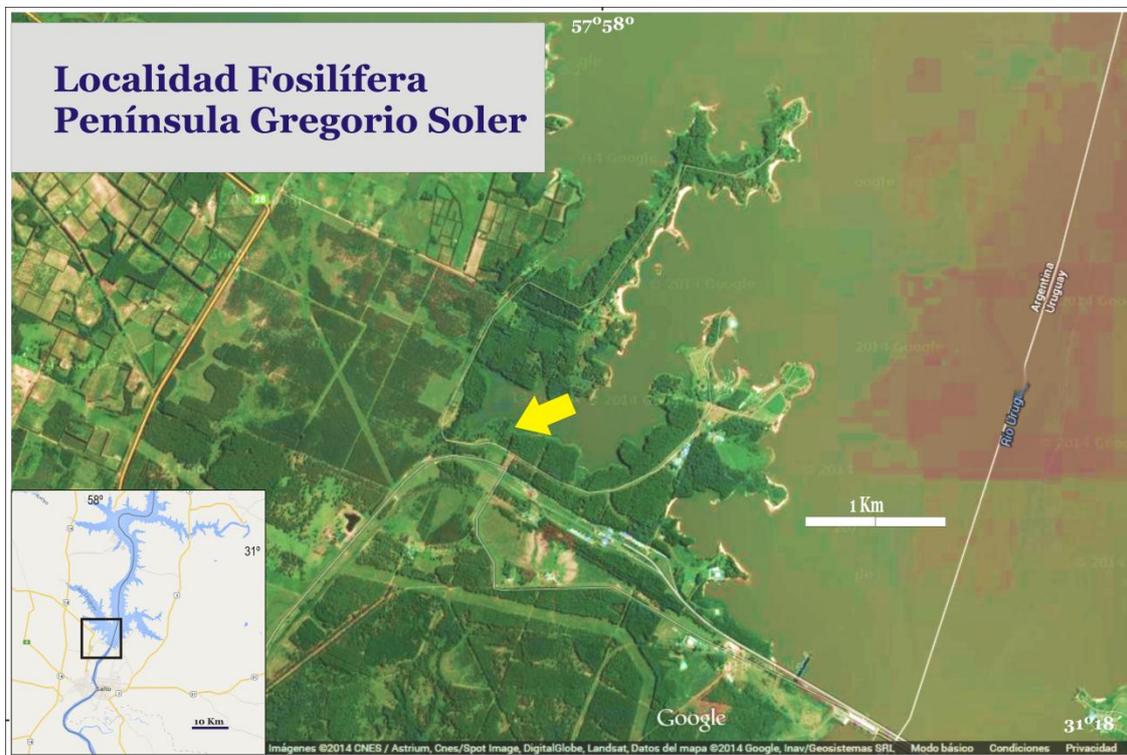
**FIGURA IV.8.** Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Concordia (Departamento Concordia, Entre Ríos).



**FIGURA IV.9.** 1, Perfil Concordia -la flecha amarilla señala la ubicación de los leños fósiles hallados; 2, detalle de estrato compuesto por materiales clásticos gruesos, típicos de la Formación El Palmar.

## Perfil Península Gregorio Soler 31°15'12,78" S, 57°58'9" O

El perfil Península Gregorio Soler se ubica junto al embalse Salto Grande (Fig. IV. 10); al noroeste se encuentra la localidad fosilífera Punta Viracho (Fig. IV. 12).

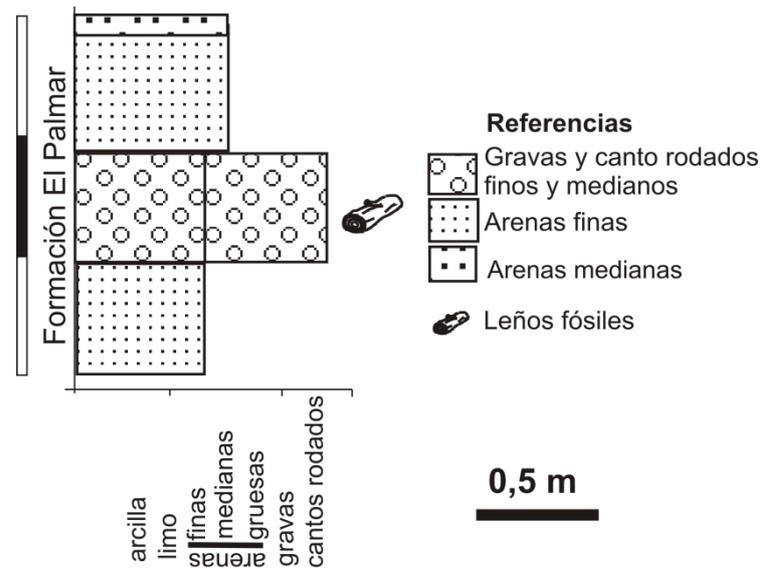


**FIGURA IV.10.** Ubicación de la Localidad fosilífera Península Gregorio Soler, provincia de Entre Ríos (imagen satélite de Google Earth, 7 de Noviembre, 2014).

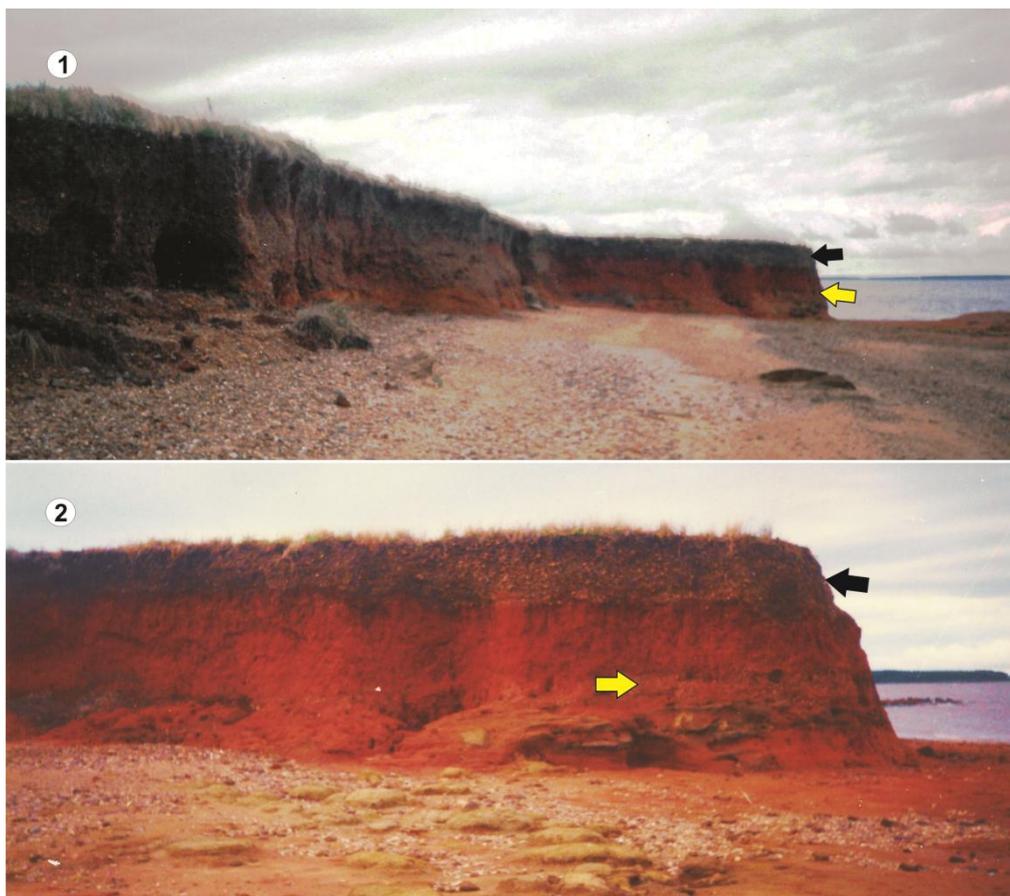
El perfil aflorante tiene 1,60 m de potencia. Desde la base hacia al techo está constituido por:

- 0 m – 0,5 m. Estrato formado por arena limo-arcilloso y de color marrón rojizo, con abundante cemento férrico;
- 0,5 m – 0,9 m. Estrato formado por gravas y cantos rodados finos a medianos de composición silíceo (representado por calcedonia, ópalo y cuarzo) con escasa matriz de arenas de color rojo;
- 0,9 m – 1,50 m. Estrato arenas finas y más o menos medinas de color rojizo con abundante cemento férrico;
- 1,50 m – techo. Estrato formado por suelo actual.

En la localidad fosilífera Península Gregorio Soler solo se analizaron 2 ejemplares de leños fósiles hallados en los estratos arenosos, es decir en la sección superior del perfil (Fig. IV.11). La preservación del material permitió realizar la identificación de los especímenes a nivel genérico y específico. Los caracteres exomorfológicos permitieron discriminar un leño fósil de origen alóctono y uno parautóctono.



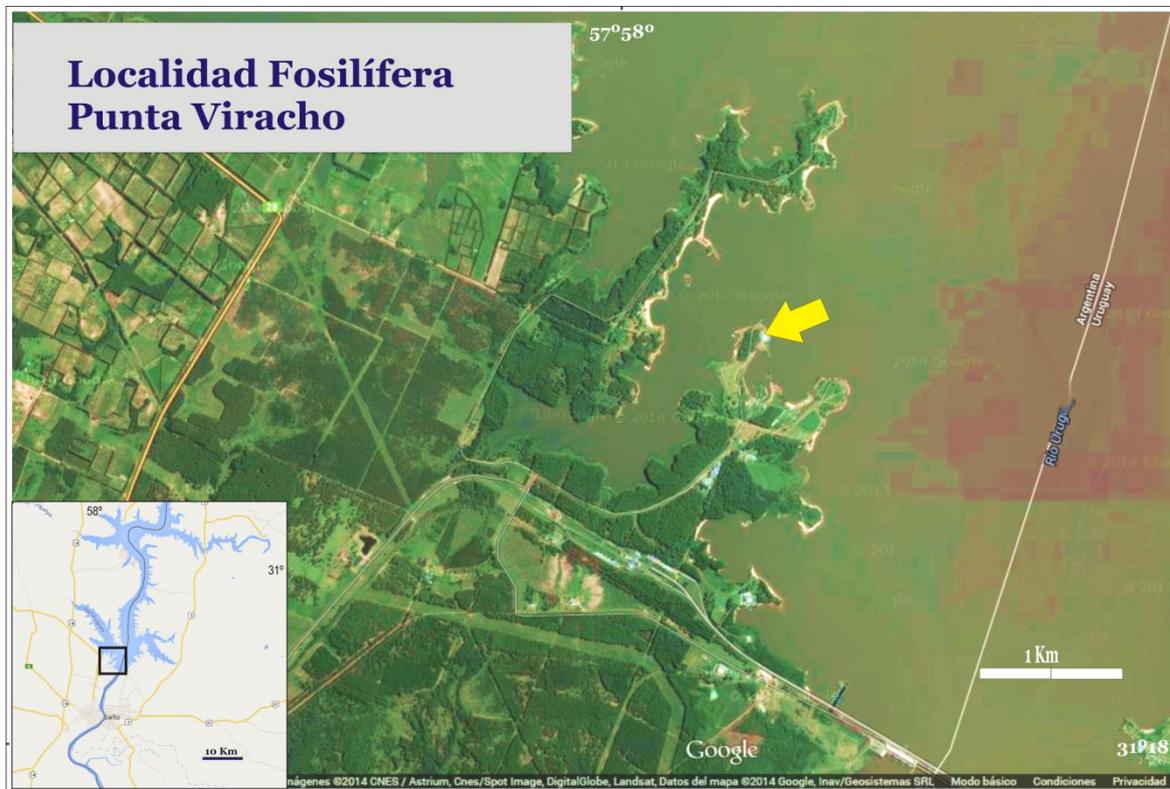
**FIGURA IV.11.** Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Península Gregorio Soler (Departamento Concordia, Entre Ríos).



**FIGURA IV.12.** 1, Perfil Península Gregorio Soler -la flecha amarilla señala el perfil de la unidad y la flecha negra el estrato de suelo actual; 2, la flecha amarilla señala la ubicación de los leños fósiles en los materiales clásticos gruesos de la Formación El Palmar.

## Perfil Punta Viracho 31°12´S, 57°95´O

El perfil se ubica próximo al perfil Península Gregorio Soler, comparten características similares, principalmente en su exposición y potencia (Fig. IV. 13).



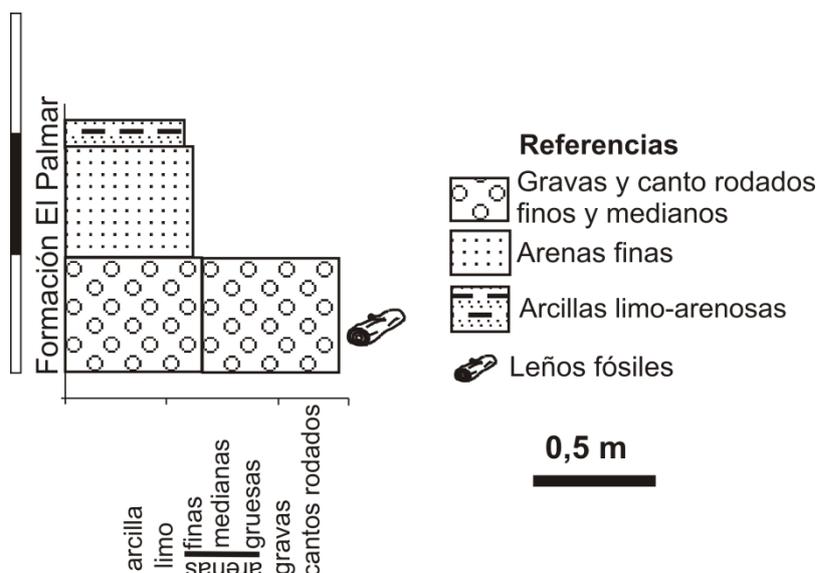
**FIGURA IV.13.** Ubicación de la Localidad fosilífera Punta Viracho, provincia de Entre Ríos (imagen satelital de Google Earth, 7 de Noviembre, 2014).

El perfil presenta escasa potencia aflorante, de 1 a 1,5 m. De base a techo está constituido por:

0 m – 0,5 m. Estrato formado por arena mediana a gruesa, de color amarillo con variaciones al rojo, se intercalan lentes de cantos rodados y gravas de calcedonia y ópalo. En este estrato fue común la presencia de troncos petrificados de mediana a grandes dimensiones;

0,5 m – 1,1 m. Estrato formado por arena con regular contenido de limo y arcillas de color rojo por la presencia de cemento férrico.

En la localidad fosilífera Punta Viracho se hallaron 6 ejemplares. 4 ejemplares mostraron caracteres exomorfológicos alóctonos y 2 ejemplares del tipo parautóctono.



**FIGURA IV.14.** Sección esquemática de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Punta Viracho (Departamento Concordia, Entre Ríos).



**FIGURA IV.15.** 1, Perfil Punta Viracho -la flecha amarilla señala el estrato limo arcilloso; 2, la flecha blanca señala el estrato compuesto por materiales clásticos gruesos en esta sección de la Formación El Palmar.

## IV. 1. 2 Datación del estrato superior de la Formación El Palmar

En el marco del proyecto financiado por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT) PICT2008 N° 0176 se realizó una datación por el método OSL en sedimentos de la sección aflorante de la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Parque Nacional El Palmar. Estos indican una edad de ca. 184 ka AP (Fig. **IV.3.3**).

## IV.2. SISTEMÁTICA PALEOBOTÁNICA

Division PINOPHYTA Cronquist, Takht. y Zimmerm. Ex Reveal 1996

Orden CONIFERALES Engler 1897

Familia PODOCARPACEAE Endlicher 1847

Género *Podocarpoxylon* Gothan 1905

**Especie tipo** *Podocarpoxylon juniperoides* Gothan 1905

*Podocarpoxylon* 1 sp. nov.

**Figura IV.16. 1–10; Figura IV.17. 1-7; Figura IV.18. 1-6; Figura IV.19. 1-6; Figura IV.20. 1–9**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 108, CIDPALBO-MIC 1365 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Concordia. Entre Ríos

**Material adicional** (4): CIDPALBO-MEG 113, CIDPALBO-MIC 1370 (tres preparados microscópicos). CIDPALBO-MEG 114, CIDPALBO-MIC 1371 (tres preparados microscópicos). CIDPALBO-MEG 115, CIDPALBO-MIC 1372 (tres preparados microscópicos). CIDPALBO-MEG 112, CIDPALBO-MIC 1369 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Familia Podocarpaceae, tiene una marcada afinidad con la especie actual *Podocarpus lambertii* Klotzsch ex Endl.

---

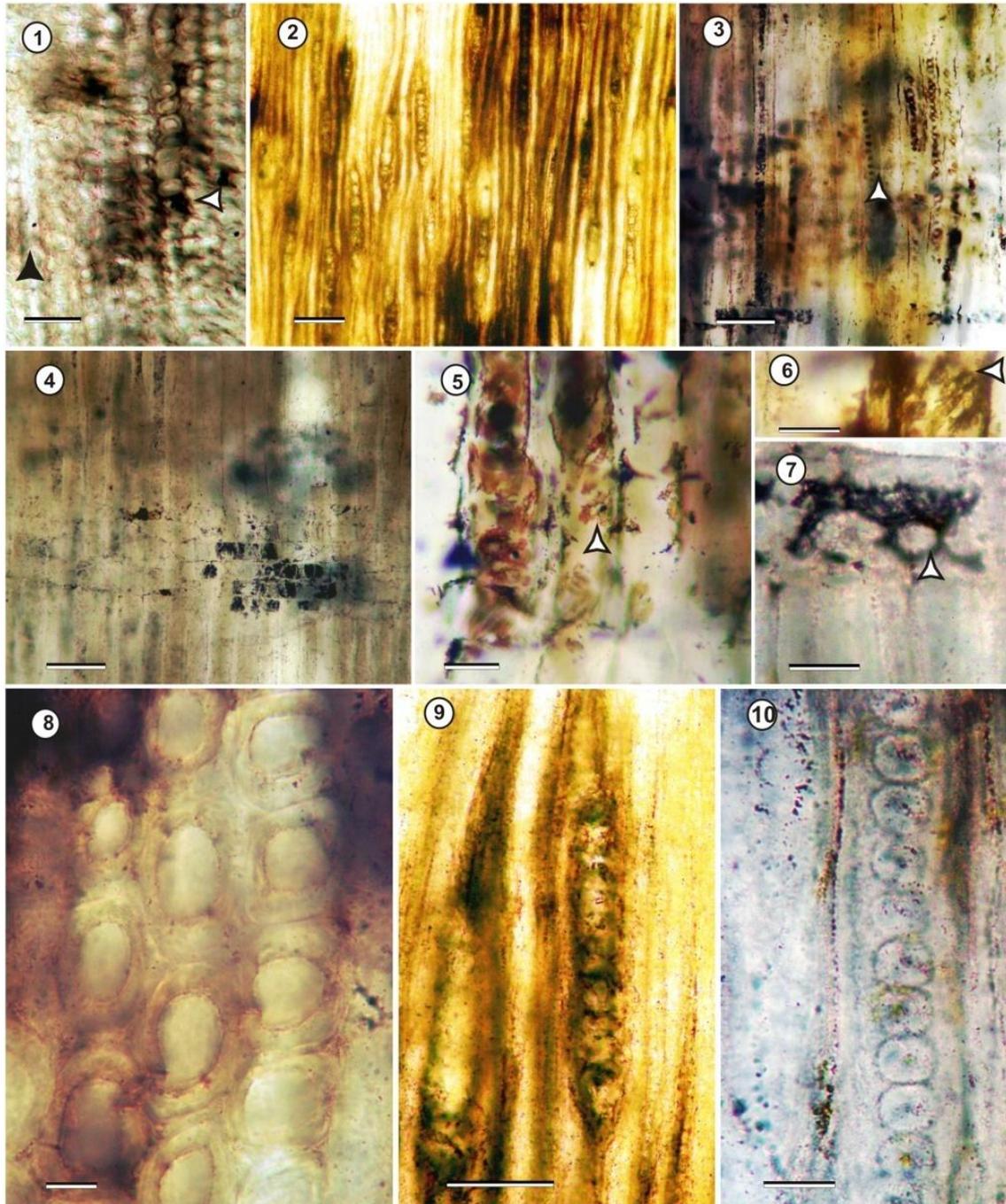
 53

**Descripción.** En corte transversal, no se observa la transición entre el leño tardío y el leño temprano, sin embargo CIDPALBO-MEG 112 y 114 muestra una leve transición gradual entre el leño tardío y temprano (Fig. IV.18. 1). Traqueidas de contornos ovales a poligonales y angulares, disposición radial a levemente irregular con 2 a 6 hileras de traqueidas entre radio y radio. Diámetro tangencial promedio de 51 (40–63)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 40 (28–53)  $\mu\text{m}$ . Paredes con un espesor promedio de 9 (5–17)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.16. 1; 8; IV.17. 6; IV.19.1; IV.20. 1, 4). No se observan espacios intercelulares entre las traqueidas, a excepción de la muestra CIDPALBO-MEG 113 (Fig. IV.17. 6; IV.20. 4). Radios con recorrido rectilíneo, separados por 3 a 5 hileras de traqueidas. Tanto los radios como las traqueidas muestran contenidos oscuros (resinosos?) en su interior (IV.20. 4). Radios de 5 (4–8) por mm lineal. Parénquima axial escaso y difuso (Fig. IV.17. 1; IV.18. 1; IV.20. 1).

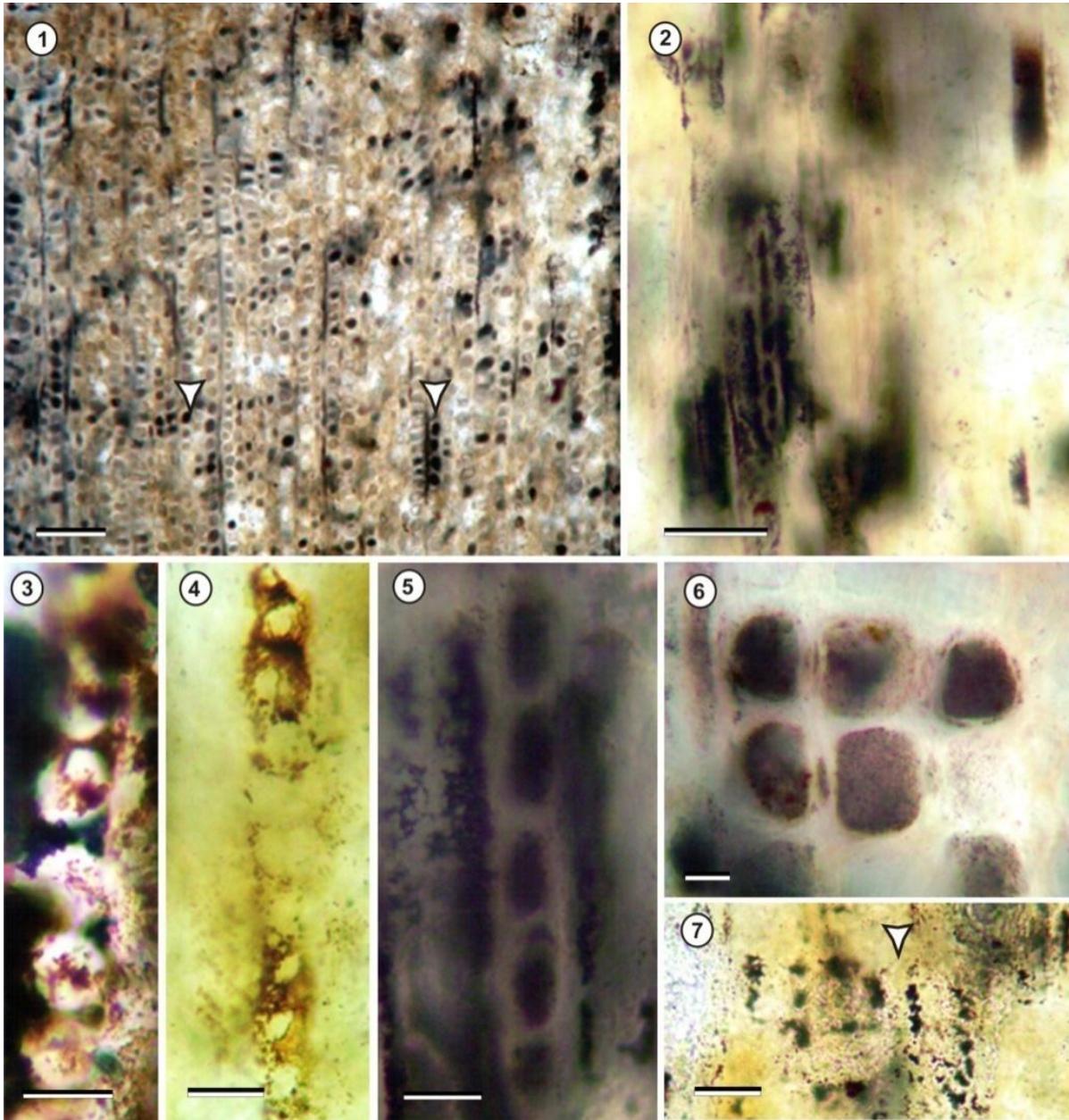
En el corte longitudinal radial, traqueidas con trayecto rectilíneo, levemente sinuosa en CIDPALBO-MEG 112 y 115. Traqueidas con puntuaciones uniseriadas contiguas, areoladas, circulares a levemente ovales, con un diámetro tangencial promedio de 17 (15–20)  $\mu\text{m}$  y un diámetro radial promedio de 13 (10–15)

$\mu\text{m}$ , aberturas circulares con un diámetro promedio de 5 (2–7)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.16. 3, 5, 10; IV.17. 3, 4; 3. IV.18, 5, 6; IV.19. 5, 6; IV.20. 3, 5, 7). Radios son homocelulares con paredes horizontales y verticales lisas, con sus extremos en bisel (Fig. IV.16. 4). Cada una de las células procumbente que forman los radios en sección horizontal miden en promedio 159 (150–170)  $\mu\text{m}$  y en sección vertical de 34 (25–45)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.16. 4; IV.19. 4). Campos de cruzamiento tipo cupressoide a piceoide en número de 2–4 puntuaciones areoladas por campo de cruce, separados o dispuestas de a pares redondeados a ovales, con un diámetro promedio de 6 (3–15)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.16. 6, 7; IV.17. 7; IV.19. 4), en el ejemplar CIDPALBO-MEG 112 la mala conservación del fósil en análisis desdibuja las puntuaciones en los campos de cruzamientos aunque observaciones dudosas sugieren puntuaciones del tipo cupressoides, 2 a 3 por campo de cruce (Fig. IV.20. 9).

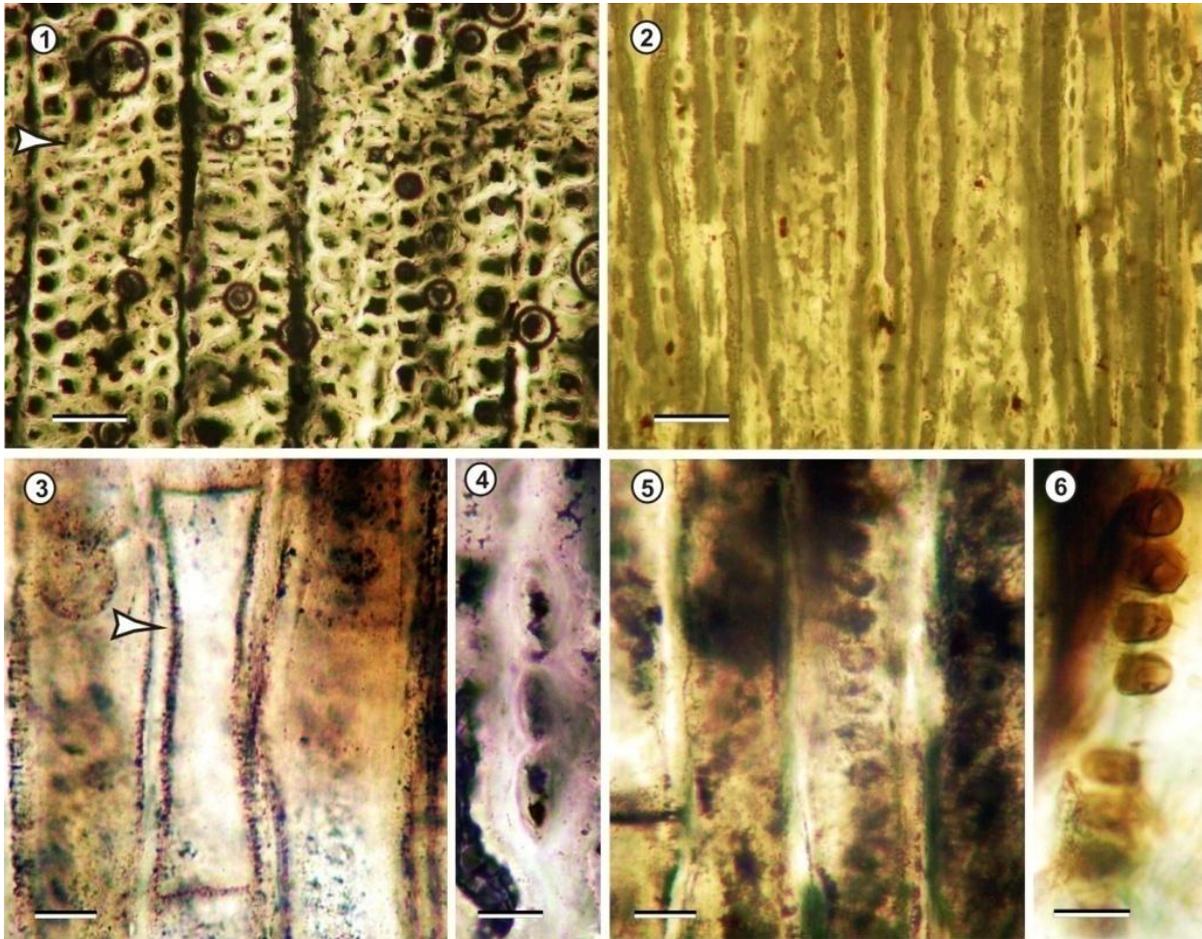
En el corte longitudinal tangencial, el sistema radial es homogéneo con células de parénquima radial formando hileras uniseriadas. CIDPALBO-MEG 115 mostró sectores donde los radios uniseriados tienen células agregadas o radios biseriados incompletos. Radios con una longitud promedio de 182 (55–400)  $\mu\text{m}$  y un ancho promedio de 38 (20–50)  $\mu\text{m}$ . Los radios tienen una altura de 8 (2–26) células procumbentes, son relativamente bajos (Fig. IV.16. 2, 9; IV.17. 2; IV.18. 2, 3, 4; IV.19. 2, 3). CIDPALBO-MEG 112 tuvo diferencias respecto a las medidas de los radios llegando a tener alturas de 931  $\mu\text{m}$  y hasta 26 células (Fig. IV.20. 2, 6).



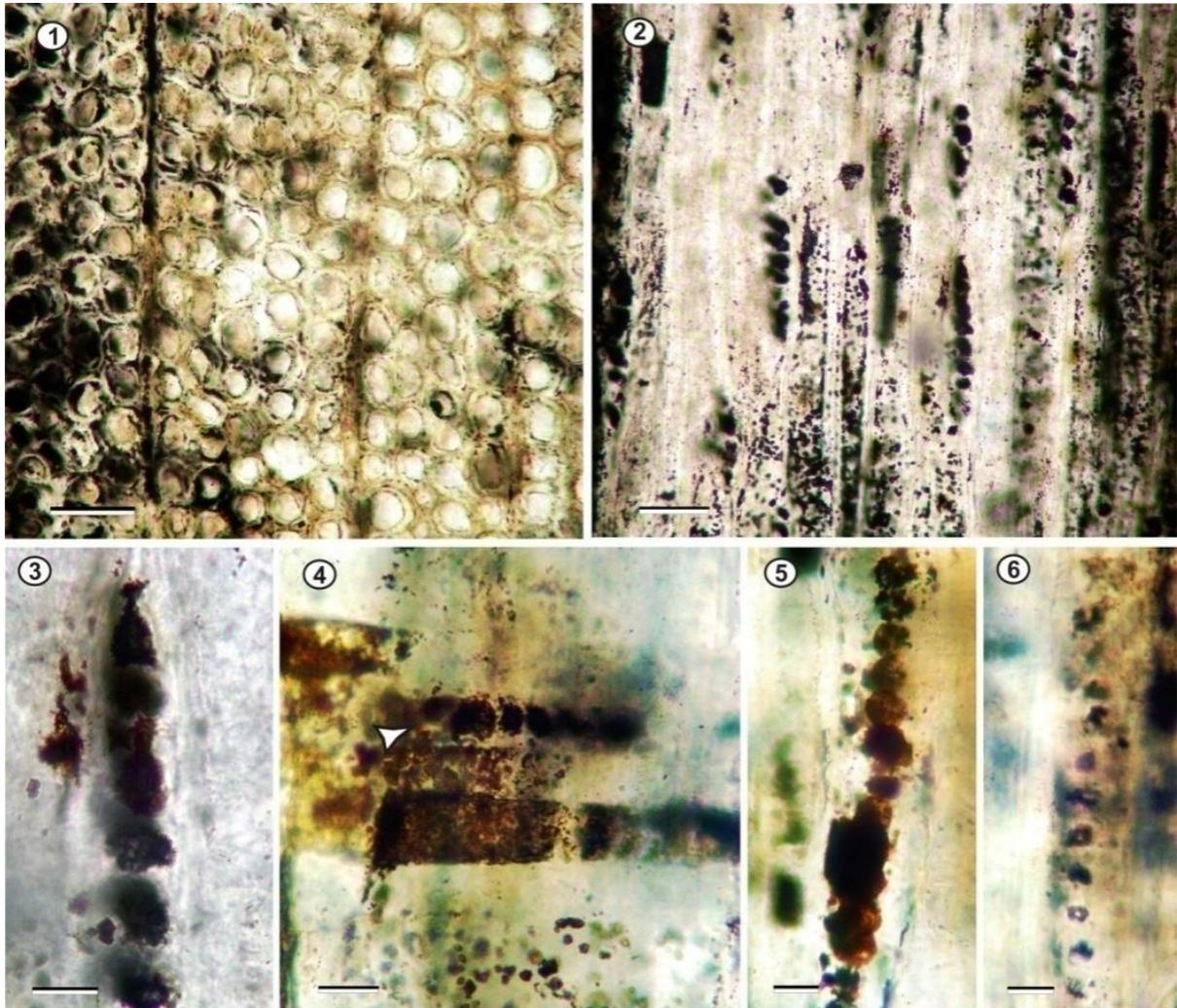
**FIGURA IV.16.** *Podocarpoxylon 1 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 108). **1**, hileras de traqueidas entre radios (cabezal de flecha negra), parénquima axial escaso y difuso (cabezal de flecha blanca); **2**, radios uniseriados y cortos; **3**, disposición de traqueidas y puntuaciones uniseriadas contiguas (cabezal de flecha); **4**, detalles de radios homocelulares en corte longitudinal radial; **5**, traqueidas con trayecto rectilíneo, detalle de puntuaciones uniseriadas contiguas (cabezal de flecha); **6** y **7**, campos de cruzamiento con puntuaciones cupressoides (cabezal de flecha); **8**, Detalle de traqueidas en corte transversal; **9**, detalle de radio uniseriado; **10**, detalle de puntuaciones uniseriadas de las paredes radiales de las traqueidas. Corte transversal: 1, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 9; Corte longitudinal radial: 3-7, 10. Escalas gráficas: 1, 3, 4, 8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5-7, 9, 10 = 20  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ .



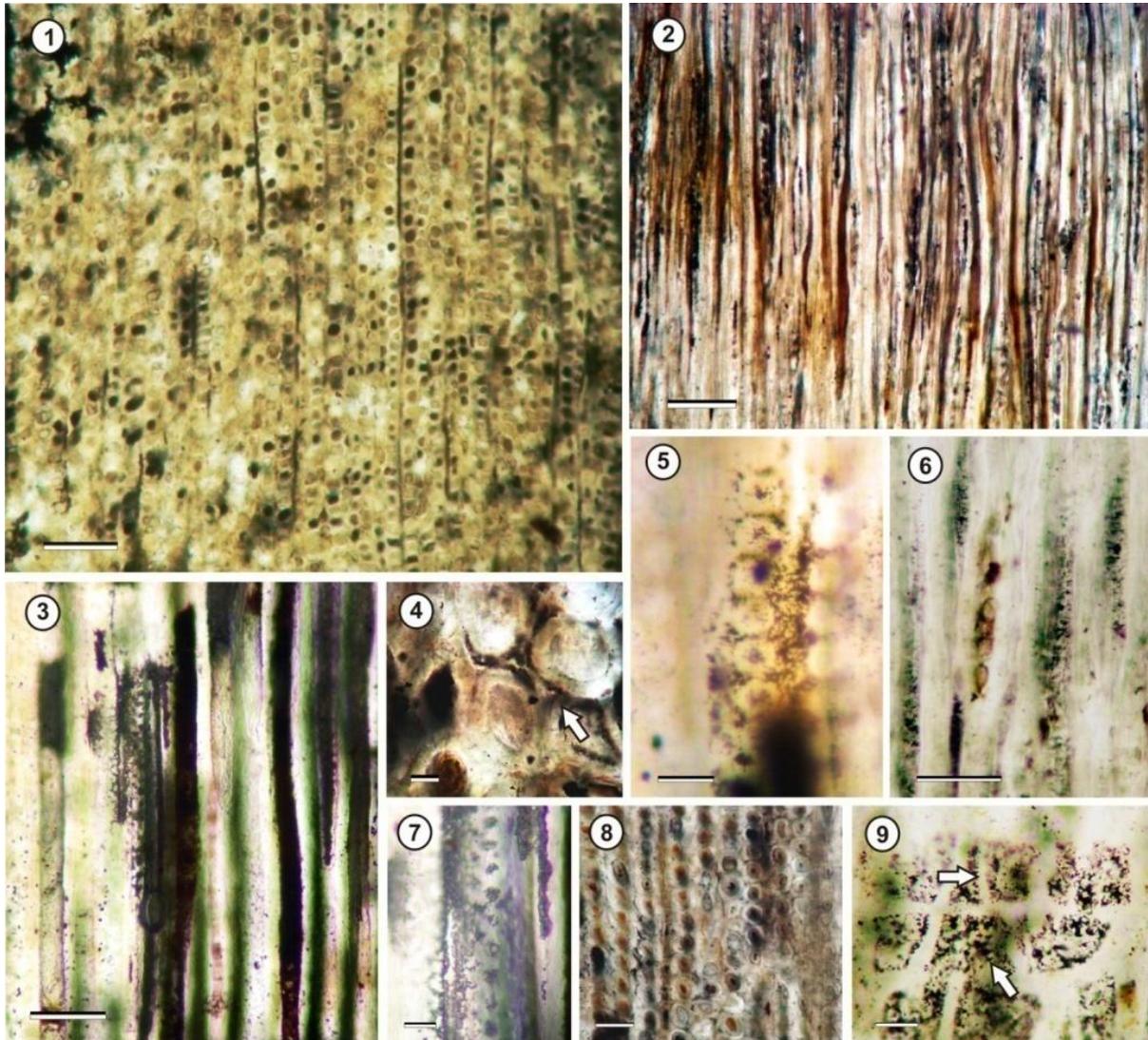
**FIGURA IV.17.** *Podocarpoxylon 1* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 113). **1**, disposición de traqueidas y radios en corte transversal, parénquima axial difuso (cabezales de flechas); **2**, radios uniseriados cortos; **3** y **4**, detalle de puntuaciones en pared radial de traqueidas; **5**, detalle de radio uniseriado; **6**, detalle de traqueidas y espacios intercelulares; **7**, vestigios de puntuaciones en campos de cruzamiento (cabezal de flecha). Corte transversal: 1, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 5; Corte longitudinal radial: 3, 4, 7. Escalas gráficas: 1 = 200  $\mu$ m; 2 = 100  $\mu$ m; 3-7 = 20  $\mu$ m.



**FIGURA IV.18.** *Podocarpoxylon 1* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 114). 1, Disposición de traqueidas y anillo de crecimiento levemente demarcados; 2, Vista general los de radios; 3, Detalle de parénquima axial en vista longitudinal tangencial (cabezal de flecha); 4, Detalle de radio uniseriado homogéneo; 5, Puntuaciones uniseriadas contiguas y trayecto rectilíneo de traqueidas; 6, Detalle de puntuaciones uniseriadas en paredes radiales de traqueidas. Corte transversal: 1; Corte longitudinal radial: 3, 5, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 4. Escalas gráficas: 1, 2 = 100  $\mu$ m; 3–6 = 20  $\mu$ m.



**FIGURA IV.19.** *Podocarpoxyylon 1 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 115). **1**, disposición de las traqueidas; **2**, Vista general de los radios; **3**, detalle de radio uniseriado; **4**, células de radios y puntuaciones en campos de cruzamiento (cabezal de flecha); **5**, detalle de puntuaciones uniseriadas contiguas en paredes radiales de traqueidas; **6**, vestigios de puntuaciones uniseriadas de traqueidas. Corte transversal: 1; Corte longitudinal tangencial: 2, 3; Corte longitudinal radial: 4, 5, 6. Escalas gráficas: 1, 2 = 100  $\mu$ m; 3-6 = 20  $\mu$ m.



**FIGURA IV.20.** *Podocarpoxylon 1 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 112). 1, traqueidas y trayecto de radios; 2, detalle de radios más frecuentes; 3, parénquima en sección longitudinal con depósitos, puntuaciones uniseriadas en paredes de traqueidas; 4, detalle de traqueidas con espacios intercelulares en corte transversal; 5, detalle de puntuaciones ovales a circulares de traqueidas; 6, detalle de radio uniseriado; 7, puntuaciones contiguas uniseriadas; 8, detalle de traqueidas; 9, vestigios de puntuaciones cupressoides en campos de cruzamiento (flechas). Corte transversal: 1, 4, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 6; Corte longitudinal radial: 3, 5, 7, 9. Escalas gráficas: 1 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2, 3, 6, 8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4, 5, 7 = 20  $\mu\text{m}$

### Análisis comparativo de las muestras *Podocarpoxylon 1 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 108, 112, 113, 114 y 115)

Los ejemplares CIDPALBO-MEG 108, 113 y 115 no evidencian anillos de crecimiento ni demarcación entre el leño tardío y temprano. Sin embargo, en CIDPALBO-MEG 112 y 114, se observa una leve demarcación, casi imperceptible, de sus anillos de crecimiento. En líneas generales las traqueidas evidencian

muy poca variación cuali-cuantitativas entre ellas. Los radios presentan una densidad entre los 6 a 8 por mm lineal y el parénquima axial es difuso. En todas las muestras se observan depósitos oscuros (posiblemente resto de resina) en el interior de las traqueidas y los radios. En todos los especímenes las puntuaciones en las paredes radiales de las traqueidas son uniseriadas contiguas, areoladas, circulares a levemente ovales. La mala preservación de algunos de los ejemplares dificulta el reconocimiento y algunas mediciones, como por ejemplo, la abertura de las puntuaciones. Los radios son homogéneos, homocelulares compuestos exclusivamente por células procumbentes, de paredes horizontales y verticales lisas, con sus extremos levemente inclinados y en bisel. Poseen una altura promedio de 172 (55–943)  $\mu\text{m}$ , constituido por 8 (2–26) células. Las puntuaciones en los campos de cruzamiento, aunque difícilmente visibles, revelan características compartidas, puntuaciones del tipo cupressoides en número de 2 a 4 puntuaciones areoladas por campo de cruce y dispuestas de a pares, las más visibles son de contorno ovales a circulares con medidas que van desde los 6 a 11  $\mu\text{m}$ .

Las semejanzas y características anatómicas del xilema secundario de las 5 muestras precedentes permitió asignarlas al género fósil *Podocarpoxylon* (ver Tabla IV.1).

Los caracteres diagnósticos compartidos entre las cinco muestras analizadas son: anillos de crecimiento indistinguibles a levemente perceptibles; traqueidas con medidas y disposición similar; presencia de parénquima axial difuso; puntuaciones de las paredes radiales de las traqueidas uniseriadas, contiguas, circulares a ovales; radios uniseriados, homogéneos, predominantemente bajos; campos de cruzamiento con puntuaciones del tipo cupressoides en número de 2 a 4.

spp.	CIDPALBO-MEG 108	CIDPALBO-MEG 112	CIDPALBO-MEG 113	CIDPALBO-MEG 114	CIDPALBO-MEG 115	<i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov.
	Concordia	Santa Ana	Santa Ana	Santa Ana	Santa Ana	
<b>Afinidad Botánica</b>	P. lambertii		P. lambertii	P. lambertii	P. lambertii	P. lambertii
<b>Anillos de crecimiento</b>	Indistinguible	Levemente distinguibles	indistinguible	Muy levemente distinguibles	Indistinguibles	Indistinguible a levemente distinguibles
<b>D. T.</b>	49 (38–63)	61 (53–63)	45 (37–50)	39 (18–63)	58 (43–76)	48 (18–76)
<b>Espacios intercelulares</b>	No	Si	Si	No	No	No
<b>Parénquima axial</b>	Difuso escaso	Difuso	Difuso	Difuso	Difuso	Difuso
<b>Puntuaciones de traqueidas</b>	Uniseriadas, 17 (15–20)	Uniseriadas 16 (15–20)	Uniseriadas, 16 (15–17)	Uniseriadas, 15 (13–18)	Uniseriadas, 19 (17–25)	Uniseriadas, 17 (13–25)
<b>Campo de cruzamientos</b>	2–4	2–3	2–4	2–4	2	2–4
<b>Altura (nº de células), tipo de radios</b>	6 (3–10), uniseriados	12 (3–26), uniseriados	6 (2–9), uniseriados	8 (2–13), uniseriados	10 (5–20), uniseriados	7,5 (2–20), uniseriados

**TABLA IV.1.** Comparación de ejemplares identificados como *Podocarpoxylon* 1 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 108, 112, 113, 114 y 115)

## Comparaciones con especies actuales

El estudio de la estructura anatómica del xilema secundario de 7 ejemplares de maderas fósiles permitió asignarlos a las Coníferas, las características que lo respaldan son: elementos conductores y de sostén constituidos exclusivamente por traqueidas, parénquima axial como tejido de reservas y traqueidas interconectadas por puntuaciones circulares o hexagonales ordenadas en una o más hileras localizadas principalmente en paredes radiales de las mismas y radios angostos principalmente uniseriados (Greguss, 1955; Miller, 1988; Cevallos-Ferriz, 1992).

Las coníferas actuales, taxonómicamente están agrupadas en 7 familias: Pinaceae, Araucariaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae y Podocarpaceae. Todas ellas exhiben una estructura anatómica homogénea. No obstante, características particulares de cada una permitieron asignar el material a nivel genérico (Tortorelli, 1956; García Esteban *et al.*, 2002).

La presencia de células de radios con paredes horizontales y tangenciales lisas; el contorno circular, oval a poligonal de las traqueidas en corte transversal; la presencia de parénquima axial escaso y difuso; las puntuaciones del tipo cupressoides en los campos de cruzamiento; la disposición y el tipo de puntuaciones en las paredes de las traqueidas sugieren la asignación de los fósiles bajo estudio a la familia de las Podocarpaceae (Phillips, 1941; Greguss, 1955; Tortorelli, 1956; IAWA *Committee*, 2004).

Los materiales presentan afinidad estrecha con *Podocarpus* (Afin a *P. brasiliensis* D. J y *P. lambertii* Klotzsch ex Endlicher, inclinándose más estrechamente con la última tanto en las características cualitativas como cuantitativas) (Paula *et al.*, 2000).

La Tabla IV.2 muestra el análisis comparativo entre las diferencias y similitudes con las especies comparadas y se remarca los caracteres que comparte con la especie más afín. *Podocarpus spicatus* R. Br. ex Mirbel, *P. brasiliensis*, *P. lambertii*, *P. nubigenus* Lindl. y *P. parlatorei* Pilg. coinciden con las muestras en características tales como puntuaciones uniseriadas y areoladas de las paredes de las traqueidas; presencia de radios homogéneos uniseriados; puntuaciones 2 a 4 cupressoides por campo de cruzamiento; en cuanto a las características de radios, *Prumnopitys andina* (Poepp. Ex Endlicher) de Laub. y *P. lambertii* son los más comparables; solamente con *P. lambertii*, *P. nubigenus* y *P. parlatorei* comparten la presencia de parénquima axial difuso. Sin embargo al hacer un análisis detallado se puede observar que con la especie que más caracteres diagnósticos comparten es con *P. lambertii*.

sp.	<i>Podocarpus spicatus</i>	<i>Prumnopitys Andinus</i>	<i>P. brasiliensis</i>	<i>P. lambertii</i>	<i>P. nubigenus</i>	<i>P. parlatorei</i>	<i>P. latifolius</i>	<i>Podocarpoxyton 1 sp. nov.</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>	I a D	D	D	LD	LD	D	LD a I	LD a I
<b>Transición</b>		Gradual	Gradual		Gradual	Gradual		
D.T.	29		≤39	25–30	22	Tabicadas	20–25	48 (18–76)
<b>Traqueidas</b>	Pared	3,3	21	≤5	3–4			
Puntuaciones	Uniseriadas, pocas en pares opuestos	Uniseriadas areoladas		Uniseriadas contiguas, areoladas	Uniseriadas, areoladas, de areola circular a elíptica	Uniseriadas, areoladas	Uniseriadas, areoladas	Uniseriadas contiguas, areoladas, circulares y ovals
<b>C.C.</b>					R		P	R y T
<b>Parénquima axial</b>	Ausente	Difuso con distribución variable	Ausente	Apotraqueal, difuso	Difuso con distribución variable	Apotraqueal abundante	Difuso	Difuso, escaso
<b>Tipos</b>	Uniseriados, pocas biseriados	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Ho, Uniseriados, bajos	Ho, Uniseriados	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Ho, Uniseriadas raras biseriadas	Ho, Uniseriados relativamente bajos
<b>Altura (nº de células)</b>	1–32	1–17		1–23	1–27 (3 a 12)	1–70	1–8	8 (2–26)
<b>Longitud (µm)</b>		24–300	101 (97–127)	380	29–657	284 (32–1140)		182 (55–400)
<b>Ancho (µm)</b>		11–21	15	11	14–20	10		38 (20–50)
<b>Densidad (mm)</b>		5–10	8 (6–11)	6–9	11–14	14		5 (4–8)
<b>C/C</b>	Tipo, nº de puntuaciones	Cupressoide, taxodioide, o pinoide	Cupressoide, 1 grande y oval	Cupressoide, 4 en su mayoría, lenticulares areoladas	Cupressoide, 1–3 y pequeñas	?, 1–2	?, 1–3	Cupressoides a piceoides; 2–4
<b>DP (µm)</b>	1–3	7–14			7	5–9	6–9	6 (3–9)

**TABLA IV.2.** Comparación de *Podocarpoxyton 1 sp. nov.* con especies actuales (Tortorelli, 1956; Patel, 1967; Paula *et al.*, 2000; García Esteban *et al.*, 2002; Ramalho de Carvalho, 2004, Richter *et al.*, 2004). D.T. = diámetro tangencial, D.R. = diámetro radial, C.C. = contenido celular, R y T = en radio y traqueidas; D = distinguibles, LD = levemente distinguibles, I = indistinguibles; DP = diámetro de puntuaciones de campos de cruzamiento; Ho = homogéneo; C/C = campo de cruzamiento.

## Comparación con especies fósiles

Las maderas fósiles poseen una estructura similar a las maderas de las Podocarpaceae en particular a *Podocarpoxyton* Gothan género establecido para fósiles semejantes a las especies actuales de *Podocarpus* y *Dacrydium* (Gothan, 1905). La presencia de puntuaciones generalmente contiguas uniseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, radios homocelulares, presencia escasa de parénquima axial y campo de cruzamiento generalmente del tipo cupressoide sugieren una estrecha relación con *Podocarpoxyton*.

La gran lista de fósiles con morfología *Podocarpoxyton* estudiada hasta la actualidad (Bose & Maheshwari, 1974; Cevallos-Ferriz, 1992; Vozenin-Serra & Grant-Mackie, 1996; Del Fueyo, 1998; Gnaedinger, 2007), llevó a un extenso análisis de comparación. De acuerdo a las particularidades de las muestras en estudio el número se redujo a las presentes en la Tabla IV.3.

Especies	<i>Podocarpoxylon paraleitfolium</i>	<i>P. garcie</i>	<i>P. austroamericanum</i>	<i>P. indicum</i>	<i>Podocarpoxylon</i> sp Cevallos-Ferriz	<i>P. sarmai</i> Varma	<i>Podocarpoxylon</i> 1 sp. nov.
Edad-	Triasico inf.	Cretacico sup.-	Jurasico medio	Pérmico inferior-	Cretácico-	Cretácico	Pleistoceno
Lugar	N. Zelanda	Argentina (San Cruz)	Argentina (San Cruz)	Argentina (La Rioja)	Norte de México	India	Este trabajo
Anillos de crecimiento		LD	D		D	LD	I a LD
Transición		Poco perceptible	Gradual		Gradual	Poco perceptible	Ausente - gradula
D. T. (µm)		28-40	31 (22-41)	36 (23-45)	50-65		48 (18-76)
Traqueidas	Puntuaciones Uniseriadas contiguos	Uniseriadas , circular y separadas	Biseriados, menos frecuentes uniseriados contiguos separados	Uniseriadas , circulares areoladas, espaciadas	Uniseriadas, areoladas, raras biseriadas	Uniseriadas , circulares separadas o contiguas	Uniseriadas contiguas, areoladas, circulares y ovales
Diámetro (µm)		8-14	11-19		13-26	13-16	
C. C.							R y T
Parénquima axial	Presente	Presentes, escaso y difuso	Presente		Difuso	Escaso	Difuso y escaso
Tipo	Ho	Ho	Ho	Ho	Ho	Ho	Ho
Ancho	1	1 (2)	1	1 (2)	1	1	1
Altura (nº de células)	1-12	(3) 1-15	1-14	7 (2-10)	1-56	8 (1-18)	8 (2-26)
Tipo, nº de puntuaciones	1-2	1-2 , circular	Podocarposoide; 1-4 oval	Areoladas, 2-3 hileras verticales	Podocarpoides , 1-2 raro hasta 4	2-4, ovales a oblongas o simples	Cupressoides 1-4
DP (µm)		3-5	6-7.5				6 (3-9)

TABLA IV.3. Comparación entre especies de *Podocarpoxylon* (Bose & Maheshwari, 1974; Cevallos-Ferriz, 1992; Vozenin-Serra & Grant-Mackie, 1996; Del Fueyo, 1998; Gnaedinger, 2007). Referencias Anillos de crecimiento D = distinguibles, LD = levemente distinguibles; DP = diámetro de puntuaciones.

*Podocarpoxylon paralatifolium* Vozenin-Serra y Grant-Mackie 1996, *Podocarpoxylon sp* Cevallos-Ferriz y *P. sarmai* Varma se asemejan con los ejemplares estudiados en tener puntuaciones de traqueidas uniseriadas circulares, contiguas, en la presencia de parénquima axial escaso y difuso, y en los radios uniseriados, homogéneos. Solo con *Podocarpoxylon sp.* y *P. sarmai* llegan a coincidir además en el tipo y número de puntuaciones en campos de cruzamiento. Con *P. sarmai*, que es la más relacionada, también comparten la altura de radios y la disposición de las traqueidas observadas en corte transversal. No se ha encontrado una descripción completa de todos los caracteres de este último.

***Podocarpoxylon 2* sp. nov.**

**Figura IV.21. 1–10; Figura IV.22. 1-6**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 109, CIDPALBO-MIC 1366 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Concordia, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 116, CIDPALBO-MIC 1373 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Familia Podocarpaceae, tiene una marcada afinidad con el género actual *Podocarpus* Labill.

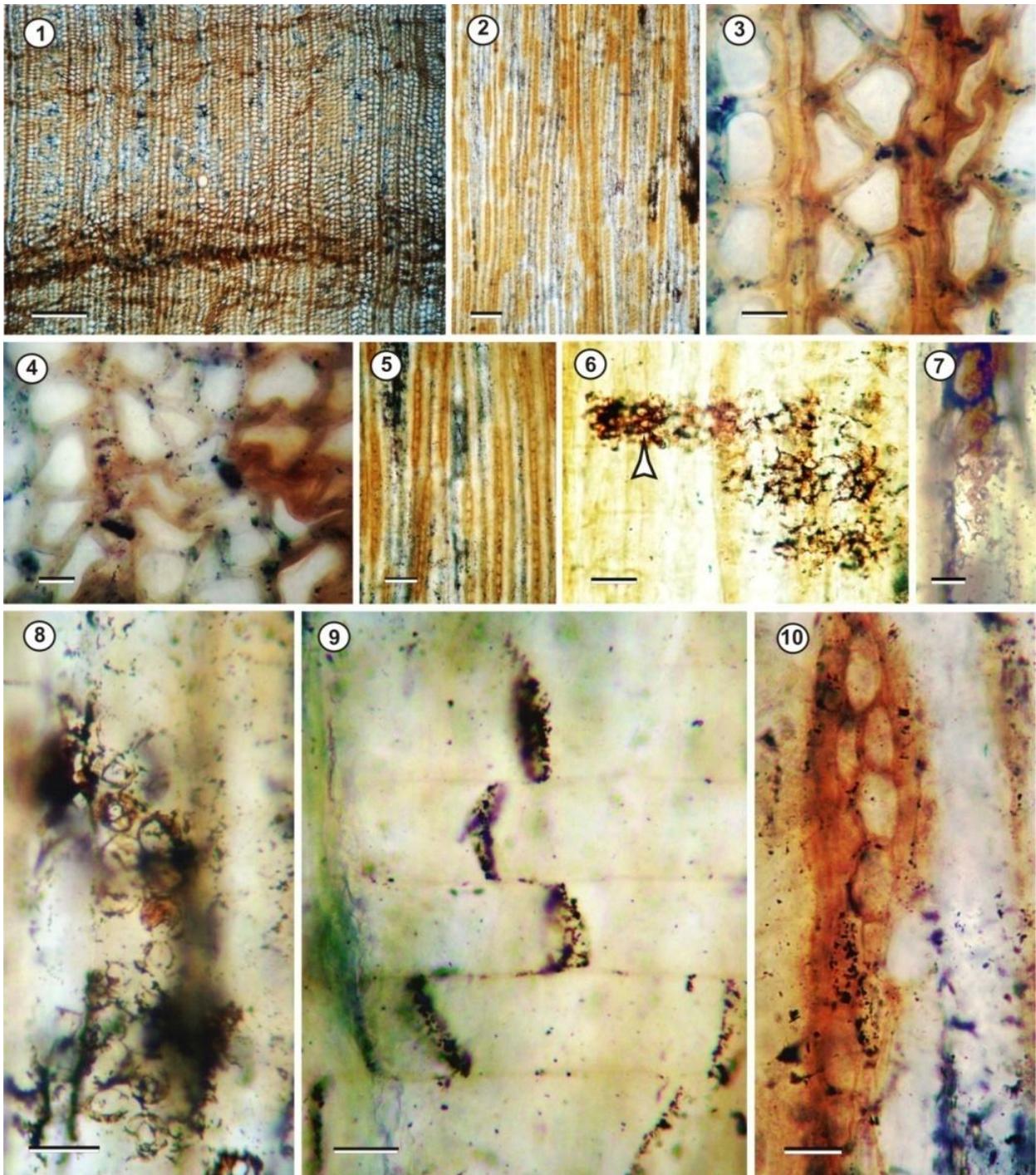
**Observaciones.** La muestra presenta malformaciones estructurales atribuibles posiblemente por los procesos de fosilización.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento distinguibles, se observan sectores donde la transición entre el leño tardío y el temprano es gradual (Fig. IV.21. 1; IV.22. 1). Traqueidas ovales a poligonales y angulares en el leño temprano, muy variables, presentan disposición radial. Diámetros tangencial promedio de 62 (38–84)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 52 (25–79)  $\mu\text{m}$ . Espesor de paredes con un promedio de 10 (5–13)  $\mu\text{m}$ , delgadas. En el ejemplar CIDPALBO-MEG 109 las traqueidas del leño tardío están dispuestas irregularmente y muy comprimidas radialmente (Fig. IV.21. 1, 3, 4). Los ejemplares presentan espacios intercelulares entre traqueidas. Radios con una densidad de 9 (7–16) por mm lineal, separados por 2 a 6 hileras de traqueidas. Algunas traqueidas muestran contenidos oscuros (resinoso?) en su interior. Parénquima axial escaso y difuso.

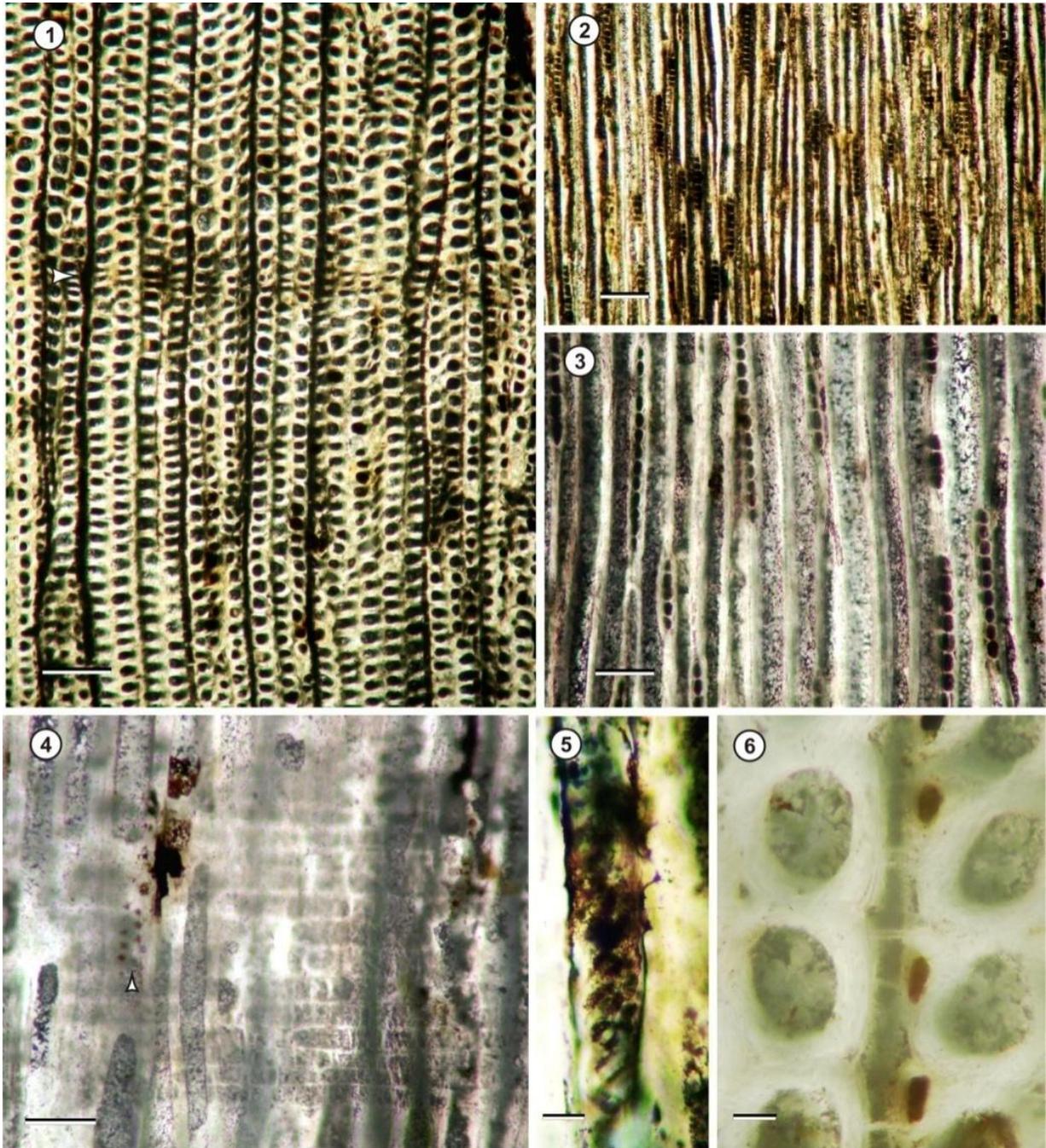
En el corte longitudinal radial, las traqueidas se disponen en sentido rectilíneo. Traqueidas con puntuaciones uniseriadas contiguas y también se observaron biseriadas alternas, areoladas, circulares a levemente ovales. Diámetro tangencial promedio de 15 (10–25)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 13 (10–

22)  $\mu\text{m}$ , aberturas circulares evidentes con un diámetro de 3 (1–3)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.21. 7, 8; IV.22. 4, 5). Los radios homocelulares de paredes horizontales y verticales lisas, con sus extremos levemente inclinados. Las células procumbente de los radios en sección horizontal miden en promedio 138 (87–190)  $\mu\text{m}$ , y en sección vertical de 28 (25–30)  $\mu\text{m}$ . Los campos de cruzamiento son difícilmente visibles, aparentemente tendrían puntuaciones areoladas del tipo cupressoides dispuestas en número de 2 a 3 por campo de cruce, redondeadas a ovals, diámetro promedio de 8 (6–10)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.21. 6; IV.22. 4).

En corte longitudinal tangencial, el sistema radial es homogéneo, constituidos por radios uniseriados, muy escasas radios con células agregadas (Fig. IV.21. 2, 5, 10; IV.22. 2, 3). Altura de los radios muy variables, con un promedio de 461 (90–882)  $\mu\text{m}$  y de 15 (2–30) expresada en número de células, medianos, con un ancho promedio de 14 (10–18)  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.21.** *Podocarpoxylon 2* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 109). 1, disposición de traqueidas y anillos de crecimiento; 2, sistema de radios uniseriados; 3 y 4, disposición y contornos de traqueidas; 5, detalles de radios; 6, puntuaciones cupressoides 2 por campo de cruzamiento; 7, detalle de puntuaciones uniseriadas en pared radial de traqueidas; 8, detalle de puntuaciones biseriadas alternas en paredes radiales de traqueidas; 9, células de radios en corte longitudinal radial; 10, detalle de radios parcialmente biseriado o uniseriado con células agregadas. Corte transversal: 1, 3, 4; Corte longitudinal tangencial: 2, 10; Corte longitudinal radial: 5–9. Escalas gráficas: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 3, 4, 6–10 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.22.** *Podocarpoxyylon 2 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 116). **1**, disposición de traqueidas y radios; **2**, sistema radial; **3**, detalle de radios uniseriados; **4**, vista general de traqueidas, puntuaciones y células de radios; **5**, detalle de puntuaciones uniseriadas de traqueida; **6**, detalle de traqueidas, radios y parénquima axial. Corte transversal: 1, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 3, 5; Corte longitudinal radial: 4. Escalas gráficas: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 4 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5, 6 = 20  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

El género actual *Podocarpus* se caracterizan por poseer radios con altura que van desde 1 a 40 células, bajos a medianos. Los campos de cruzamiento del tipo cupressoide, constan de una puntuación grande y simple o hasta 4 más pequeñas, caracteres que comparte con los fósiles en estudio. Se incluyó a las comparaciones a nivel específico especies de Podocarpaceae afines a los ejemplares y a *Saxegothaea conspicua* por poseer características comparables (ver Tabla IV.4).

	Especies	<i>Podocarpus andinus</i>	<i>Saxegothaea conspicua</i>	<i>P. brasiliensis</i>	<i>P. lambertii</i>	<i>P. nubigenus</i>	<i>P. parlatorei</i>	<i>Podocarpoxyton 2 sp. nov.</i>
<b>Anillos de crecimiento</b>		D	D	D	L D	L D	D	L D
<b>Transición</b>		Gradual	Gradual	Gradual		Gradual	Gradual	Gradual
<b>Traqueidas</b>	D.T.		20	≤39	I.te. 30; I.ta. R.10 a 13, t. 25	22 (12-24)	tabicadas	62 (38-84)
	Pared	21		≤5	3 a 4			10 (5-13)
	Puntuaciones	Uniseriadas areoladas	Biseriadas, libres o apareadas		Uniseriadas areoladas	Areoladas, de areola circular a heliptica	Uniseriadas, areolada	Biseriadas alternas, raras uniseriadas contiguas
	Diámetro	12				9 a 12	16	d.r. 18 (15-25)
	<b>Parénquima axial</b>	Difuso con distribución variable			Ausente	Apotraqueal, difuso	Difuso y escaso	Apotraqueal abundante
<b>Radio</b>	Tipo	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Uniseriadas, rara biseriadas o uniseriadas con células agregadas	Ho, Uniseriados, bajos	Ho, Uniseriados	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas	Ho, Uniseriados, muy pocos con células agregadas
	Altura (nº de células)	1-17	1-20		1-23	1-27 (3 a 12)	1 a 70	13 (2-30)
	Longitud (µm)	24-300	29-350	101 (97-127)	380	29-657	284 (32-1140)	390 (69-882)
	Ancho	11-21	17 (21-37)	15	11	14-20	10	13 (10-18)
	Densidad (mm)	5-10	7	8	6-9	11-14	14	7-16
<b>Campos de Cruzamiento, nº de puntuaciones</b>	1 grande y oval; d.t. 7 a 14 µm	1-2			4 en su mayoría, lenticulares areoladas	1-3; miden hasta 7 µm-pequeñas	1-2; miden entre 5-9 µm	Cupressoides; 2-3, 8 (6-10)µm

**TABLA IV.4.** Comparación de *Podocarpoxyton 2 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 116) con especies del género *Podocarpus* actuales (datos tomados de Tortorelli, 1956; Patel, 1967; Paula *et al.*, 2000; García Esteban *et al.*, 2002; Ramalho de Carvalho, 2004, Richter *et al.*, 2004). Referencias I = indiferenciado, D = demarcado, LD = levemente marcados; D.T. = diámetro tangencial, Radios Ho = homocelulares; He = heterocelulares.

Los ejemplares CIDPALBO-MEG 109 y 116, de ahora en más nombrados como *Podocarpoxyton 2* sp. nov., mostró cierta afinidad con *Saxegothaea conspicua*, por compartir caracteres como: tipo de puntuaciones en las paredes de las traqueidas y tipo radios, pero se encontró diferencias marcadas en los campos de puntuaciones, altura de los radios que son bajos y en el diámetro de traqueidas que es menor que en el material fósil.

*Podocarpoxyton 2* sp. nov., comparte afinidad en los caracteres anatómicos de xilema con las especies *P. nubigenus* y *P. parlatorei*, semejanzas como tipo y altura de radios, en cierta medida las puntuaciones en las paredes de las traqueidas, en las puntuaciones en los campos de cruzamiento, en la presencia de parénquima axial, tanto en la muestra en estudio como en *P. nubigenus* el parénquima es escaso y difuso a diferencia de *P. parlatorei* que es abundante.

En resumen, las diferencias que presenta *P. parlatorei* como puntuaciones de la traqueidas uniseriadas, parénquima axial abundante lo alejan de *Podocarpoxyton 2* sp. nov. dando lugar a *P. nubigenus* como la más próxima.

### Comparación con especies fósiles

La Tabla IV.5 presenta las comparaciones de *Podocarpoxyton 2* sp. nov. con las especies fósiles más afines.

	<i>Podocarpoxylon garcie</i>	<i>P. austroamericanum</i>	<i>P. mazzoni</i>	<i>P. sp (Cevallos-Ferriz)</i>	<i>P. umzambense</i>	<i>Podocarpoxylon 2 sp. nov.</i>
<b>Edad-Lugar</b>	Cretácico-Argentina	Jurásico-San Cruz, Arg.	Paleoceno-Patagonia	Cretácico- México	Sur de África	este trabajo
<b>AC</b>	LD	D	D	D	D	D
<b>Transición</b>	Poco perceptible	Gradual	Gradual	Gradual	Gradual	Gradual y semigradual
<b>D.T. (µm)</b>	28–40	31 (22–41)	57 (45–75)	50–65		50 (38–62)
<b>Pared (µm)</b>	6–8			5–10		7 (5–10)
<b>Puntuaciones</b>	Uniseriadas, circular y separadas	Biseriados, menos frecuentes uniseriados contiguos separados	Uniseriados, ocasionalmente biseriados contiguos separados	Uniseriadas, areoladas, raras biseriadas	Uniseriadas y Biseriadas, separadas o contiguas, con barra de Sanio	Biseriadas alternas, escasa uniseriadas contiguas, circulares
<b>Diámetro (µm)</b>	8–14	11–19	12.95 (10.16–15.24)	13–26		d.r. 12 (10–15); d.t. 11 (10–13)
<b>Parénquima axial</b>	Presentes, escaso y difuso	Presente	Raros y difusos	Difuso	escaso	Difuso y escaso
<b>Traqueidas</b>						
<b>Radios</b>						
<b>Tipo</b>	Ho, uniseriados, raros biseriados	Ho, uniseriado	Ho, Uni, raro bi y triseriados	Ho, uniseriados	Uniseriados, Ho	Ho, Uniseriados, raros con células agregadas
<b>Altura (nº de células)</b>	(3) 1–15	1–14	13 (4–24)	1–56	1–25	15 (2–30)
<b>Campos de cruzamiento</b>						
<b>Tipo, nº de puntuaciones</b>	1–2, circular	Podocarpoide; 1–4 oval	Cupressoide, 1–2, circulares	Podocarpoide, 1–2 raro hasta 4	Cupressoide, 1–2	Cupressoides; 2–3
<b>D P (µm)</b>	3–5	6–7.5				

**TABLA IV.5.** Comparaciones con especies fósiles afines a *Podocarpoxylon 2 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 109 y CIDPALBO-MEG 116) (Müller-Stoll & Schultze-Motel 1990; Cevallos-Ferriz, 1992; Bamford & Corbett, 1994; Roberts *et al.*, 1997; Del Fueyo, 1998; Falcon-Lang & Carruth, 2001; Medlyn & Tidwell, 2002; Crisafulli, 2006; Gnaedinger, 2007; Torres *et al.*, 2009; Pujana *et al.*, 2014). Referencias AC = Anillos de crecimiento LD = levemente demarcados, D = demarcados.

El ejemplar fósil fue asignado a *Podocarpoxyton* por presentar entre 2 y 4 puntuaciones del tipo cupressoide en los campos de cruzamiento. Se lo comparó con un gran número de especies fósiles y se acotó a la tabla IV.5, las especies fósiles más afines con el material estudiado: *P. garcie* Del Fueyo 1998, fósil procedente de sedimentos en la Patagonia Argentina integrante de la flora Cretácica, presenta puntuaciones exclusivamente uniseriadas en las paredes radiales de traqueidas, radios relativamente bajos constituidos por hasta 15 células y predominio de una puntuación a raramente dos en cada campo de cruzamiento, caracteres que difieren de *Podocarpoxyton* 1 sp. nov.

*P. austroamericanum* Gnaedinger 2007, fósil Jurásico que se caracteriza por tener solo radios uniseriados y bajos, inferior a 15 células, lo diferencian de la muestra en análisis. *Podocarpoxyton* sp. Cevallos-Ferriz, fósil del Cretácico hallado en el Norte de México difiere en la rara presencia de puntuaciones biseriadas en paredes de las traqueidas y en radios con altura superior a 30 células (Cevallos-Ferriz, 1992).

*Podocarpoxyton mazzoni* (Petriella, 1972) Müller-Stoll y Schultze-Motel 1990 del Paleoceno de la provincia de Chubut (Argentina), se asemeja por el tipo y disposición de puntuaciones en la traqueidas, en la presencia de parénquima axial, en la altura de los radios, en el tipo de puntuaciones en los campos de cruzamiento. Difieren en caracteres importantes como seriación de radios, en el número de puntuaciones en los campos de cruce (Petriella, 1972; Brea *et al.*, 2011).

La presencia de Barra de Sanio en la estructura de *P. umzambense* Schultze-Motel 1966 y la altura de radios de hasta 35 células en *P. cf. woburnense* Seward 1919 alejan su afinidad con los especímenes de la Mesopotamia Argentina, aunque se destaca la correlación significativas, respecto a otros caracteres, halladas en ambos ejemplares pertenecientes a sedimentos del Cretácico del Sur de África (Schultze-Motel, 1966).

## Discusión

Las Coniferales se originaron en el período Triásico y durante el Mesozoico fueron componentes dominantes en las comunidades arbustivas y arbóreas. En el Cenozoico declinó su diversidad con la aparición de las angiospermas (Brodribb & Hill, 1999; Quiroga, 2009).

Actualmente existen 250 especies distribuidas por casi todo el mundo y agrupadas en 60 géneros, por lo general son de hábito arbóreo-monopódicos (Taylor *et al.*, 2009; Earle, 2011).

En la Argentina están bien representadas las Familias Araucariaceae y Podocarpaceae. Las principales características que separan a la familia Araucariaceae de las Podocarpaceae y de otras Coniferales son: la presencia de más de 4 puntuaciones en cada campo de cruzamiento, puntuaciones de las paredes radiales de las traqueidas de disposición contiguas, alternas, generalmente desordenadas con pocas excepciones (Greguss, 1955; Tortorelli, 1956; García Esteban *et al.*, 2002).

Hasta el momento, la evidencia fehaciente de Podocarpaceae para el Pleistoceno en la Argentina fueron aportados a través de estudios polínico provenientes de la Patagonia occidental y austral (Whitlock *et al.* 2006). Anzótegui (1990) describió para el Mioceno de la Fm Paraná la presencia de polen perteneciente a Araucariaceae y Podocarpaceae. En la Formación Ituzaingó (Mio-Plioceno) que aflora en la provincia de Corrientes cita la presencia de palinomorfos de la Familia Podocarpaceae (Anzótegui, 1974; Caccavari & Anzótegui, 1987; Anzótegui & Acevedo, 1995). Recientemente, se describió para la misma formación en la provincia de Entre Ríos un espécimen afín al género actual *Prumnopitys* (Franco, 2011; Brea & Franco, 2015).

La historia evolutiva de las Podocarpaceae del cono sur de Sudamérica y los cambios climáticos y tectónicos del Cuaternario proveen el marco natural para estimar patrones de disyunción geográfica entre especies emparentadas, dentro de esta familia, y las amplitudes de los rangos de distribución (Quiroga, 2009). En este contexto la variación de los elementos celulares muestra sus efectos. Baas & Wheeler (2011) señala la influencia del clima en la estructura, morfología y anatomía en las plantas, dichas afirmaciones se consideran como posible explicación para dar respuesta a las variaciones estructurales encontradas entre las muestras analizadas, y de éstas con las especies actuales.

La familia Podocarpaceae, constituidas por unas 186 especies en 18 géneros, se distribuyen en regiones tropicales y subtropicales, especialmente del Hemisferio Sur, pero a veces también en regiones templado-frías (Tortorelli, 1956; Quiroga, 2009; Earle, 2011). Esta familia monofilética (Conran *et al.*, 2000; Quinn & Price 2003), en el país se encuentra disyunta en al menos tres áreas boscosas: el Bosque Templado Austral, el Bosque Montano de Yungas y la Mata Atlántica juntamente con la Selva Paranaense (Cabrera & Willink, 1973), representada por 6 especies *Podocarpus parlatorei*, *P. lambertii*, *P. nubigenus*, *Lepidothamnus fonkii* Phil., *Saxegothaea conspicua* Lindl. y *Prumnopitys andina* (Zuloaga & Morrone, 1999; Tortorelli, 2009).

Los ejemplares CIDPALBO-MEG 108, 112, 113,114, 115 fueron asignadas en ésta Tesis como *Podocarpoxylon* 1 sp. nov. y presentan afinidad con la especie actual *P. lambertii*.

Las muestras CIDPALBO-MEG 109 y 116, asignadas como *Podocarpoxylon* 2 sp. nov. comparten un número considerable de características en común con *P. nubigenus*.

En cuanto a la comparación con especies fósiles, no se encontraron especies que se ajusten totalmente al material estudiado. Entre las especies comparadas y menos disimil se puede mencionar al fósil descrito por Cevallos-Ferriz (1992), entre otras las características que las diferencian de *Podocarpoxylon* 2 sp. nov. son los radios uni y biseriados y altura.

Todo el material fósil asignado a las Podocarpaceae en la presente Tesis es de origen alóctono, por lo que se considera que esta familia muy probablemente proviene de la alta cuenca del río Uruguay.

Clase MAGNOLIOPSIDA Brongniart 1843  
 Subclase MAGNOLIIDAE Takhtajan 1967  
 Orden LAURALES Juss. Ex Bercht. y J.Presl 1820  
 Familia LAURACEAE Jussieu 1789

Género *Beilschmiedioxylon* Dupéron-Laudoueneix y Dupéron 2005

**Especie tipo** *Beilschmiedioxylon africanum* Dupéron-Laudoueneix y Dupéron 2005

*Beilschmiedioxylon parataubertiana* Ramos, Brea y Kröhling 2012

### Figura IV.23. 1–13

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 9, CIDPALBO-MIC 163 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

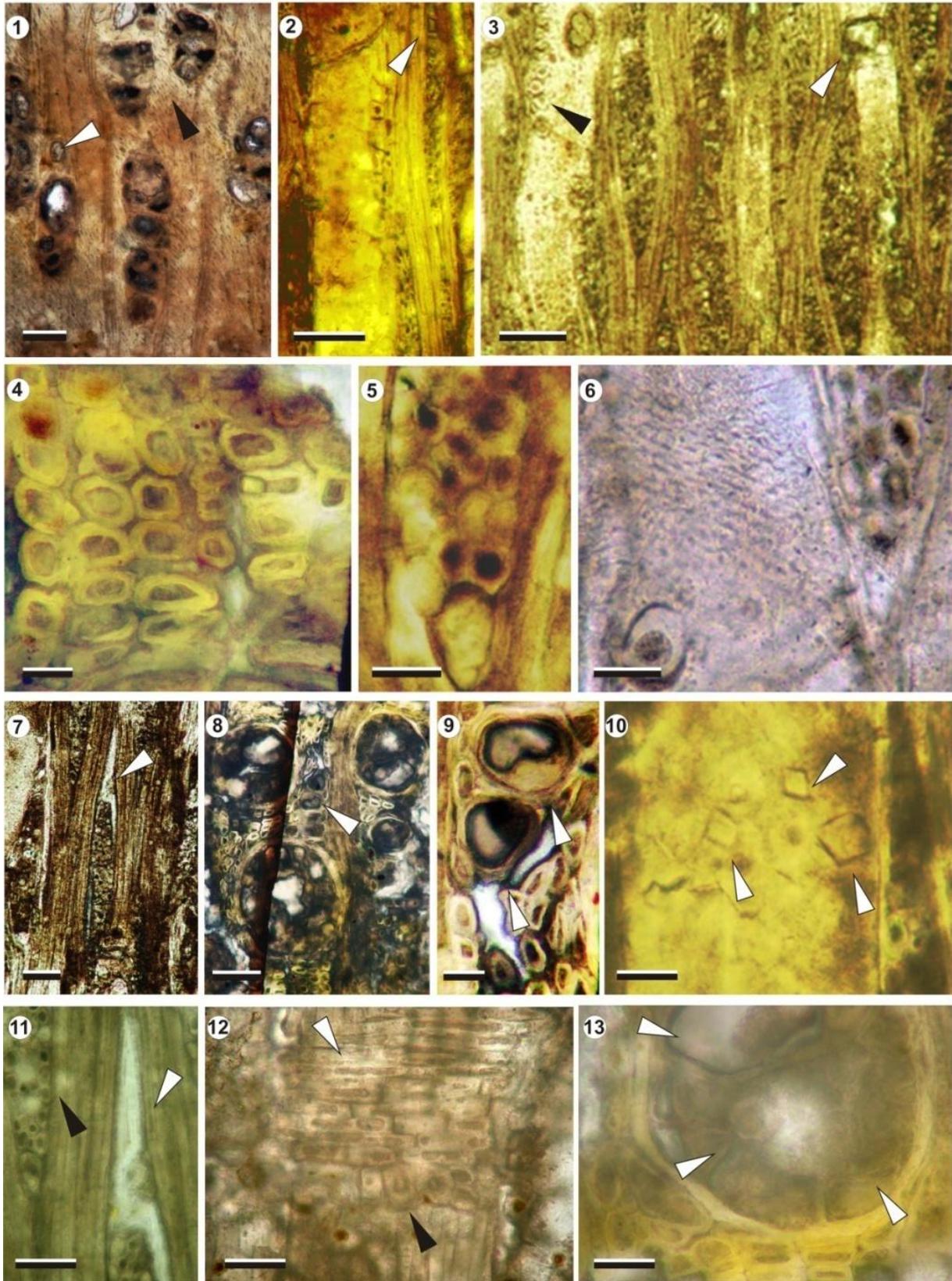
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Beilschmiedia* Nees y a la especie *Beilschmiedia taubertiana* (Schw. et Mez) Kosterm.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento indistinguibles. Porosidad difusa. Vasos solitarios (50%), múltiples radiales de 3 a 5 elementos (40%) y agrupados (10%) (Fig. IV.23. 1), diámetro tangencial promedio de 126 (69–233)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 123 (66–225)  $\mu\text{m}$ , paredes con un espesor promedio de 10 (5–15)  $\mu\text{m}$ , densidad de vasos promedio de 14 (13–18) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con abundante tilosis (Fig. IV.23. 8, 13) y tilosis en formación (Fig. IV.23. 3). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico escaso a raro (Fig. IV.23. 1). Fibras ordenadas en hileras radiales (6–22 hileras entre dos radios consecutivos), poseen contorno hexagonal, oval y/o circular (Fig. IV.23. 4), diámetro promedio de 20 (15–29)  $\mu\text{m}$  y espesor promedio de sus paredes de 5 (3–6)  $\mu\text{m}$ , delgadas a gruesas.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 346 (196–720)  $\mu\text{m}$ , con tabiques horizontales a levemente oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.23. 2, 3). Puntuaciones intervasculares alternas (Fig. IV.23. 3, 6), ornadas, ovales y pequeñas, el diámetro oscila entre 4 a 7  $\mu\text{m}$ . Radios heterogéneos del tipo II de Kribs, predominan los multiseriados (90%), muy escasos 2–3 seriados (5%) y uniseriados (5%) (Fig. IV.23. 3, 5, 7). Radios multiseriados con una altura promedio de 572 (294–1000)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 29 (11–45), radios uniseriados con una altura promedio de 120 (80–150)  $\mu\text{m}$  y de 8 (3–11) expresada en número de células. Radios multiseriados con un ancho promedio de 60 (35–100)  $\mu\text{m}$ , los uniseriados de 35 (25–50)  $\mu\text{m}$  de ancho. Moderadamente numerosos de 8 (7–10) radios por  $\text{mm}$  lineal. Presentan en sus extremos idioblastos con contenidos probablemente oleíferos mucilaginosos (Fig. IV.23. 7, 11). Células "oleíferas" en el parénquima axial (Fig. IV.23. 1, 8; 9). Fibras

septadas y no septadas. Cristales romboidales pequeños (15–25  $\mu\text{m}$ ) en las células verticales de los radios, uno por célula (Fig. IV.23. 2), y en el lumen de los elementos de vasos (Fig. IV.23. 10). Radios y fibras con depósitos sólidos oscuros a rojizos-marrones (Fig. IV.23. 1, 8, 9).

En corte longitudinal radial, radios heterocelulares compuestos por células procumbentes en el cuerpo y células verticales o cuadradas en los extremos (Fig. IV.23. 12).



**FIGURA IV.23.** *Beilschmiedioxylon parataubertiana* Ramos, Brea y Kröhlting 2012 (CIDPALBO-MEG 9). **1**, aspecto general mostrando vasos solitarios y múltiples radiales, parénquima axial vasicéntrico escaso (flecha negra) y "células oleíferas" en parénquima axial (flecha blanca); **2**, radios multiseriados con cristales romboidales (flecha); **3**, radios multiseriados y elementos de vasos con tabiques horizontales a levemente oblicuos, placas de perforación simples (flecha blanca) y tilosis en formación (flecha negra); **4**, detalle de fibras con paredes delgadas a gruesas; **5**, detalle de un radio heterocelular; **6**, detalle de las puntuaciones intervasculares; **7**, "célula oleífera" asociada a un radio multiseriado (cabeza de flecha); **8**, vasos solitarios y "células oleíferas" (flecha); **9**, detalle de las "células oleíferas" mostradas en 8 (flechas); **10**, detalle de cristales romboidales en el lumen de un vaso (flechas); **11**, detalle de "célula oleífera" asociada a un radio multiseriado (flecha blanca) y radio multiseriado (flecha negra); **12**, detalle de radio heterocelular constituido por células procumbentes (flecha blanca) y verticales o cúbicas (flecha negra); **13**, detalle de tilosis (flechas). Corte transversal: 1, 4, 8, 9, 13; Corte longitudinal tangencial: 2, 3, 5, 6, 7, 10, 11; Corte longitudinal radial: 12. Escala gráfica: 1–3, 7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4, 6, 8, 11–13 = 20  $\mu\text{m}$ ; 5, 9 = 30  $\mu\text{m}$ ; 10 = 10  $\mu\text{m}$ .

Género *Xilotipo 3* gen. nov.

Especie tipo *Xilotipo 3* gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo 3* gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.24. 1–13**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 118, CIDPALBO-MIC 1541 (tres preparados microscopicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Ocotea* Aubl., con buena afinidad a la especie *Ocotea acutifolia* (Nees) Mez.

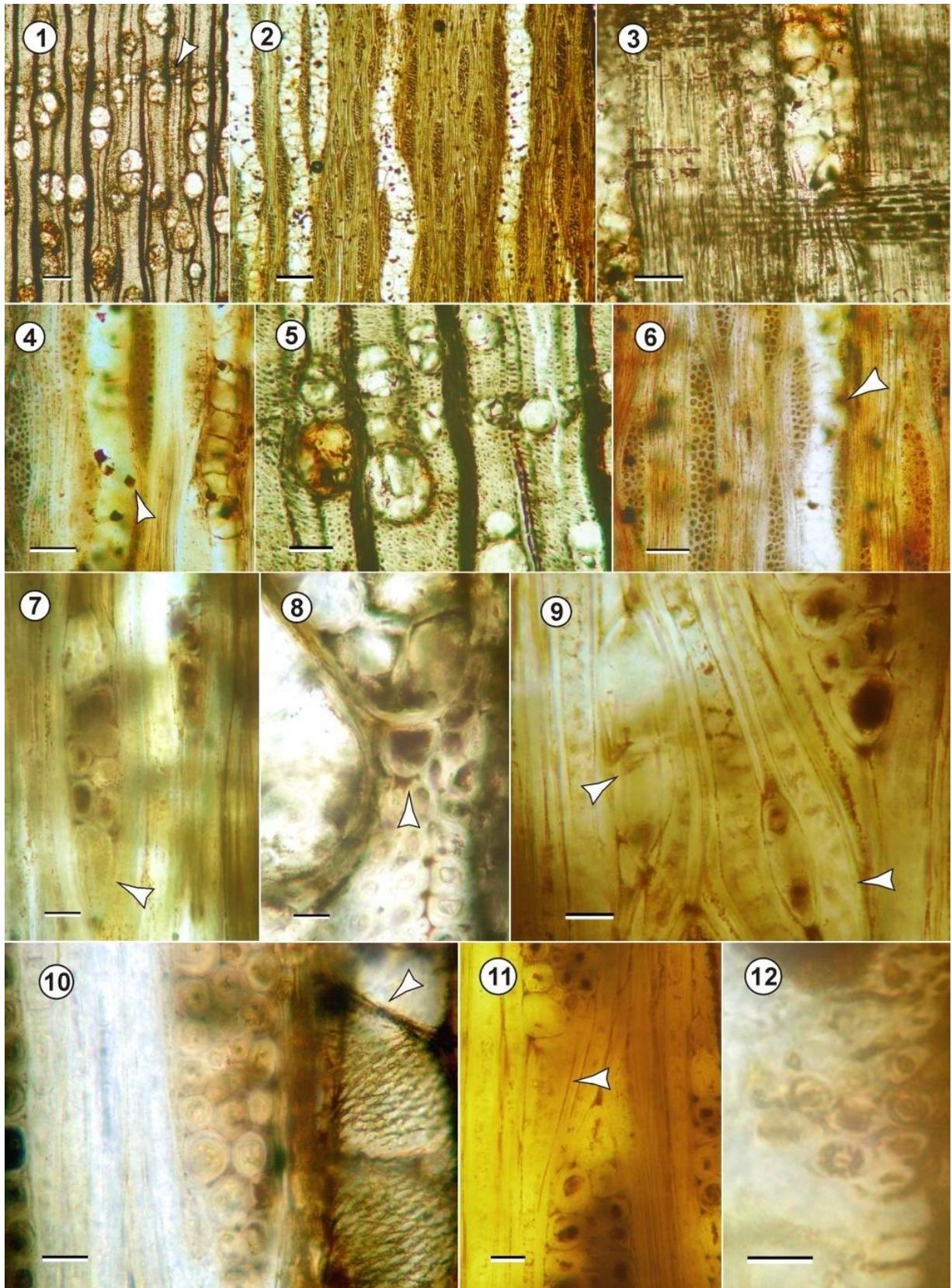
78

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcado levemente por parénquima axial terminal y por la disposición de los vasos en el leño temprano. Porosidad semicircular a difusa. Vasos solitarios (50%), múltiples radiales de 3 a 5 elementos (40%) y agrupados (10%) (Fig. IV.24 1, 5), diámetro tangencial promedio de 126 (43–165)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 127 (35–203)  $\mu\text{m}$ , paredes con un espesor promedio de 10 (6–15)  $\mu\text{m}$ , densidad de vasos promedio de 32 (25–39) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con abundante tilosis y o depósitos oscuros (Fig. IV.24. 5, 8). Radios numerosos en un número promedio de 7 (5–9) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico escaso y apotraqueal disperso y terminal (Fig. IV.24. 1, 5). Fibras ordenadas en hileras radiales, poseen contorno oval y/o circular en algunos sectores poligonales, diámetro promedio de 18 (8–22)  $\mu\text{m}$  y espesor promedio de sus paredes de 5 (3–6)  $\mu\text{m}$ , gruesas a moderadamente gruesa, lumen con depósitos oscuros (Fig. IV.24. 5, 8).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 305 (254–350)  $\mu\text{m}$ , con tabiques oblicuos a levemente oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.24. 3, 6, 10). Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas, ovales y medianas, el diámetro oscila entre 7-10  $\mu\text{m}$  (Fig.

IV.24. 10, 11). Radios heterogéneos del tipo II de Kribs, predominan los multiseriados (90%) de 3–4 seriados, menos frecuentes los uniseriados (10%) constituidos por células cúbicas (Fig. IV.24. 2, 4, 6, 7, 10). Altura promedio general de 330 (76–625)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 27 (3–42). Poseen un ancho promedio de 56 (25–76)  $\mu\text{m}$ . El extremo de la mayoría de los radios se observan idioblastos con contenidos probablemente oleífero mucilaginosos (Fig. IV.24. 7, 11). Células oleíferas en fibras, extremos distales de los radios y parénquima axial (Fig. IV.24. 7, 8, 9, 11). Fibras no septadas. Cristales romboidales pequeños (15–25  $\mu\text{m}$ ) en el lumen de los elementos de vasos (Fig. IV.24. 4). Radios con depósitos oscuros a rojizos-marrones (Fig. IV.24. 6).

En corte longitudinal radial, radios heterocelulares compuestos por células procumbentes en el cuerpo y células verticales o cúbicas en los extremos, en el mismo sector.



**FIGURA IV.24. *Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 118).*** **1**, vista general de disposición y agrupamiento de vasos, parénquima axial vasicéntrico escaso (flecha); **2**, trayecto de elemento de vasos y sistema radial; **3**, vista general de radios heterocelulares y elemento de vasos con tilosis; **4**, detalle de elemento de vasos con cristales romboidales en el lumen (flecha), y tabiques oblicuos; **5**, detalle de disposición radial de las fibras y vasos solitarios y en serie múltiples; **6**, detalle radios multiseriados y elemento de vasos con tabiques oblicuas (flecha); **7**, "célula oleífera" asociada a un radio biseriado (flecha); **8**, vasos con paredes delgadas y células mucilaginosas asociados a los mismos (flecha); **9**, detalle de las "células oleíferas" asociado a las fibras (flechas); **10**, detalle de disposición alterna de las puntuaciones intervascuales, tabiques oblicuos (flecha) y células de radios con depósitos; **11**, detalle de "célula oleífera" asociada a un radio multiseriado (flecha) y fibras no septadas; **12**, detalle de puntuaciones intervascuales areoladas. Corte transversal: 1, 5, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 6, 7, 9–11; Corte longitudinal radial: 3. Escala gráfica: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3–6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7–11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .

### Género *Cryptocaryoxylon* Leisman 1985

**Especie tipo** *Cryptocaryoxylon gippslandicum* Leisman 1986

*Cryptocaryoxylon oleiferum* Ramos, Brea y Kröhling 2015

### Figura IV.25. 1–13

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 131, CIDPALBO-MIC 1554 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Paraje Salto Grande (31° 12' 57,02"S, 57° 55' 41,07"O), Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

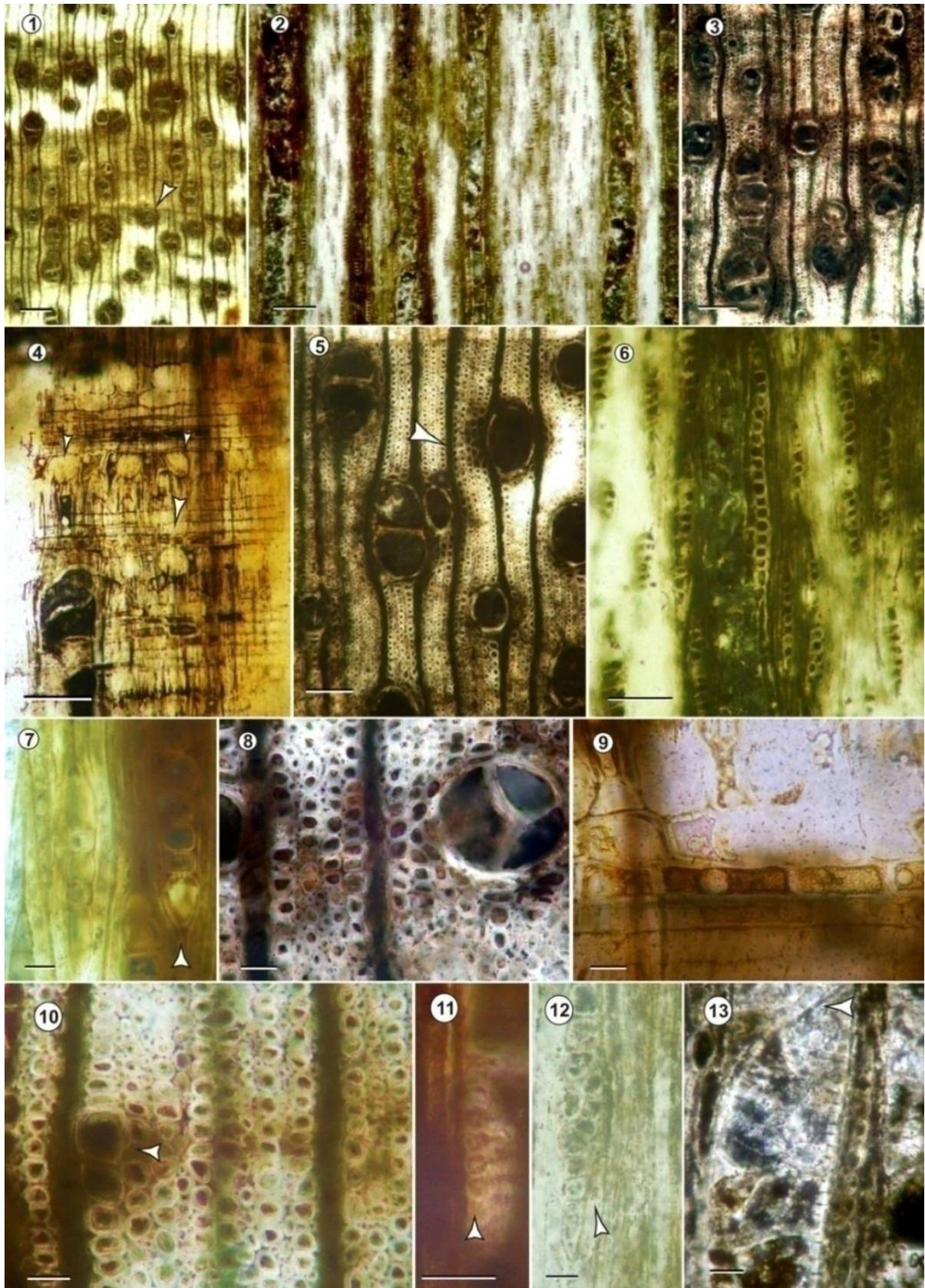
**Afinidad botánica.** Familia Lauraceae, tiene una marcada afinidad con el género actual *Cryptocarya* R. Br.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimientos poco demarcados por compresión radial de las fibras, por parénquima axial inicial y por la disposición de los vasos. Porosidad difusa a semicircular, sin patrón de distribución (Fig. IV.25. 1). Vasos solitarios (45%), múltiples radiales de 2–3 (47%) y de 4 hasta 7 elementos (8%), de contorno oval. Diámetro tangencial promedio de 76 (43–114)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 90 (38–140)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared de 9 (7–13)  $\mu\text{m}$ , delgadas. Tilosis abundante y depósitos oscuros en el lumen de los vasos (Fig. IV.25. 1, 3, 5, 8). Densidad de vasos promedio de 28 (21–38) por  $\text{mm}^2$ , numerosos. Radios numerosos, de 13 (12–16) por mm lineal (Fig. IV.25. 1, 5). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico escaso, aliforme a confluyente cuando los vasos están muy próximos (Fig. IV.25. 1, 3, 5). Fibras ovales a angulares con distribución en hileras radiales, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$ , paredes delgadas a gruesas con un espesor promedio de 4 (2–5)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.25. 8).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo, longitud de vasos entre 278 (220–320)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.25. 2). Puntuaciones intervascuales ovales, areoladas?, medianas y alternas, diámetro promedio de 9 (7–10)  $\mu\text{m}$ . puntuaciones radio-vasculares simples (Fig. IV.25. 9). Placas de perforación simples, tabiques oblicuos (Fig. IV.25. 11, 13). Radios heterogéneos, generalmente uniseriados

(90%), biseriados o uniseriados con células agregadas (10%), con un ancho promedio de 22 (20–42)  $\mu\text{m}$  y una altura promedio de 298 (190–483)  $\mu\text{m}$  y de 15 (4–28) expresada en número de células, altos (Fig. IV.25. 2, 6, 7; 12). Fibras generalmente no septadas.

En corte longitudinal radial, radios heterocelulares constituidos por células procumbentes y células erectas o cúbicas en el cuerpo, en los extremos se observan células oleíferas o mucilaginosas que miden entre 25–50  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. IV.25. 4, 7, 10).



**FIGURA IV.25.** *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131). **1**, vista general donde se observan la distribución de los vasos y los anillos de crecimiento (flecha); **2**, vista general donde se observan la disposición de los radios y los elementos de vasos; **3**, detalle de vasos dispuestos en serie múltiples radiales, todos con depósitos oscuros, parénquima axial vasicéntrico escaso y trayecto rectilíneo de los radios; **4**, radios heterocelulares y disposición de células mucilaginosas en los mismos (flecha); **5**, detalle de vasos solitarios y radios delgados (flecha); **6**, detalle de radios uniseriados, largos; **7**, detalle de radios uniseriados y uniseriados con células agregadas y células "oleíferas" en el extremo del radio (flecha); **8**, detalle de fibras con paredes delgadas con disposición rectilínea y parénquima axial vasicéntrico; **9**, detalle de células procumbentes y cúbicas del radio; **10**, detalle de célula "oleíferas" en corte transversal; **11**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovales (flecha); **12**, detalle de un radio biseriado heterocelular (flecha); **13**, detalle de vaso con placa de perforación simple y tabique oblicuo (flecha). Corte transversal: 1, 3, 5, 8, 10; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 7, 11--13; Corte longitudinal radial: 4, 9. Escala gráfica: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3–6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7–13 = 20  $\mu\text{m}$ .

### Comparación con especies actuales

Las características anatómicas de los especímenes designados como *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (CIDPALBO-MEG 9), *Xilotipo 3* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 118) y *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131) restringen las comparaciones a especies que pertenecen a la familia Lauraceae, las cuales se distinguen por presentar porosidad difusa, vasos solitarios, múltiples radiales y agrupados, con tilosis, puntuaciones medianas a grandes, alternas, radios predominantemente de 2–4 células de ancho y ocasionalmente uniseriados, homocelulares o heterocelulares, puntuaciones radiovasculares distintas a las intervasculares, fibras septadas y no septadas, con algunas excepciones, como numerosas especies de los géneros *Beilschmiedia*, *Ocotea*, *Cryptocarya* que presentan solo fibras no septadas, parénquima escaso vasicéntrico y células oleíferas o mucilaginosas (Metcalf, 1987; Patel, 1987; Richter, 1987; Wheeler *et al.*, 1987; Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005; León, 2000; León & Espinosa de Pernía, 2000a, b; Parra, 2009).

84

La distinción de los órganos reproductores y vegetativos de la familia posibilita la diferenciación de sus géneros, no obstante la anatomía del leño también ofrece caracteres discriminantes dentro de los géneros actuales analizados (Richter, 1987; Callado & Costa, 1997).

En la Tabla IV.6 se muestran los caracteres del leño de los distintos géneros más afines a los leños fósiles en estudio. El análisis mostró una afinidad estrecha de CIDPALBO-MEG 118 –*Xilotipo 3*– con el género actual *Ocotea* y CIDPALBO-MEG 131 a *Cryptocarya* asignado a *Cryptocaryoxylon oleiferum*. Asimismo en Ramos *et al.* (2012a) fue descrita *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (CIDPALBO-MEG 9) afín a *Beilschmiedia*.

	Porosidad	Vasos	PI	Fibras	PP	Tilosis	PA	Radios	Cristales	PRV	Células oleíferas
<i>Beilschmiedioxylon parataubertiana</i>	Difusa	M-G	Alternas, ovales	S, NS	Simple	P	V	He, Multiseriados	P		PA, R
<i>Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.</i>	Difusa	S, SM	Alternas	NS, S	Simple	P	V	He, Multiseriados	P		PA, R, F
<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	Difusa a semicircular	P-M	Alternas, ovales	NS, S	Simple	P	V, A, C	He, Uniseriados	A	Simples, ovales	R, PA
<i>Chlorocardium</i>	Difusa	S, SM	Alternas	NS	Simple	P	V	Ho, He biseriados (1-3)	A		A
<i>Beilschmiedia</i>	Difusa	M-G	Alternas, circulares a ovales	NS, S	Simple, a escariforme	P	P, V-A	He, multiseriados y pocos uniseriados	Sílice	Areola simple redondeadas y alargadas	PA
<i>Cryptocarya</i>	Difusa	P-M	Alternas	NS, S	Simple	R	P, V	He-Uni-Multiseriados(4)	P, sílice	?	?
<i>Dicypellium</i>	Difusa	M	Alternas	S	Simples	Escaso	V	He, Uniseriados	A	?	PR, PA, F
<i>Ocotea</i>	Difusa	S, SM	Alternas	S	Simple y escariforme	P	P, V, A y Dy	Ho-He, uniseriados	A, P	Areola reducida, redondeadas y alargadas	PA, R, F
<i>Aniba</i>	Difusa	S, SM	Alternas	S	Simples	P, esclerosadas	P	He, biseriados	P	Areola grandes de forma irregular	P
<i>Anaueria</i>	Difusa	S, SM 2	Alternas, circulares y poligonales	NS	Simples	O	P, A, C	He, uniseriados(3)	P, sílice	≈ PI	PA
<i>Nectandra</i>	Difusa	S, MS	Alternas	S	Escalariforme y simples	P	P, V, A, C	Ho-He, uniseriados (5)	A, P	Areola reducida, redondeadas y alargadas	P, A

**TABLA IV.6.** Comparación de los especímenes fósiles con géneros actuales de Lauraceae (datos tomados de Richter, 1981, Metcalfe, 1987, Patel, 1987, Callado & Costa, 1997, León, 2000, 2001a, b; Ramos *et al.*, 2012) Referencias: Vasos SM = en series múltiples radiales, S = solitarios, DT = diámetro tangencial, P = pequeños, M = medianos, PP = placa de perforación, PI = puntuaciones intervasculares; Fibras S = septadas, NS = no septadas; PA = parénquima axial, V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, M = marginal, D = difuso disyunto; Radios He = heterocelulares, Ho = homocelulares; Cristales P = presentes, A = ausentes; PRV = puntuaciones radiovasculares, Células oleíferas R = radios, F = fibras, PA = parénquima axial, PR = parénquima radial

## Comparaciones de *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (CIDPALBO-MEG 9)

Del análisis surge que se encontró una gran afinidad con *Aniba*, *Cryptocarya* R. Brown y *Beilschmiedia* C.G.D Ness, siendo con este último más estrecha las semejanzas. Con *Aniba* se diferencia en la tendencia a tener vasos con contornos angulares, en los radios que son predominantemente biseriados, carecen de depósitos o sílice y presentan cristales tabletoide. Las células oleíferas frecuentemente se observan en el parénquima axial y poco frecuente asociadas a las células de los radios. *Cryptocarya* se caracteriza por la ausencia de células oleíferas y/o presentes en parénquima radial, presentan dos tipos de radios, los uniseriados con predominio de células cuadrangulares o verticales y radios triseriados, ambos tipos distribuidos uniformemente (Richter, 1981, Metcalfe, 1987, Patel, 1987, Callado & Costa, 1997, León, 2000, 2001a, b).

*Beilschmiedioxylon parataubertiana* (Ramos *et al.*, 2012a) se asemeja a *Beilschmiedia* en el diámetro de los vasos, la densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, el diámetro de las fibras y en la presencia de cristales en los radios (Callado & Costa, 1997). Aunque algunos autores (Patel, 1987; Tressens, 1997; León & Espinosa de Pernía, 2000a; Parra, 2009) postularon que numerosas especies de *Beilschmiedia* están caracterizadas por la ausencia de cristales y por la presencia de sílice; otros (Richter, 1981, 1987; Callado & Costa, 1997) confirmaron la presencia de cristales en varias especies de este género.

Dos especies de *Beilschmiedia* de Nueva Zelanda, *B. tarairi* (A. Cunn.) Kirk y *B. tawa* (A. Cunn.) Kirk, descritas por Patel (1987) comparten una estrecha relación con el material fósil estudiado. Sin embargo, la primera se diferencia en el tipo de parénquima axial, que es bandeado y en la abundancia de células oleíferas. Con la segunda, se diferencia en el tipo de parénquima axial que es bandeado y abundante.

*Beilschmiedia taubertiana* (Schw. et Mez) Kosterm, especie endémica de los bosques atlánticos del sur de Brasil, caracterizada por presentar porosidad difusa, vasos solitarios (44%), múltiples radiales de 2–4 (51%) o agrupados (4%), contorno circular a oval, vasos con diámetro tangencial de 121 (95–137) μm, una longitud de vasos de 503 (202–660) μm, con 8 a 14 vasos por mm<sup>2</sup>, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas circulares o poligonales, fibras con diámetro tangencial promedio de 23 (19–29) μm, parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente, radios de 8 (6–11) por mm lineal, uniseriados compuestos por células cuadrangulares a verticales, 1–6 células de alto, y de 181 (85–322) μm y multiseriados de 2–5 células de ancho, con un ancho promedio de 47 (26–75) μm, radios homocelulares y heterocelulares compuestos por células procumbentes, cúbicas o verticales, cristales en radios y células oleíferas asociada al parénquima axial, todos estos caracteres enmarcan a *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (CIDPALBO-MEG 9). Debido a la preservación del leño fósil no fue posible corroborar la presencia de puntuaciones radio-vasculares elongadas horizontalmente y diagonales, similares a las

puntuaciones del parénquima y sílice y cristales de arenillas de sílice en células de los radios (Tressens, 1997).

### Comparaciones de *Xilotipo 3 gen. nov. y sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 118) con *Ocotea*

Tanto *Beilschmiedia*, *Ocotea* como *Cryptocarya* tienen estructuras del xilema muy similares, pero con particularidades propias que diferencia a estos géneros. Los géneros *Beilschmiedia* y *Ocotea* comparten los siguientes caracteres: porosidad difusa, vasos solitarios y en serie múltiples radiales, placa de perforación simple, puntuaciones intervasculares generalmente grandes (alrededor de 12  $\mu\text{m}$ ), presencia de tilosis en vasos y células oleíferas (Normand & Paquis, 1976). Sin embargo los vasos en *Ocotea* son más densos (13  $\text{mm}^2$ ), y en *Beilschmiedia* (6 por  $\text{mm}^2$ ); las células oleíferas se ubican generalmente en radios aproximadamente el 80% según Richter (1981). *Ocotea* tiene generalmente fibras septadas, mientras que en *Beilschmiedia* carece de ellas o son raras; la presencia de parénquima terminal es común en *Beilschmiedia* y ausente o poco común en *Ocotea*.

*Nectandra saligna* Nees et Mart. Ex Nees, especie que habita en las selvas misioneras, posee una densidad moderada de vasos coincidiendo en este punto con el *Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.*, pero difiere en tener fibras septadas y radios comúnmente biseriados.

Más allá de la estrecha homogeneidad de la estructura anatómica de *Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 118) con especies del género *Beilschmiedia*, especies de *Ocotea* comparten mayor números de coincidencias entre ellas densidad de vasos y posición de células mucilaginosas (León, 2000). Muchas especies de *Ocotea* descritas por León (2000b) para Venezuela poseen células mucilaginosas en fibras como es el caso de *O. barcellensis* y *O. catharinensis*, carácter que lo relaciona con el fósil en análisis. En particular la especie *O. acutifolia* descritas por Tortorelli (1956) resulta ser más coincidente, las características se detallan en tabla IV.7.

Hernández (1995) observó en *O. acutifolia* placa de perforación simple y en ocasiones escalariforme con hasta 4 barras. Las especies *O. lanceolata*, *O. puberula* y *O. acutifolia* poseen fibras no septadas (Tortorelli, 1956), caracteres comparables a *Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 118).

Por lo general las especies de Lauraceae poseen puntuaciones intervasculares medianas a grandes. Sin embargo, Metcalfe (1987) señala que las puntuaciones intervasculares son muy variables en tamaño, en los géneros *Lindera*, *Ocotea* y *Persea*, aunque bien acentuada en la segunda.

En la Tabla IV.7 se expone las diferencias mínimas que presentan las especies más afines de *Ocotea* de Sudamérica con el material bajo análisis.

		<b><i>Xilotipo 3</i> gen. nov. sp. nov.</b>	<b><i>Ocotea</i> <i>acutifolia</i></b>	<b><i>O. puberula</i></b>	<b><i>O.</i> <i>catharinensis</i></b>
<b>Vasos</b>	Agrupación	Solitarios 55%	Solitarios 55%	60%	63%
	Densidad	32 (25–39)	4–50	4–50	10–22
	Diámetro	126 (43–165)	100 (60–130)	120 (60–150)	101 (45–145)
<b>Puntuaciones</b>		7–10	≥8	≥8	7–10
<b>Fibras</b>		No septadas	No septadas ≈septadas	No septadas ≈septadas	Septadas
<b>Radios</b>	Altura	330 (76–625)			500 (215– 900)
	Ancho Nº	3–4 (1–4)	3–4 (2)	3 (1–2)	2–3
	Densidad	7 (5–9)	5–7	5–7	
<b>Parénquima axial</b>		Paratraqueal, difuso	Paratraqueal, difuso	Paratraqueal	Paratraqueal
<b>Células oleíferas</b>		Radios, parénquima y fibras	Radios	Radios	Radios, parénquima y fibras

**TABLA IV.7.** Comparación de especies de *Ocotea* con *Xilotipo 3* gen. nov. sp. nov. CIDPALBO-MEG 118 (datos tomados de Tortorelli, 1956; Da Silva & Medeiros, 2000; León, 2000, 2001b).

### Comparación de *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131)

El ejemplar fósil estudiado comparte caracteres con los géneros *Ocotea*, *Nectandra* Nees & Mart., *Dicypellium* Nees & Mart., *Beilschmiedia* y *Cryptocarya*. Los caracteres que caracterizan a *Ocotea* y lo diferencian del material estudiado son el tipo de porosidad, de puntuaciones intervasculares y de radios. *Nectandra* se diferencia del ejemplar fósil por el predominio de las fibras septadas, radios pocos numerosos, con 2–4 células de ancho (Tortorelli, 1956).

*Dicypellium* se diferencia por presentar fibras septadas y en la seriación de los radios. *Beilschmiedia* se diferencia en el tamaño de los vasos, que son de medianos a grandes y en la densidad que es más baja, radios predominantemente de 2 a 3 células de ancho y/o multiseriados, los uniseriados constituidos por células erectas o cuadradas. Los géneros *Beilschmiedia*, *Cryptocarya* y *Tylostemon* Engl. presentan radios típicamente uniseriados y heterocelulares (Metcalf & Chalk, 1950) características comunes de estos géneros.

*Cryptocarya* se caracteriza por poseer radios de dos tipos, uniseriados y multiseriados, siendo los primeros más predominante en algunas especies, carácter que comparte con el fósil bajo análisis. Las puntuaciones intervasculares del leño fósil corresponden a la clase b de la clasificación de Richter (1981, 1987) por tener puntuaciones intervasculares de 8–12 µm con puntuaciones radio-vasculares variables en contorno, redondas a ovaladas, un poco alargadas de forma horizontal, vertical o diagonal.

En Lauraceae la frecuencia de vasos en cadenas radiales es inusual para Lauraceae, pero ocurre por ejemplo en *Cryptocarya kurzii* (Richter, 1981; Wheeler & Manchester, 2002), carácter que comparte con el espécimen en estudio.

En resumen, el material fósil comparte con *Cryptocarya* los siguientes caracteres diagnósticos: porosidad semi-circular a difusa, vasos dispuestos en series múltiples radiales, pequeños a medianos, radios comúnmente uniseriados y presencia de idioblastos secretores oleíferos asociados al parénquima radial.

El ejemplar fósil fue comparado con las especies de *Cryptocarya* que cuentan con descripciones del xilema secundario. *Cryptocarya alba* (Molina) Looser se diferencia de *Cryptocaryoxylon oleiferum* en la presencia de cristales en radios y tilosis esclerosada (Díaz Vaz, 1979; Rancusi *et al.*, 1987). *Cryptocarya manii* Hillebr. se diferencia por tener parénquima difuso y ausencia de células mucilaginosas (Detienne & Jacquet, 1983). *C. aschersoniana* Mez., única especie presente en Argentina, se diferencia por la ausencia de células mucilaginosas y el predominio de radios con más de 3 células de ancho (Richter, 1981; Metcalfe, 1987, Patel, 1987; Callado & Costa, 1997; León, 2000, 2001a). *C. parinerioides* A.C. Sm. coincide con el fósil en la porosidad semicircular a difusa y por presentar radios delgados y altos (Richter, 1987).

### Comparación con especies fósiles

Actualmente existe un amplio registro de especies fósiles pertenecientes a la familia Lauraceae, registradas desde el Cretácico hasta el Pleistoceno, tanto en el Hemisferio Norte como en el Hemisferio Sur (Wheeler & Manchester, 2002; *InsideWood*, 2004). En el presente trabajo se siguieron los criterios propuestos por Dupéron *et al.* (2008) respecto a la sinonimia de *Laurinium* Unger 1845 y *Ulmium* Unger 1842 a *Laurinoxylon* Felix 1883.

### Comparaciones de *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (CIDPALBO-MEG 9)

Los géneros más afines con el ejemplar fósil CIDPALBO-MEG 9 son: *Laurinoxylon*, *Beilschmiedioxylon*, *Paraphyllanthoxylon* Bailey 1924, *Cryptocaryoxylon* Leisman 1985 y *Olmosoxylon* Estrada-Ruiz, Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz 2010 (Tabla IV.8). El análisis ubica al material fósil dentro de *Beilschmiedioxylon*. Este género monotípico fue descrito por Dupéron-Laudoueneix & Dupéron (2005) para el Mioceno en África bajo el nombre de *Beilschmiedioxylon africanum*, caracterizado por presentar: porosidad difusa, vasos solitarios y múltiples radiales, placa de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, parénquima paratraqueal vasicéntrico y a veces bandeado, radios 1–6 seriados, heterocelulares, de dos tipos, predominando los multiseriados de 4 células de ancho (95%) y los uniseriados,

escasos, constituidos por células verticales y presencia de cristales pequeños en las células de los radios. Sin embargo, existen diferencias con el material bajo análisis en la distribución de las células oleíferas que en ésta especie son comunes en las fibras, en el agrupamiento de los vasos, en el tamaño de las puntuaciones intervasculares que son de medianas a grandes (10–12  $\mu\text{m}$ ), en la seriación de los radios y en el tipo de parénquima axial. Las puntuaciones radio-vasculares grandes y elongadas presentes en *Beilschmiedioxylon africanum* no pudieron ser observadas en el material estudiado debido a su preservación. La combinación única de caracteres diagnósticos que presenta el ejemplar fósil permitió la creación de una nueva entidad específica, *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (Ramos *et al.*, 2012a, b).

Cabe resaltar las diferencias encontradas en los otros géneros menos vinculados anatómicamente al material en estudio, con *Laurinoxylon*, del terciario de Europa, se encontraron diferencias importantes como porosidad circular, placa de perforación a veces escalariformes, fibras no septadas con puntuaciones radiales. La descripción del género no menciona la presencia de cristales en su estructura (Felix, 1883).

Es de destacar a la especie fósil de éste género que Nishida *et al.* (1990) señala como afín a *Beilschmiedia*, *Laurinoxylon beilschmiedoides* (*Laurinium beilschmiedoides*), del Cenozoico de Chile, se asemeja a *Beilschmiedioxylon parataubertiana* en la ausencia de anillos de crecimiento, la porosidad difusa, la densidad de vasos de 19 (31–11) por  $\text{mm}^2$ , siendo de poco a numerosos, presencia de vasos solitarios (51%), múltiples radiales de 2 o más elementos (49%), placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares circulares o hexagonales, alternas, parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico o apotraqueal difuso. Se diferencia en la ausencia de tilosis, en los radios que son numerosos, de 11–17 por mm lineal, uniseriados (42%), parcialmente biseriados (12%), y en tener solo fibras no septadas.

Siguiendo con la comparación de *Beilschmiedioxylon parataubertiana* con géneros fósiles se encontraron diferencias con *Paraphyllanthoxylon* del Cretácico superior de América del Norte, esta última posee fibras todas septadas sin distinción de puntuaciones. No se menciona la presencia de cristales ni sílice ni la presencia de células de aceites, se describe como muy raro la presencia de radios uniseriados (Tabla IV.8). Con *Olmosoxylon*, del Cretácico superior de México, se diferencia en la distribución irregular dentro de los radios de las células de aceite y radios exclusivamente multiseriados. No se menciona la presencia de cristales ni sílice (Tabla IV.8).

Por último, las diferencias encontradas con *Cryptocaryoxylon*, del Eoceno/Oligoceno de Australia, son porcentaje muy bajo de vasos solitarios, tiene mayor densidad de vasos por  $\text{mm}^2$ . Las células de aceite presentes en fibras, aunque existen especies que las presentan en parénquima radial y axial (Wheeler & Manchester, 2002). Sin embargo este último mostró sus caracteres diagnósticos comparables con *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131).

D.T.	<i>Laurinoxylon</i>	<i>Paraphyllanthoxylon</i>	<i>Olmosoxylon</i>	<i>Beilschmiedioxylon</i>	<i>Cryptocaryoxylon</i>	<i>B. parataubertiana</i>	<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	<i>Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.</i>
M	M			M	P, M	M, G	P, M	P, M
<b>Vasos</b>								
Tipos	Solitarios y múltiples radiales	Multiseriados y solitarios	Solitarios y en series múltiples	Series múltiples y solitarios	Solitarios y en serie múltiples			
Porosidad	Radial	Difusa	Difusa	Difusa	Semicircular-difusa	Difusa	Semicircular y difusa	Difuso a semicircular
P.P.	Simple a escariforme	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
PI	Alternas y grandes	Alternas	Alternas	Alternas y de gran tamaño	Alternas	Alternas, pequeñas a medianas	Alternas, medianas	Alternas, medianas
Tilosis	Presente	Presente y abundante	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
<b>Radio</b>								
Tipo	He	He	Ho y He	He	Ho y He	He	He	He
Seriación	1-5	Multiseriados	3-7	1-6	1-5	1-(5)	1-2	3-4
Altura (µm)	≤ 1000	¿	?	≤ 1000	≤ 1000	294-1000	190-483	76-625
<b>Fibras</b>	NS	S	S y NS	S y NS	NS	S, NS	NS	NS
<b>Células oleíferas</b>	PA, PR	R	R	R, F	R	R y PA	R, PA	R, F, PA
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico	Raro o ausente	Paratraqueal y escaso	Paratraqueal	Abundante, bandeado	Vasicéntrico escaso	Vasicéntrico, <sup>91</sup> Aliforme, confluyente, marginal	Vasicéntrico escaso

**TABLA IV.8.** Comparación de los géneros fósiles de Lauraceae con *B. parataubertiana*, *Cryptocaryoxylon oleiferum* y *Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 9, 118 y 131 (datos tomados de Leisman, 1986, Nishida *et al.*, 1990, Dupéron-Laudoueneix & Dupéron, 2005, Ruiz Estrada-Martínez *et al.*, 2010; Ramos *et al.*, 2012a). Referencias PI = puntuaciones intervasculares; Radios He = heterogéneos, Ho = homogéneos; Fibras S = septadas, NS = no septadas; Células oleíferas en PA = parénquima axial, PR = parénquima radial, F = fibras, R = radios

### Comparación de *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131)

Wheeler & Dillhof (2009) describieron al género fósil *Richteroxylon*, un espécimen fósil procedente de la paleoflora Vantage del Mioceno de USA, la cual es relativamente comparable a *Cryptocaryoxylon oleiferum*, pero difiere principalmente en el tamaño de las puntuaciones intervasculares que son pequeñas y comprimidas, tiene mayor densidad de vasos por mm<sup>2</sup> y un predominio mayoritario de radios biseriados.

*Cryptocaryoxylon* es el género fósil con afinidad al género actual *Cryptocarya*. Fue descrito por Leisman (1986) y se caracteriza por presentar: vasos con placas de perforación simples, radios homocelulares y heterocelulares con hasta 5 células de ancho y menos de 1 mm de alto, parénquima axial escaso, idioblastos (células de aceites) generalmente adyacente a los radios (o en sus extremos), o dispersos entre las fibras. Según Richter (1987, en Metcalfe, 1987), los radios son heterocelulares en *Cryptocarya*, a las mismas conclusiones llegaron Wheeler & Manchester (2002) al describir tres especies del género.

*Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131) fue comparado con las especies fósiles del género y se presentan en la Tabla IV.9.

		<i>Cryptocaryoxylon hancockii</i>	<i>Cryptocaryoxylon meeksii</i>	<i>Cryptocaryoxylon radioporosum</i>	<i>Cryptocaryoxylon grippslandicum</i>	<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>
Vasos	Agrup.	SM (90%), S	S, SM	SM(93%), S		SM 55%, S
	DT	P	P, M	M	M	P, M
	Densidad mm <sup>2</sup>	29–83	4–37	16–43	5–40	21–38
	Long. µm	279–500	294–381	393	≤800	220–320
	PP	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
	PI	Alternas, P	Alternas, M	Alternas, M-G	Alternas, G	Alternas, M
	PR <i>sensu</i> Richter	Clase a		Clase b		Clase b
Tilosis	N	P	?	P	P	
Fibras	NS	NS	NS		NS	
PA	V, A - C, T	V	V, M	V, B	V, A, C	
Radios	Tipo	1–4, He	1–3, He	1–3, He	1–3, He	1–2, He
	Altura	130–720	145–847	203–610		190–483
	Densidad	7–10	5–7	5–7	≤12	12–16
	CM.	R, F	R	R	F	R
	Cristales	N	N	?	N	N

**TABLA IV.9.** Comparación de *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131) con especies de *Cryptocaryoxylon* (datos tomados de Leisman, 1986; Wheeler & Manchester, 2002) Referencias Vasos SM = en series múltiples radiales, S = solitarios, DT = diámetro tangencial, P = pequeños, M = medianos, PP = placa de perforación, PI = puntuaciones intervasculares, PR = puntuaciones radio-vasculares (según clasificación de Richter, 1981), PA = parénquima axial, V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, M = marginal, B = bandeado, T = terminal; Radios He = heterocelulares; CM = células mucilaginosas, R = radios, F = fibras.

Una de las características destacable del espécimen fósil y coincidente con las especies del género es el predominio de vasos en series múltiples radiales. *Cryptocaryoxylon oleiferum* se asemeja a *C. grippslandicum* (Wheeler & Manchester, 2002) en la disposición y características de los vasos, la posición de las células de aceite y en el tipo de radios que son cortos (aunque no predominantes), pero se diferencia en la presencia de puntuaciones intervasculares de tamaño grandes ( $\geq 10 \mu\text{m}$ ) y parénquima axial bandeado. *C. meesksii* se diferencia en la altura de los radios y en la densidad por mm lineal. *Laurinoxylon artabae* se diferencia del material en estudio por presentar baja densidad de radios por mm lineal y por el predominio de radios triseriados y tetraseriados (Brea, 1998). La combinación de caracteres diagnósticos (predominio de vasos dispuestos en series múltiples radiales, radios uniseriados y en menor frecuencia biseriados, heterocelulares y presencia de células oleíferas en los extremos de los radios) presentes en el material estudiado no permite ubicarlo dentro de una especie fósil conocida. Por este motivo se propuso asignar una nueva entidad específica *Cryptocaryoxylon "oleiferum"* (Ramos *et al.*, 2015). Este nuevo taxón corresponde al primer registro de una especie fósil afín al género actual *Cryptocarya*, para la Argentina.

### Comparacion con especies fósiles con *Xilotipo 3* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 118)

El análisis comparativo realizado en la tabla IV.8 sugiere poca afinidad de los géneros fósiles hasta ahora descriptos con *Beilschmiedioxylon* se diferencia en tener fibras septadas y no septadas y puntuaciones intervasculares grandes (ver tabla IV.8). Con el ejemplar *Xilotipo 3* gen. nov. sp. nov. *Laurinoxylon* se diferencia en tener puntuaciones intervasculares grandes, disposición radial de vasos, hasta cinco células de ancho. La diferencia sutil entre unos y otros géneros sugiere la alta homogeneidad de la estructura anatómica del xilema de las Lauraceae. Sin embargo, el material estudiado se relaciona más estrechamente con el género actual *Ocotea* y su afinidad más estrecha con *O. acutifolia*. La combinación única de los caracteres diagnósticos permite la creación de un nuevo género fósil *Xilotipo 3* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 118).

93

## Discusión

Los registros más antiguos de la familia Lauraceae se conocen a partir de restos florales de *Mauldinia mirabilis* Drinnan, Crane, Friis y Pedersen 1990 del Cretácico medio de los Estados Unidos (Drinnan *et al.*, 1990) y desde el Cenozoico se registran fósil preservados como impresiones foliares, leños, polen, frutos y semillas en todo el mundo (Li *et al.*, 2004; Taylor *et al.*, 2009).

Las Lauraceae fósiles de la Mesopotamia Argentina se conocen a partir del estudio de cutículas con afinidad a *Nectandra* Rol. ex Rottb. y *Ocotea* Aubl. Estos taxones fueron hallados en la Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno), en la localidad de Riachuelo, provincia de Corrientes, Argentina (Anzótegui, 1980). Recientemente, se describieron dos leños fósiles de lauráceas para la misma formación, *Laurinoxylon artabeae* (Brea) Dupéron-Laudoueneix & Dupéron y *Curtiembrexylon poledrii* Franco, afines a *Ocotea* y *Beilschmiedia* Nees. respectivamente. Estos ejemplares provienen de las localidades de Hernandarias y Curtiembre, provincia de Entre Ríos, Argentina (Franco, 2012b).

Las Lauraceae comprenden 50 géneros con aproximadamente 2750 especies. En el Neotrópico existen 27 géneros y al menos 1000 especies (van der Werff & Rohwer, 1999). Junto a Magnoliaceae y Annonaceae forman el orden Laurales (Magnoliidae) caracterizados por ser un grupo con caracteres primitivos respecto a otros grupos de plantas con flores. Esos caracteres menos evolucionados se dan también a nivel de la anatomía de la madera en el sentido de Bailey (conocido como *the Baileyan trends*): vasos solitarios, placa de perforación escalariforme, radios heterocelulares y parénquima apotraquel (Baas *et al.*, 2000).

Mez (1889) y Kostermans (1936) propusieron la división de la Familia en dos subfamilias Cassythoideae y Lauroideae, actualmente es la que está en vigencia. Judd *et al.* (2002) divide a la subfamilia Lauroideae en tres tribus: Laureae, Perseeae y Cryptocaryae, considerando a esta última como la más primitiva dentro de la familia y a la tribu Perseeae como la más rica en especies. En la Argentina habitan 16 especies reunidas en 5 géneros.

El género *Cryptocarya* se relaciona estrechamente con el clado *Beilschmiedia*, *Aspidostemon* y *Ravensara* Sonnerat, las especies de ésta última tienen una dispersión natural en los bosques húmedos tropicales y subtropicales de África y contrasta con *Cryptocarya* en caracteres del fruto. Observaciones preliminares de diferentes géneros de Lauraceae sugiere que el género más cercano a *Beilschmiedia* es *Cryptocarya*. Especies neotropicales de *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* comparten similitud morfológica diferenciándose ligeramente en la longitud del pistilo cortas y larga, receptáculos superficial o profunda, y las frutas sin cúpulas o cerrado entre cúpulas, respectivamente (Nishida, 1999). Los datos moleculares han señalado que los géneros *Beilschmiedia* y *Cryptocarya* divergen de su ancestro común más reciente a los 90 ± 20 Ma, lo que indica también una migración directa a lo largo del supercontinente del Gondwana y una distribución de pre-deriva generalizada de ambos géneros.

En cuanto a la anatomía de madera se encontró buena afinidad entre *Ocotea*, *Cryptocarya* y *Beilschmiedia* (Sonnerat, 1782). El género *Ocotea* es muy diverso en los bosques húmedos neotropicales (Rohwer, 1986; van der Werff, 2002; Madriñán, 2004) y en la selva atlántica de Brasil, donde habitan el 20-30% de las especies (Rohwer, 1986, Baitello & Marcovino, 2003; Quinet, 2005). Las especies de *Cryptocarya* en su mayoría se distribuyen en zonas tropicales o en zonas templadas-cálidas y selvas nubladas, son poco resistentes a heladas y nevadas ocasionales.

Es importante señalar que se realizó una intensa comparación con especies de Lauraceae actuales presentes en Argentina y América del Sur. Las especies de lauráceas de Argentina poseen la particularidad del predominio de vasos solitarios en la mayoría de los individuos actuales estudiados.

Los nuevos taxa fósiles se suman a la lista de registro de madera de Lauraceae de la Fm El Palmar que hasta el momento estuvo constituidas por *Laurinoxylon artabeae* y *L. mucilaginosum* (Brea) Dupéron-Laudoueneix & Dupéron (Brea, 1998) hallados en las localidades fosilíferas Punta Viracho (Departamento Concordia) y Arroyo Caraballo (Departamento Colón) respectivamente.

Orden MALVALES Berchtold y J. Presl 1820

Familia MALVACEAE Jussieu 1789

Subfamilia MALVOIDEAE Burnett 1835

Género *Xilotipo* 5 gen. nov.

**Especie tipo** *Xilotipo* 5 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 5 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.26. 1–14**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 124, CIDPALBO-MIC 1547 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia stratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

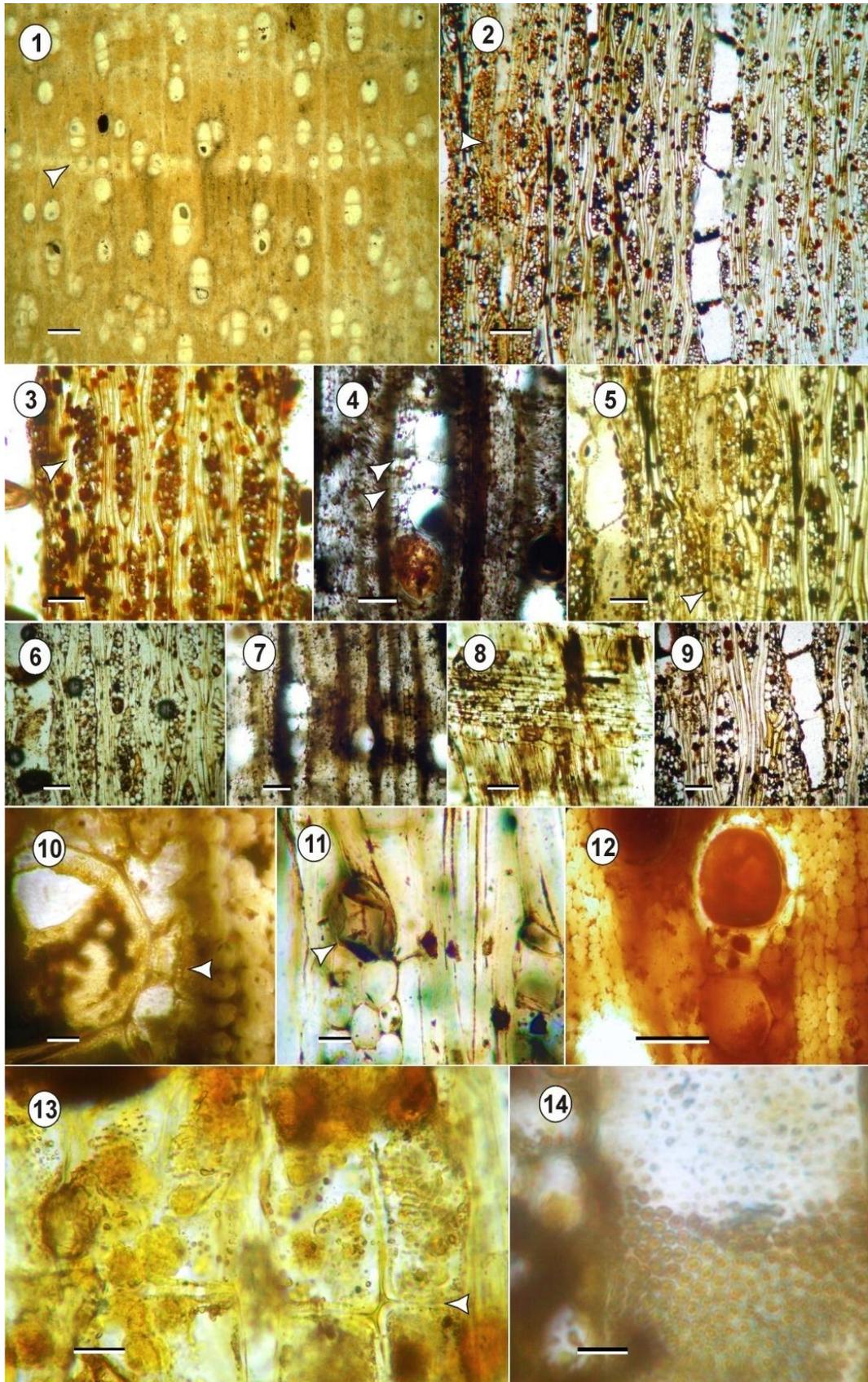
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Bastardiopsis* Hassl.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcado por parénquima axial terminal. Porosidad difusa. Vasos solitarios (50%), múltiples radiales de 2 elementos (25%) y hasta de 6 elementos (25%) (Fig. IV.26. 1), diámetro tangencial promedio de 122 (51–137)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 150 (46–225)  $\mu\text{m}$  siendo medianos a pequeños, de paredes con un espesor promedio de 10 (6–15)  $\mu\text{m}$ , densidad de vasos promedio de 13 (11–16) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con tilosis y/o depósitos oscuros (Fig. IV.26. 8, 13). Radios numerosos en un número promedio de 8 (7–10) por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico confluyente y apotraqueal difuso y marginal a terminal (Fig. IV.26. 1, 4, 7, 10, 12). Fibras dispuestas radialmente a debilmente ordenadas, de contorno oval y/o circular en algunos sectores poligonales bastante variable en tamaño (Fig. IV.26. 10, 12), diámetro promedio de 18 (8–22)  $\mu\text{m}$  y espesor promedio de sus paredes de 5 (3–6)  $\mu\text{m}$ , gruesas a moderadamente gruesa, lumen con depósitos oscuros.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 270 (247–323)  $\mu\text{m}$ , con tabiques restos a oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.26. 3, 6). Puntuaciones intervasculares

alternas (Fig. IV.26. 13, 14), areoladas, poligonales, principalmente diminutas aunque menos frecuentes pequeñas, el diámetro oscila entre 3–4  $\mu\text{m}$ . Radios heterogéneos del tipo II de Kribs, predominan los multiseriados (80%) de 3–4 seriados, menos frecuentes los bi y uniseriados (20%) (Fig. IV.26. 2, 3, 5, 6, 9). Altura promedio de 330 (127–690)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 14 (3–27). Poseen un ancho promedio de 70 (38–114)  $\mu\text{m}$ . El extremo de la mayoría de los radios presenta cristales prismáticos (Fig. IV.26. 3, 11). Fibras no septadas. El material presenta estratificación parcial en los radios, los radios multiseriados que miden hasta 690  $\mu\text{m}$  participan en dos o hasta en tres estratos. Parénquima septado con hasta 8 septos, no se observaron cristales en su interior (Fig. IV.26. 5).

En corte longitudinal radial, radios heterocelulares compuestos por pequeñas células procumbentes en el cuerpo y también células envolventes (Fig. IV.26. 6), comúnmente presentan células verticales o erectas en los extremos terminales o laterales, las puntuaciones radiovasculares son similares a las puntuaciones intervasculares (Fig. IV.26. 8, 13).



**FIGURA IV.26. *Xilotipo 5 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124)*. 1**, vista general de disposición de vasos, porosidad difusa y parénquima axial terminal (flecha); **2**, sistema de radios constituidos por radios multiseriados y elementos de vasos de trayecto rectilíneos, estratificación de radios y vasos (flecha); **3**, sistema radial constituido por radios multiseriados, flecha indicando estratificación de radios; **4**, detalle de vasos en serie múltiples y parénquima axial paratraqueal (flechas), radios anchos con trayecto rectilíneo; **5**, detalle de radios multiseriados rodeados por parénquima septado (flecha); **6**, elemento de vasos cortos y radios con más de 500  $\mu\text{m}$  de altura y células envolventes; **7**, detalle de vasos en serie múltiples radiales y parte de parénquima axial terminal; **8**, detalle de células radiales; **9**, detalle de radio, parénquima y fibras en corte longitudinal tangencial; **10**, detalle de células de parénquima asociado al vaso (flecha) y disposición de fibras; **11**, detalle de cristales en células terminales de radios (flecha); **12**, detalle de disposición de fibras y vasos solitarios con parénquima axial vasicéntrico; **13**, elementos de vasos con tabiques horizontales (flecha); **14**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas ornadas y diminutas. Corte transversal: 1, 4, 7, 10, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 3, 5, 6, 9, 11, 14. Corte longitudinal radial: 8, 13. Escalas gráficas: 1 = 400  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3–9, 12 = 100  $\mu\text{m}$ ; 10, 11, 13 = 20  $\mu\text{m}$ ; 14 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

La combinación de parénquima axial vasicéntrico a confluyente, difuso y terminal o marginal, fibras no septadas, puntuaciones intervasculares alternas areoladas y diminutas a pequeñas, puntuaciones radiovasculares similar a las puntuaciones intervasculares, radios multiseriados heterogéneos con células envolventes y estratificación parcial, avalan la asignación del material fósil a la familia Malvaceae (Metcalf & Chalk, 1950; Watson & Dallwitz, 1992).

La familia esta constituida por 9 subfamilias Bombacoideae, Brownlowioideae, Byttnerioideae, <sup>98</sup> Dombeyoideae, Grewioideae, Helicteroideae, Malvoideae, Sterculioideae, Tilioidae (APG, 2009). Los últimos estudios moleculares ampliaron el número de géneros a 243 y más de 4.225 especies, pues se incluyeron los géneros pertenecientes a las antiguas familias Bombacaceae, Sterculiaceae y Tiliaceae, por lo que quedaron como pertenecientes a esta familia géneros bien conocidos tales como *Tilia* y *Ceiba* (APG, 2009). Esta reagrupación ha sido apoyada por varias sinapomorfias morfológicas, anatómicas y por datos moleculares (Judd & Manchester, 1997; Alverson *et al.*, 1998, 1999; Bayer *et al.*, 1999; APG, 2009). En el presente trabajo se seguirá la clasificación taxonómica propuesta por la APG 2009.

El ejemplar fósil fue comparado con las subfamilias de Malvaceae (Tabla IV.10) más afines.

	<b>Sterculioideae</b>	<b>Bombacoideae</b>	<b>Tilioideae</b>	<b>Malvoideae</b>	<b><i>Xilotipo 5</i> gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO- MEG 124)</b>
<b>Puntuaciones intervasculares</b>	Pequeñas	Pequeñas a grandes	Diminutas a grandes	Diminutas a medianas	Diminutas
<b>Parénquima axial</b>	D, A, V, C, B	V, Ab.	D, B, V-A	V-C, M, T, D	V, M, T, D
<b>Parénquima septado</b>		4–8			≤8
<b>ancho</b>	2–20	4–10	1–15	4–9(23)	4–3
<b>altura mm</b>		1 1,5	≤1	≤1,2	≤0,7
<b>tipos</b>	He, Ho; dos tamaños		He, Ho; dos tamaños*	He, Ho; dos tamaños*	He
<b>densidad</b>		2–12			≤10
<b>Fibras</b>		Septadas y no septadas	No septadas	No septadas	No septadas
<b>Células en baldosas</b>	Presentes*	Presentes*	Presentes*	Ausentes**	Ausentes
<b>Células envolventes</b>	Presentes*		Presentes*	Presentes*	presentes
<b>Estratificación</b>	R, P, F	F	R, F, P	R, F, P	R
<b>* en la mayoría de los géneros</b>					
<b>**excepción en <i>Pterospermum</i></b>					

**TABLA IV.10.** Comparación de las subfamilias actuales de Malvaceae más afines al *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124) (datos tomados de Cozzo & Cristiani, 1950; Metcalfe & Chalk, 1950; Gámez, 2013) Referencias Parénquima axial A = aliforme, V = vasicentrico, D = difuso, C = confluyente, B = bandeado, M = marginal, T = terminal; Radios Ho = homocelulares, He = heterocelulares; Estratificación en: R = radios, P = parénquima, F = fibras

Bombacoideae se diferencia principalmente en tener puntuaciones intervasculares grandes, parénquima abundante, radios generalmente más altos mayores a 1 mm y presencia de células en baldosas. Sterculioideae difiere en tener parénquima axial bandeado, radios muy anchos, presencia de células en baldosas y un ordenamiento estratificados de casi todas sus estructuras (fibras, radios, parénquima axial). Tilioideae mostró diferencias en el tamaño de las puntuaciones intervasculares y en la presencia de radios multiseriados generalmente de entre 4–9 células de ancho, habiendo también casos de especies con radios de hasta 23 células de ancho (Cozzo & Cristiani, 1950, Metcalfe & Chalk, 1950). El ejemplar fósil fue asignado a la

subfamilia Malvoideae por presentar puntuaciones intervasculares diminutas a medianas, por el tipo de parénquima axial y por la presencia de fibras no septadas (Tabla IV.10).

Los caracteres diagnósticos utilizando la codificación de la base de datos de *InsideWood*: -5p 22p 24p 30p 41p 42p 47p 66p 79p 89p 92p 98p 106p 110p 115p 136p, vinculan al material fósil analizado con *Bastardiopsis*. Según Metcalfe & Chalk (1950) el género se caracteriza por presentar parenquima axial vasicéntrico aliforme hasta confluyente. *Bastardiopsis* y *Kydia* Roxb. tienen la particularidad de tener radios cortos y en algunas especies presencia de células envolventes y radios con un ancho mayor a 3 células estratificados y heterogéneos (Metcalfe & Chalk, 1950). El género *Bastardiopsis* esta constituido por cinco especies y es originario de América. La especie *B. densiflora* (ver Tabla IV.11) es la más afín al material fósil estudiado en esta sección (Tortorelli, 1956; Bobadilla, 2004).

Adicionalmente también se comparó con especies de *Desplatsia* Bocq y *Hibiscus* L. que mostraron similitudes importantes y que fueron seleccionadas con la codificación de caracteres arriba mencionados en la base de datos de *InsideWood*. Se diferencia de las especies de *Desplatsia* Bocq. por no poseer células mosaico o en baldosas en los radios, carácter predominante hasta común en aquel género, se suma a las diferencias la ausencia de parénquima axial difuso en agregado (Kukachka & Rees, 1943). Las especies que surgieron en la codificación de caracteres con uno y dos grado de error fueron: *Desplatsia subericarpa* Bocq., *D. dewevrei* (De Wild. & T. Durand) Burret y *D. chrysochlamys* Mildbr. & Burret. Algunas especies del género *Hibiscus* difieren del material fósil por presentar puntuaciones intervasculares pequeños, vasos en ocasiones de contorno angular y drusas presentes tanto en el parénquima axial como en los radios (e.g. *Hibiscus elatus* Sw. Blue Mahoe). Los radios generalmente son uniseriados a triseriados.

	<i>Bastardiopsis densiflora</i>	<i>B. densiflora</i>	<i>Bastardiopsis densiflora</i>	<i>Xilotipo 5 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124)</i>	
Autor	Richter & Dallwitz	Tortorelli	Cozzo & Cristiani	Este trabajo	
Porosidad	Difusa	difusa	Difusa	difusa	
Vasos	Agrupación	en serie múltiples, agrupados y solitarios	solitarios y en serie múltiples de 3, agrupados	solitarios y en serie múltiples de 6	
	Tamaño	medianos y pequeños	pequeños-medianos	medianos y pequeños	
	Densidad	13	≤25	18—25	≤16
Puntuaciones intervasculares	pequeñas ≤6	pequeños	pequeños	diminutas ≤5	
Puntuaciones radiovasc.	similares a las PI	similares a PI	similares a PI	similares a PI	
Fibras	no septadas		no septadas	no septadas	
Parénquima axial	V, A, C	V, A, T, D	P, B,	V, T, M, D	
Parénquima septado	2–6		2–4	≤8	
Radios	seriación	multiseriados 1-7	multiseriados y 1–3	multiseriados ≤6	3–4 (1–3)
	densidad	3–10	numeroso 7–9	7–9	8 (7–10)
	Altura μm	500–1000	≤700	Altos	≤690
	Tipo	Ho; dos tamaños	He y Ho	He y Ho, dos tamaños	He
Células envolventes	ausentes	presentes	Presentes	presentes	
Estratificación	R, F, P	R, P	R	R, P, F	
Cristales	R	R, F	?	R	

**TABLA IV.11.** Comparación de *Xilotipo 5 gen. nov. sp. nov.* con la especie *Bastardiopsis densiflora* descrita por Cozzo & Cristiani (1950), Tortorelli (1956), Richter & Dallwitz (2000) Referencias Parénquima axial A = aliforme, V = vasicéntrico, D=difuso, C = confluyente, B = bandedo, M = marginal, T = terminal; Estratificación en: R = radios, P = parénquima, F = fibras; Cristales en R = radios, P = parénquima axial

La tabla IV.11 muestra la homogeneidad de caracteres de *Bastardiopsis densiflora* con el material fósil y que habitan en diferentes sectores de América de Sur, todas de ambientes húmedos y cálidos tropicales y subtropicales. El material descrito por Tortorelli (1956) y Cozzo & Cristiani (1950) procede de la selva misionera (Argentina), mientras que la descripción realizada por Richter & Dallwitz (2000) corresponde a un material procedente de bosques del Sur del Brasil.

## Comparación con especies fósiles

El registro fósil de madera de Malvaceae se conoce desde fines del Cretácico y principios del Mioceno, en numerosos casos con una asignación incierta respecto a la identificación taxonómica (Wheeler *et al.*, 1994; Wheeler & Lehman, 2000). Esta última limitación sumada a la escasa bibliografía disponible permitió realizar comparaciones con algunos géneros con asignación sistemática segura (ver Tabla IV.12).

Wheeler & Lehman (2000) describe a *Bombacoxylon langstoni* (Cretácico Superior, de Texas, EE UU), un taxón afín a Bombacoideae, difiere de *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. por el predominio de parénquima axial bandeado. *Dombeyoxylon* Schenk 1883 (Oligoceno–Mioceno, de África tropical) afín al género actual *Dombeya*, difiere con el leño fósil estudiado por poseer parénquima axial difuso agregado y radios homocelulares (Gevin *et al.*, 1971). *Colaxylon* Koeniguer 1971 (Cenozoico?, Níger, África) cuyo pariente actual afín es *Cola* Schott & Endl. difiere de *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. por presentar radios muy altos, superiores a 1 mm y parénquima axial bandeado.

*Heritioxylon arunachalensis* Lakhanpal, Prakash y Awasthi 1993 (Mioceno–Plioceno, Centro-Sur de Asia) afín al género actual *Heritiera* Aiton, difiere en tener elemento de vasos largo  $\geq 300 \mu\text{m}$  y parénquima axial difuso agregado. *Grewioxylon intertrappea* Shallom (Eoceno, Nagpur, India) afín a *Grewia* L. (Malvaceae) presenta células baldosas carácter no observado en *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov.

*Javelinoxylon multiporosum* Wheeler, Lehman y Gasson 1994 (Cretácico Superior, Texas, EE UU), comparte características anatómicas entre las actuales Malvoideae y Sterculioideae, se diferencia del material estudiado por presentar parénquima axial escaso, radios uni a triseriados en mayor frecuencia y ausencia de células envolventes. *Javelinoxylon weberi* Estrada-Ruiz, Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz 2007 (Cretácico superior, México) difiere del material en estudio por tener escaso parénquima axial y fibras septadas. La Tabla IV.12 muestra las comparaciones con las especies fósiles más afines registradas en América.

Especies	<i>Javelinoxylon weberi</i>	<i>Javelinoxylon deca</i>	South American Malvales	<i>Xilotipo 5</i> gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124)
Edad	Cretácico		Cretácico	Pleistoceno
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Vasos</b>				
Tamaño	Pequeños	Pequeño-medianos	Medianos	Medianos-pequeños
Densidad	Muy numerosos ≤40	≤26	?	≤16
Longitud	?	≤500µm	?	≤323µm
<b>Puntuaciones interv.</b>	Diminutas	Pequeñas	?	Diminutas
<b>Contenidos</b>	Tilosis	Tilosis	?	Tilosis
<b>Fibras</b>	Septadas	Septadas y no septadas	?	No septadas
<b>Parénquima axial</b>	P	D, P	DA, Bm	V, M, T, D
Ancho	≤10	Multiseriados 1-4	Multiseriados 4-10	Multiseriados de 4-3
<b>Radio</b>				
Tamaño		Dos tamaños		
Altura		≤1,2mm	≥1mm	≤0,7mm
Tipo	He	Ho, He	He	He
Densidad	≤12		?	≤10
<b>Células envolventes</b>				Si
<b>Cristales</b>			R, P	R
<b>Estratificación</b>	R	R, V	R	R
<b>Células en baldosas</b>			Presentes	Ausentes

**TABLA IV.12.** Comparación de *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124) con especies fósiles afines (datos tomado de Gevin *et al.*, 1971; Wheeler & Manchester, 2002; Estrada-Ruiz *et al.*, 2007) Referencias Parénquima axial A = aliforme, V = vasicentrico, D = difuso, C = confluyente, B = bandeado, M = marginal, T = terminal; Estratificación en: R = radios, P = parénquima, F = fibras; Cristales en R = radios, P = parénquima axial

El leño fósil descrito del cretácico recuperado del Perú y asignado como *South American Malvales* difiere de *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. por presentar células en baldosas (Mourier *et al.*, 1988). Las especies de *Javelinoxylon* difieren principalmente por tener una densidad mayor de vasos por mm<sup>2</sup> y por la presencia de fibras septadas. Con *J. weberi* se diferencia por poseer parénquima axial paratraqueal exclusivamente y con *J. deca* en la presencia de estratificación de los vasos (Estrada-Ruiz & Martínez-Cabrera, 2011).

El ejemplar fósil estudiado presenta una combinación de caracteres diagnósticos único que permiten la creación de un nuevo género y especie, "*Bastardiopsisylon vassalloae*" gen. nov. sp. nov. (enviado para su publicación). Esta nueva especie fósiles es afín al género actual *Bastardiopsis* (Tabla IV.11.).

## Discusión

El registro fósil de hojas atribuidas a Malvaceae sugieren una amplia distribución y presencia desde el Cretácico Tardío hasta finales del Neógeno, estos registros incluyen los procedentes del Cretácico de América del Norte (Hollick, 1930, 1936), Mioceno inferior de Europa (Kvaček *et al.*, 2002.; Kvaček, 2004, 2006, 2008), Mioceno de Argentina (Anzótegui & Cristalli, 2000) y Oligoceno tardío de África (Pan & Jacobs, 2009).

El registro más antiguo para el grupo Malvatheca (Malvoideae+Bombacoideae) se basa en el polen del Maastrichtiano de Nueva Jersey atribuido a Bombacoideae (Wolfe, 1975), lo que sugiere tiempos precenozoicos de divergencia para los principales clados dentro de esta familia.

Carvalho *et al.* (2011) sugieren que el grupo Malvatheca ya era un elemento común en los bosques Neotropicales por la alta concentración de hojas Malvoideae y de polen Bombacoideae encontrados en sedimentos del Paleoceno medio y tardío en Colombia. El hallazgo de aquellas impresiones de hojas dieron cimientos de apoyo a los autores para descartar o poner fuertes dudas al supuesto origen Australasia para el grupo Eumalvoideae (APG III, 2009).

En la Argentina, el registro fósil de Malvaceae corresponde a polen de *Malvacipolloides densiechinata* del Mioceno de la Formación Paraná, proveniente del Pozo Josefina, provincia de Santa Fe (Anzótegui & Garralla, 1986). *Echiperiporites parviechinatus* y *Baumannipollis evae* del Mioceno de Salta fueron citados por Anzótegui & Cuadrado (1996). Mautino *et al.* (1997) registran *Malvacipollis* sp. y *Echiperiporites* sp. para el Mioceno de Catamarca y especies afines a *Abutilon* y *Malvaciphyllum quenquiadensis* fueron citados para el Mioceno Superior de la Formación Chiquimil. Interpretaciones paleofitogeográficas y climáticas respecto a estos registros sugieren un ambiente cálido estacionalmente seco a húmedo (Garralla & Anzótegui, 2012). Un alto grado de diversificación morfológica de granos de polen de Malvaceae fue citado para el Mioceno Medio de la Quebrada de Amaicha (Tucumán, Argentina) por Mautino *et al.* (2002). Estos últimos registros, con alta diversidad sumado a una interpretación de grado evolutivo de los granos de polen en el Cenozoico de Argentina, estarían avalando la hipótesis de Christensen (1986) acerca de que el origen de las Malváceas se habría producido en el sur del antiguo supercontinente de Gondwana (Mautino *et al.*, 2002).

El tipo de células en baldosas y de células envolventes en las maderas están restringidos al Orden Malvales. Se incluyen las familias Bixaceae, Dipterocarpaceae, Neuradaceae, Sphaerosepalaceae, Thymelaeaceae y especialmente Malvaceae *sensu* APG III (Chattaway, 1937; Metcalfe & Chalk, 1957; Manchester & Miller, 1978; IAWA, 1989; Carlquist, 2001; Wheeler & Manchester, 2002; Manchester *et al.*, 2006; APG III, 2009). Dentro de Malvaceae hay especies con alta variedad de disposición de células de baldosas combinadas con células envolventes (Chattaway, 1937). Las células en baldosas son un tipo

especial de células erectas, sin contenidos visibles, que se producen en serie radial, mucho más estrechas radialmente que las células procumbentes y se disponen intercaladas entre ellas. Su presencia es común en algunos géneros de Bombacoideae, Sterculioideae y Tilioideae (Chattaway, 1937; Metcalfe & Chalk, 1950; InsideWood, 2004).

Numerosas especies, dentro de Malvoideae, poseen en su sistema radial células en baldosas y también hay especies con células envolventes. Estas últimas rodean los radios heterogéneos formando una vaina más o menos continua de células más grandes. Están constituidas por células erectas o cuadradas y ellas forman la vaina que rodea las células procumbentes centrales de un radio multiseriado (Chattaway, 1937).

En los géneros de Malvaceae, en general, es común la estructura estratificada al igual que la presencia de células envolventes (Chattaway, 1933; Metcalfe & Chalk, 1950; Tortorelli, 1956).

Respecto a la estratificación parcial de los radios en la madera, Wheeler & Baas (1993) afirman que la incidencia de la estructura estratificada es más común en el Terciario y aumenta a través del Plioceno. Bailey (1923) indicó que la estructura estratificada es más frecuente en las especies con células iniciales cortas del cambium y tiende a ocurrir en las angiospermas. Carlquist (2001) alude que la estructura estratificada responde a fenómenos más complejos. En los géneros de Malvaceae es común la estructura estratificada al igual que la presencia de células envolventes (Metcalfe & Chalk, 1950).

En *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124) se observan células envolvente o (también llamadas) “de la vaina” y estratificación parcial de los radios, características que permiten asignar el ejemplar fósil a la subfamilia Malvoideae, ya que son considerados caracteres diagnósticos de su análogo moderno. La especie actual más afín es *Bastardiopsis densiflora*, que se distribuye en ambientes tropicales húmedos de la Selva Paranaense (Cabrera, 1976) y en el sureste de Brasil (Tortorelli, 1950).

Las características anatómicas del xilema secundario que comparte con *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 124) son la porosidad difusa, los anillos de crecimiento demarcado por parénquima terminal o marginal, elemento de vasos cortos, las células envolventes y la estratificación parcial de los radios. La combinación de caracteres como el tipo de radios multiseriados, las células envolventes, el tipo de parénquima axial, la estratificación parcial de los radios y las fibras no septadas avalan la creación de una nueva especie con afinidad al género actual *Bastardiopsis*, y estrechamente vinculado a la especie *Bastardiopsis densiflora*.

Orden FABALES Bromhead 1838

Familia FABACEAE Lindley 1836

El conjunto de los ejemplares que se incluyen en este apartado sugieren una estrecha relación con las Fabaceae o Leguminosae, una familia cosmopolita a excepción de la Antártida y comprende *ca.* 730 géneros y unas 19400 especies (Lavin *et al.*, 2005; Lewis *et al.*, 2005; LPWG, 2013; Yahara *et al.*, 2013). Es la familia con la mayor cantidad de especies en las selvas tropicales y en los bosques de América y África (Stevens, 2001). Las características anatómicas diagnósticas son: porosidad difusa, vasos solitarios, en series múltiples radiales cortos, largos y agrupados, grandes a pequeño, elementos de vasos cortos, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ornadas, radios multiseriados, homocelulares, constituidos por células procumbentes, menos frecuente heterocelulares en algunas especies de caesalpinioideas. El parénquima axial suele ser abundante a semiabundante y paratraqueal de diferentes tipos principalmente vasicéntrico y la estructura estratificada de todos sus elementos a menudo están presente (Cozzo, 1950, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler & Baas, 1991; Baas *et al.*, 2000). La anatomía de la madera de la familia es relativamente poco variable pero con características propias suficiente para distinguir sus 3 subfamilias: Mimosoideae, Caesalpinioideae y Papilionoideae (Cozzo, 1951; Wheeler & Baas, 1992).

Subfamilia MIMOSOIDEAE De Candolle 1825

106

La Formación El Palmar presenta un buen registro fósil de la subfamilia Mimosoideae, a continuación se describen 8 taxones fósiles que según la estructura anatómica de la madera guardan estrecha relación con las Mimosoideae. Los caracteres anatómicos que definen a esta subfamilia son: anillos de crecimientos poco demarcados a indistinguibles, porosidad difusa a semicircular, radios habitualmente homocelulares con células procumbentes y múltiseriados, elementos estratificados ausente, parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico, aliforme a confluyente y a menudo en bandas, también se observa difuso, parénquima fusiforme raro y fibras septadas y no septadas (Metcalf & Chalk, 1950; Cozzo, 1950, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler & Baas, 1992; Marchiori & Muñiz, 1996; Gasson *et al.*, 2003; Evans *et al.*, 2006; da Silva *et al.*, 2011). Los cristales prismáticos por lo general se ubican en cámaras de hasta 11 células de parénquima axial según Müller-Stoll & Mädler (1967), Wheeler & Baas (1992) y Evans *et al.*, (2006).

Género *Piptadenioxylon* Suguio y Mussa 1978

**Especie tipo** *Piptadenioxylon chimeloi* Suguio y Mussa 1978

*Piptadenioxylon chimeloi* Suguio y Mussa 1978

**Figura IV.27. 1–10**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 8, CIDPALBO-MIC 162 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

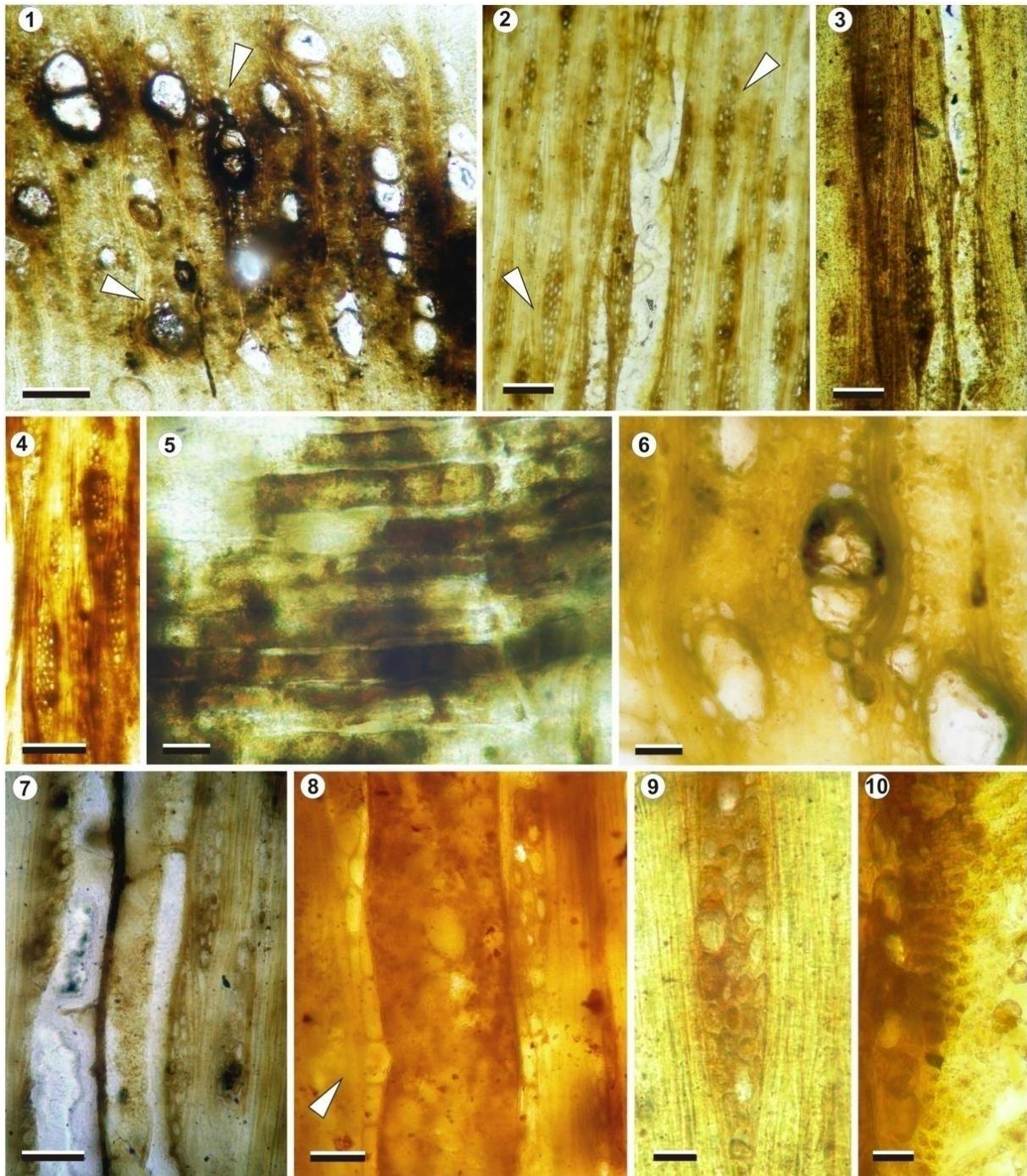
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Parapiptadenia* Brenan

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento indistinguibles. Porosidad difusa. Vasos de contorno oval a circular, solitarios (47%) y agrupados en serie múltiples radiales de 2 (31%) o 3 elementos (17%), rara vez agrupados (5%) (Fig. IV.27. 1, 6). Diámetro tangencial promedio de 77 (51–97)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 91 (51–127)  $\mu\text{m}$ . Espesor de pared promedio de 8 (6–10)  $\mu\text{m}$ . Densidad de vasos promedio de 21 (15–22) por  $\text{mm}^2$ . Los vasos presentan depósitos oscuros y/o tilosis (Fig. IV.27. 6, 8). Los radios tienen recorrido rectilíneo, pocos a moderadamente pocos de 6 (3–7) por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y escaso (Fig. IV.27. 1, 6). Fibras de contorno hexagonal raramente circular, dispuestas irregularmente con tendencia a alinearse radialmente, diámetro promedio de 10 (7–13)  $\mu\text{m}$ , espesor promedio de las paredes de 3 (1–4)  $\mu\text{m}$ , gruesas (Fig. IV.27. 4).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con longitud promedio de 496 (200–784)  $\mu\text{m}$ . Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos u horizontales (Fig. IV.27. 2, 4, 7). Puntuaciones intervasculares pequeñas y alternas (Fig. IV.27. 10), de contorno redondeadas con diámetro promedio de 7 (5–10)  $\mu\text{m}$ . Radios homogéneos del tipo I según Kribs (Fig. 12. 4), generalmente triseriados (85%) (Fig. IV.27. 4, 9) escasos con 4 células de ancho (15%) (Fig. IV.27. 2), altura promedio de 265 (203–330)  $\mu\text{m}$  y 16 (19–23) en número de células, ancho promedio de 43 (25–76)  $\mu\text{m}$ . Fibra no septadas con puntuaciones simples. Se observa parénquima axial septado de 1–5 células (Fig. IV.27. 8).

En corte longitudinal radial, radios homocelulares, constituidos exclusivamente por células procumbentes (Fig. IV.27. 5) (Ramos *et al.*, 2012).



**FIGURA IV.27. *Piptadenioxylon chimeloi* (CIDPALBO-MEG 8).** 1, vista general mostrando disposición de vasos y parénquima axial vasicéntrico escaso (flechas); 2, radios multiseriados (flechas); 3, detalle de radios y elemento de vasos; 4, radios homogéneos y fibras no septadas; 5, detalle de las células procumbentes; 6, detalle de vasos y parénquima axial vasicéntrico escaso; 7, detalle de un elemento de vaso largo y tabiques rectos a oblicuos; 8, parénquima septado (flecha) y vasos con depósitos; 9, detalle de un radios triseriado; 10, detalle de puntuaciones intervasculares. Corte transversal: 1, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 3, 4, 7, 8, 9, 10; Corte longitudinal radial: 5. Escalas gráfica: 1-4 y 7 = 100  $\mu$ m; 5-10 = 20  $\mu$ m.

## Comparación con especies actuales

La combinación de vasos solitarios y múltiples radiales, placa de perforación simple, parénquima axial abundante y confluyente a bandedo, radios uniseriados o raramente biseriados, homocelulares compuestos por células procumbentes y fibras no septadas ocurren en las Mimosoideae (Cozzo, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler & Baas, 1992; Evans *et al.*, 2006). El grupo *Piptadenia* constituido por *Mimosa*, *Anadenanthera*, *Parapiptadenia*, *Piptadenia*, *Pseudopiptadenia*, *Stryphnodendron*, *Adenopodia* y *Microlobius* presenta características generales como radios homocelulares y heterocelulares de 2 a 5 células de ancho, aunque el mayor número de integrantes posee entre 1 y 3 células de ancho, con parénquima axial paratraqueal con bandas de diferente tipos, por lo general predominan las fibras no septadas, aunque varias especies de *Mimosa* y *Piptadenia* cuentan con fibras septadas. El ejemplar CIDPALBO-MEG 8 en particular, es comparable a *Parapiptadenia* Brenan y *Piptadenia* Benth. descriptas por Evans *et al.* (2006) y presentada en la Tabla IV.13.

Caracteres		<i>Parapiptadenia</i> Brenan	<i>Piptadenia</i> Benth	<i>Piptadenioxylon</i> <i>chimeloi</i> (Ramos <i>et al.</i> , 2012)
<b>Anillos de Crecimiento</b>		D/I	D/I	I
<b>VASOS</b>	Diámetro (µm)	112–123	54–170	76,56
	por mm <sup>2</sup>	23–30	13–50+	15–22
	MR	o/mc	r/c	o
	A	r/o	r/f	o
<b>Puntuaciones intervasculares</b>	Diámetro (µm)	3–9	4–12	5–10
<b>FIBRAS</b>	Espesor de pared	M/G	G	M/G
	Septadas	P/A	P	A
<b>Parénquima Axial</b>		v-a	v-b	p-v
<b>RADIOS</b>	Altura N° de Células	11–24	12–24	16
	ancho (µm)	3–45	2–62	25–76
	por mm lineal	8–10	5–13	3–7
	seriación	1–3	1–2 (4)	3
	Tipo	Ho/He	Ho/He	Ho
<b>Cristales prismáticos</b>		P/A	P	?

**TABLA IV.13.** Cuadro comparativo entre los géneros *Parapiptadenia* y *Piptadenia* con el fósil en análisis (datos tomados de Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956; Metcalfe & Chalk, 1950; Evans *et al.*, 2006). Referencias Anillos de crecimiento D = Demarcados, I = Indistinguibles; Vasos MR = Múltiples radiales, A = agrupados, o = ocasionales, mc = muy comunes, r = raros, c = comunes, f = frecuentes; Fibras septadas P = Presentes, A = Ausentes, Espesor de pared

M = media, G = gruesas; Parénquima axial: v = vasicéntrico, a = aliforme, b = bandeado, p = paratraqueal; Radios Ho = homocelulares, He = heterocelulares; Cristales prismáticos P = presente, A = ausente.

## Comparación con especies fósiles

Para el análisis se comparó el material con las especies fósiles afines a *Piptadenia* y *Parapiptadenia*, siendo el espécimen descrito por Suguio & Mussa (1978), *Piptadenioxylon*, el taxón más afín al material estudiado (*InsideWood*, 2004-en adelante; ver tab.1, p. 40 en Brea *et al.*, 2010).

*Piptadenioxylon chimeloi* es un leño fósil que fue descrito por primera vez para los depósitos aluviales antiguos del río Tietê “*Porto de areia de Itaquaquecetuba*”, del Pleistoceno superior, de Brasil. El material estudiado CIDPALBO-MEG 8 fue asignado a esta especie fósil por presentar porosidad difusa, vasos solitarios raramente múltiples radiales cortos, con contenidos oscuros, pequeños a medios, con diámetros entre 45 a 100  $\mu\text{m}$ , numerosos (15 a 21 por  $\text{mm}^2$ ); elementos de vasos con paredes terminales horizontales o inclinados de 100 a 140  $\mu\text{m}$  de longitud; placas de perforación simples; puntuaciones intervasculares pequeñas, alternas; parénquima axial vasicéntrico y disperso alrededor de los vasos en forma irregular; radios 2–3 seriados, numerosos de 25 a 30 por  $\text{mm}^2$ , homogéneos tipo I de Kribs y fibras con puntuaciones simples y no septadas (Suguio & Mussa, 1978). *P. chimeloi* es afín al género actual *Parapiptadenia*. El conjunto de registros del taxón fósil confirman una extensa distribución por el centro y este de América del Sur durante el Pleistoceno Superior.

### Género *Menendoxylon* Lutz 1979

**Especie tipo** *Menendoxylon vasallensis* Lutz 1979

*Menendoxylon* 6 sp. nov.

**Figura IV.28. 1-11; Figura IV.29. 1-10**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 120, CIDPALBO-MIC 1543 (seis preparados microscópicos).

CIDPALBO-MEG 122, CIDPALBO-MIC 1545 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

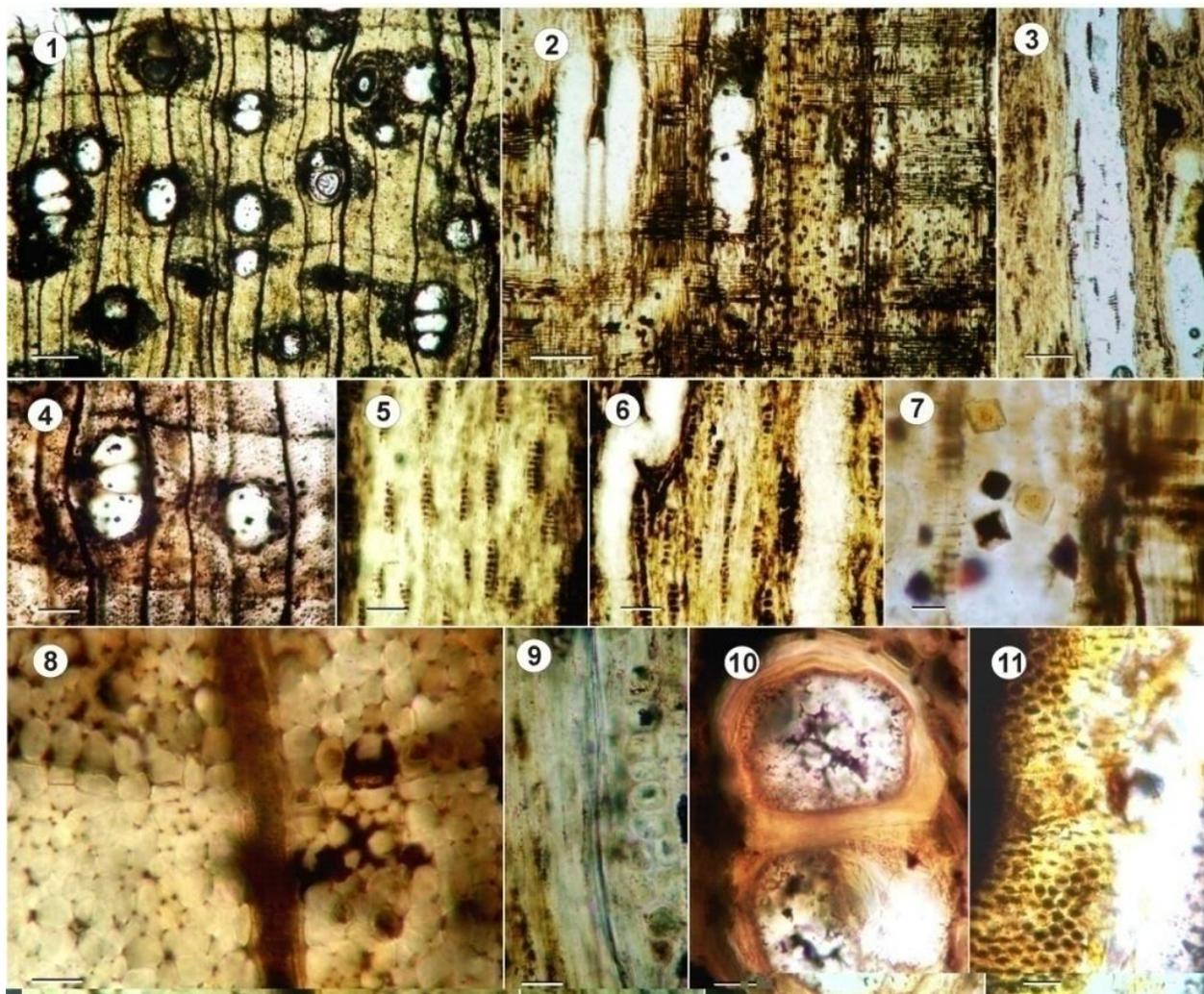
**Afinidad botánica.** Afín a la especie actual *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan.

**Descripción.** En corte transversal los anillos de crecimiento están demarcados por parénquima marginal con hasta 5 células de espesor, porosidad difusa, sin un patrón de distribución, predominan los solitarios (68%) de contorno ovales en su mayoría y agrupados en serie múltiples radiales de 2 (19%) de 3 elementos

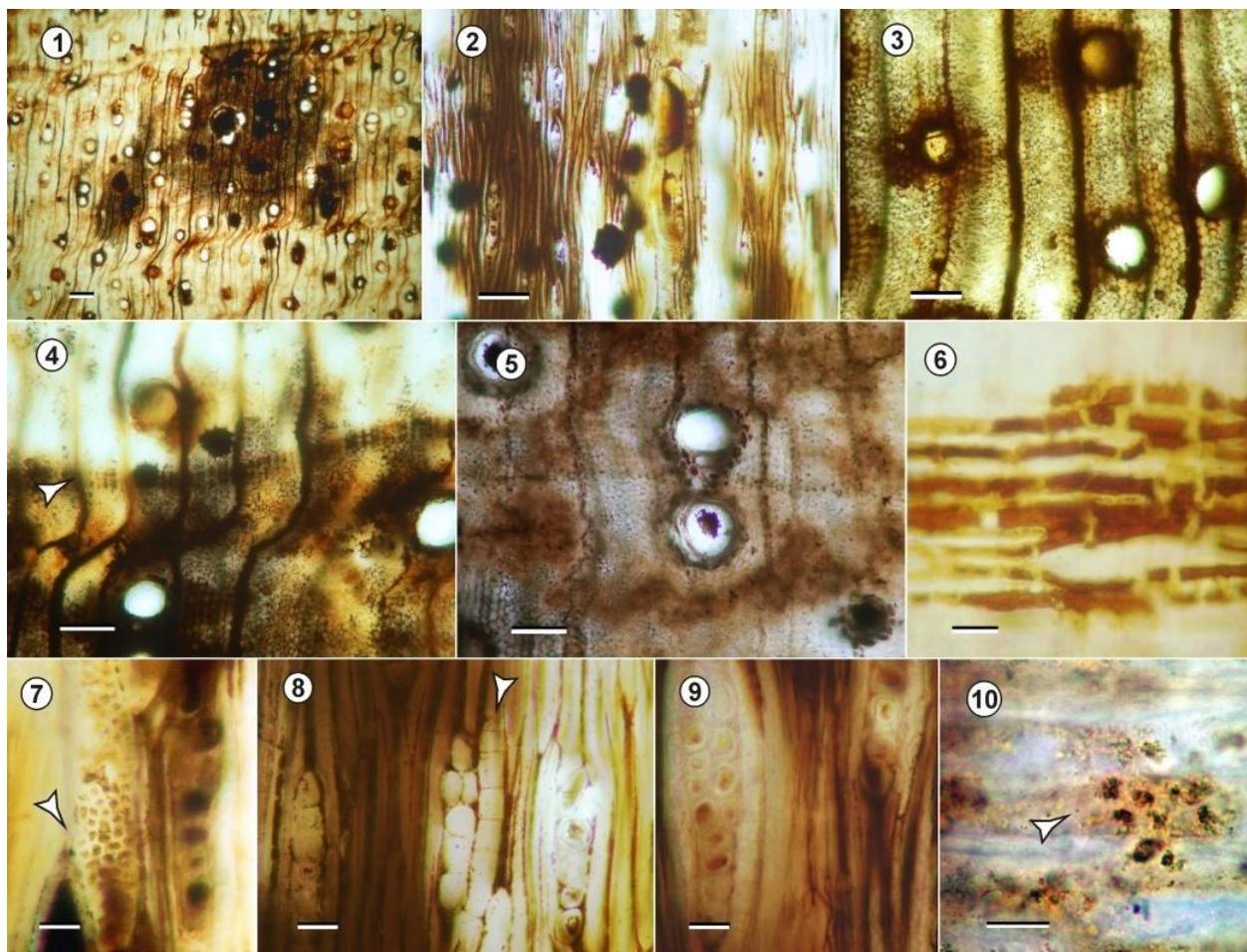
(10%) y escasos en serie de 4 y más elementos (3%) (Fig. IV.28. 1, 4, 10; IV.29. 1, 3, 4, 5). Diámetro tangencial promedio de 106 (56–190)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 92 (31–187)  $\mu\text{m}$ . Espesor de pared promedio de 10 (7–15)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.28. 10). Densidad de vasos de 9 (7–11) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con depósitos oscuros, cuerpos romboidales semejantes a cristales prismáticos en el lumen de los mismo (Fig. IV.28. 1; IV.29. 3). Radios numerosos, de 10 (8–13) por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico a aliforme hasta visibles, sectores escasos unilateral y confluyente solo entre vasos muy próximos, apotraqueal difuso y marginal (Fig. IV.28. 1, 4, 8; IV.29. 3, 4, 5). Fibras de contorno variables poligonal, angulares y ovales, dispuestas irregularmente, diámetro promedio de 12 (6–18)  $\mu\text{m}$ , paredes gruesas (Fig. IV.28. 8). Debido a la poca preservación en ambos materiales, fue difícil tomar las medidas de las paredes de las fibras.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos de trayecto rectilíneo y sinuoso, longitud promedio de 195 (132–250)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placa de perforación simple con tabiques levemente oblicuos (Fig. IV.28. 2, 3, 6; IV.29. 7). Puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas?, diámetro promedio de 6–9  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.28. 11; IV.29. 7). Radios homogéneo, uniseriados (85%), biseriados (9%), siendo raros los triseriados (6%), altura promedio de 154 (64–228)  $\mu\text{m}$  y de 9 (3–16) expresada en número de células, con un ancho promedio de 25 (13–35)  $\mu\text{m}$ , bajos y delgados (Fig. IV.28. 5, 6, 9; IV.29. 2, 8, 9). Fibras no septadas. Se observan sectores donde los radios se disponen ordenadamente, por lo que la estructura tiende a ser estratificada (Fig. IV.28. 5; IV.29. 2). Cámaras de células de parénquima axial con más de 8 septos (Fig. IV.29. 8).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos exclusivamente por células procumbentes (Fig. IV.28. 2; IV.29. 6). Las puntuaciones radio-vasculares son similares a las puntuaciones intervasculares en la forma aunque son más pequeñas  $\leq 6\mu\text{m}$  (Fig. IV.29.10).



**FIGURA IV.28. *Menendoxylon 6* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 120).** 1, vista general donde se observan la disposición de vasos, los anillos de crecimientos y el parénquima axial; 2, vista general de los radios en corte longitudinal radial y trayecto de elementos de vasos; 3, Vista general de radios delgados y bajos; 4, detalle de anillos de crecimiento, vasos en serie múltiple radiales de 3 elementos y solitario; 5, radios con tendencia a disposición estratificada; 6, detalle de elemento de vasos sinuoso y radios uniseriados; 7, detalle de cristales? romboidales en lumen de vasos; 8, detalle de anillo de crecimiento delimitados por parénquima axial y disminución del diámetro radial de las fibras; 9, detalle de radio uniseriado; 10, detalle de vasos en serie múltiples radiales de 2 elementos con paredes delgadas; 11, detalle de puntuaciones intervasculares y tabique levemente oblicuo. Corte transversal: 1, 4, 8, 10; Corte longitudinal tangencial: 3, 5, 6, 9, 11; Corte longitudinal radial: 2, 7. Escalas gráficas: 1-3 = 200  $\mu$ m; 4-6 = 100  $\mu$ m; 7-11 = 20  $\mu$ m.



**FIGURA IV.29. *Menendoxylon 6* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 122).** 1, vista general de la disposición de vasos, parénquima marginal; 2, sistema radial constituido por radios delgados bordeados por parénquima septados; 3, vista general de vasos solitarios y parénquima vasicéntrico y aliforme; 4, detalle de parénquima axial con bandas delgadas a levemente gruesas (flecha); 5, detalle de vasos y parénquima axial marginal delgado; 6, detalle de radios con células procumbentes; 7, detalle de elemento de vaso con tabique oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares alternas y areoladas; 8, detalle de parénquima septado (flecha), radios uniseriados y fibras no septadas; 9, detalle de radios uniseriados con células agregadas; 10, detalle de puntuaciones radio-vasculares alternas y areoladas (flecha). Corte transversal: 1, 3-5; Corte longitudinal tangencial: 2, 7-9; Corte longitudinal radial: 6, 10. Escalas gráficas: 1=500  $\mu$ m; 2-5 = 100  $\mu$ m; 6-9 = 20  $\mu$ m; 10 = 10  $\mu$ m.

### Comparación con especies actuales

El material fósil se asemeja al género actual *Parapiptadenia*, y su afinidad más estrecha es con *Parapiptadenia rigida*, las características que los relacionan son el predominio de vasos solitarios, el parénquima axial marginal, la ausencia de cristales en radios y/o parénquima axial (Cozzo, 1951; Evans *et al.* 2006). La especie *P. rigida* descrita por Tortorelli (1956) mostró variación en la estructura del xilema

secundario al poseer un predominio de radios bi y triseriados, caracteres presentes en la especie descrita arriba, *Piptadenioxylon chimeloi*, diferencia determinante a la hora de incluirla dentro de esta especie fósil.

### Comparación con especies fósiles

El género fósil *Menendoxylon* fue definido por Lutz (1979) a un conjunto de especies fósiles con una anatomía de maderas similar a las especies del género actual *Parapiptadenia* (subfamilia Mimosoideae), aunque reconoce que sus características tienen una llamativa inclinación hacia especies Caesalpinioideae. La tabla IV.14 muestra las comparaciones entre diversos generos y confirma la asignación del fósil al grupo *Menendoxylon* por la coincidencia de caracteres anatómicos diagnósticos aunque la combinación de los caracteres diagnósticos del material estudiado no puede incluirse en ninguna de las especies descritas hasta la fecha, razón por la cual se propone una nueva especie fósil dentro del género *Menendoxylon*.

	A	Vasos					PI	Fibra	Parénquima axial	Radios			Cr.	E E	
		Agrupación	D.T.	Densidad	CC	Long				Dt.	Septada	Tipo			Alt.
CIDPALBO-MEG 120, 122 <i>Menendoxylon</i> 6 sp. nov.	D	Solitarios (65%), en serie múltiples de 2-4 35%	123 (71-190)	9 (7-11)	P	185 (132- 216)	6-8	Alternas, ornadas	No	Vasicéntrico, aliforme, escaso a confluente, marginal	Ho	9 (4- 12)	90% 1 10% 2	A	≈ R
CIDPALBO-MEG 132, 128 y 152 <i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. y sp. nov.	D	Solitarios 77%, en series múltiples 15%	79 (40- 127)	12 (10-14)	P	178 (127- 205)	5-8	Alternas, ornadas	No	Vasicéntrico aliforme abundante y pocos confluente, apotraqueal marginal	Ho	13 (4- 20)	90% 1, 10% 2	A	
<i>Menendoxylon</i> Lutz 1979	D	Solitarios y en serie múltiples	≤200	12-30		≤300	3-10	Alternas, ornadas	No	Vasicéntrico, aliforme o bandeado corto	Ho	8-39	1-3	--	≈ R
<i>Anadenantheroxylon</i> Brea et al. 2001	D	Solitarios, múltiples radiales	106(41- 149)	15-24	P	Cortos	11(5- 34)	Alternas, ornadas	No	Vasicéntrico, aliforme, confluente	Ho	7-25	2 (1, 3)	PS	
<i>Piptadenioxylon</i> Suguo y Mussa 1979	D	Solitarios, raros en múltiples radiales	40-100	15-21	P	Cortos	≤7	Alternas, ornadas	No	Vasicéntrico, aliforme a confluente	Ho		2, 3 (1)	?	≈ R
<i>Microlobiusxylon</i> Franco y Brea 2010	D	Solitarios, pocos en múltiples radiales	40-115	18-28	A	Cortos	≤7	Alternas, ornadas	No	Abundante vasicéntrico a aliforme y confluente	Ho	4-35	1, 2	PS	
<i>Microlobiusxylon</i> este trabajo 141, 123	D	Solitarios 84%	33-127	18-25	A- P	Cortos	6-10	Alternas, ornadas	No-si	Vasicéntrico, aliforme, marginal, difuso	Ho	4-27	1	PS	A

**TABLA IV.14.** Comparación de *Menendoxylon* 6 sp. nov. y *Xilotipo* 7 gen. nov. y sp. nov. con géneros fósiles afines (datos tomados de Lutz, 1979; Suguo & Mussa, 1979; Brea et al. 2001; Franco & Brea, 2010). Referencias A = anillos de crecimiento D = Demarcados, I = Indistinguibles; Vasos D.T. = diámetro tangencial, CC = contenido celular, P = presente; PI = puntuaciones intervasculares, Dt. = diámetro; Radios Ho = homocelulares, He = heterocelulares; Cr = cristales, PS = Parénquima septado, A = Ausencia.

*Menendoxylon* 6 sp. nov. tiene una gran afinidad con *Menendoxylon areniensis* Lutz 1979 y *Menendoxylon mesopotamiensis* Lutz 1979 en las características de los vasos (agrupación, diámetro y densidad). Con *Menendoxylon vasallensis* Lutz 1979 coincide solamente en las características de los radios, que son homocelulares, uni y biseriados y en las fibras que son no septadas. Con *Menendoxylon piptadiensis* se asemeja solo en las características de los vasos a excepción de la densidad que es superior. Las cuatro especies de *Menendoxylon* (*M. mesopotamiensis*, *M. piptadiensis*, *M. areniensis* y *M. vasallensis*) propuestas por Lutz (1979, 1987) coinciden con el material fósil estudiado *Menendoxylon* 6 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 120, 122) en la presencia de parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente.

Suguio & Mussa (1979) definieron el género fósil *Piptadenioxylon* siendo su pariente actual más cercano *Parapiptadenia* (ex *Piptadenia*). *Menendoxylon* 6 sp. nov. difieren de este grupo por poseer puntuaciones intervasculares medianas, parénquima axial marginal, predominio de radios uniseriados y/o biseriados incompleto y vasos medianos, mientras que en *Piptadenioxylon* predominan los bi y triseriados aunque hay presencia de uniseriados en escasa proporción. Sin embargo, se semejan en la ausencia de cristales en el parénquima axial y en los radios que tiene una leve disposición estratificada. Los caracteres diagnósticos del material en análisis no coincide totalmente con las especies descritas del género *Menendoxylon* por este motivo se propone una nueva entidad específica *Menendoxylon* 6 sp. nov. que tiene como característica principal el predominio de radios uniseriados en más del 90%, cortos y estratificación irregular en su estructura y otras combinaciones que la hace poco común de las ya descritas.

Tribu MIMOSEAE Luckow 2005

Género *Xilotipo* 7 gen. nov.

Especie tipo *Xilotipo* 7 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 7 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.30. 1-10; Figura IV.31. 1-13; Figura IV.32. 1-6; Figura IV.33. 1-6**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 132, CIDPALBO-MIC 1555 (tres preparados microscópicos).

CIDPALBO-MEG 128, CIDPALBO-MIC 1551 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 152, CIDPALBO-MIC 1575 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Península Gregorio Soler, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

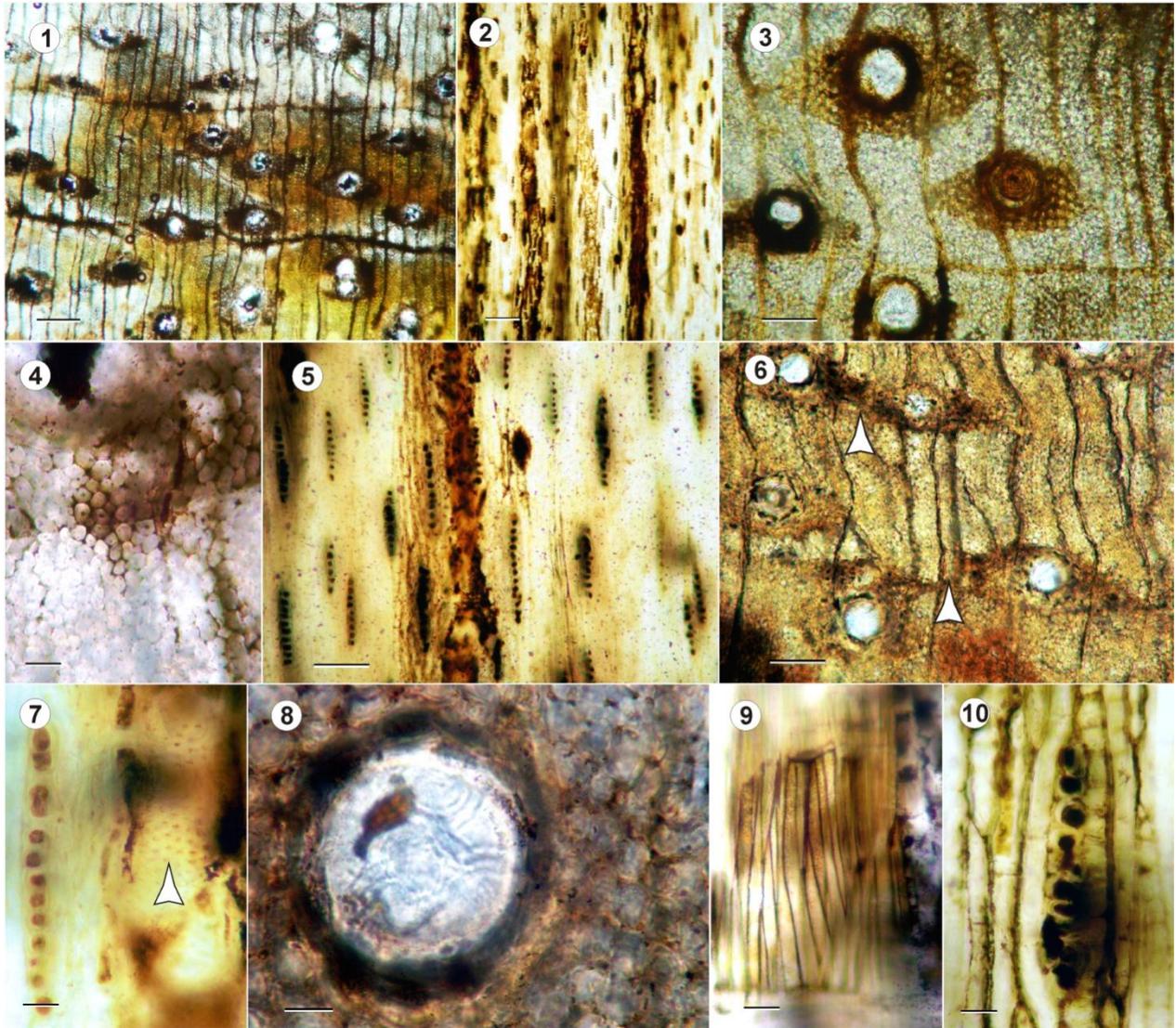
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Pseudopiptadenia* Rauschert 1982

*Pseudopiptadenia psilostachya* syn. *Piptadenia suaveolens*; *Newtonia psilostachya* Miq.

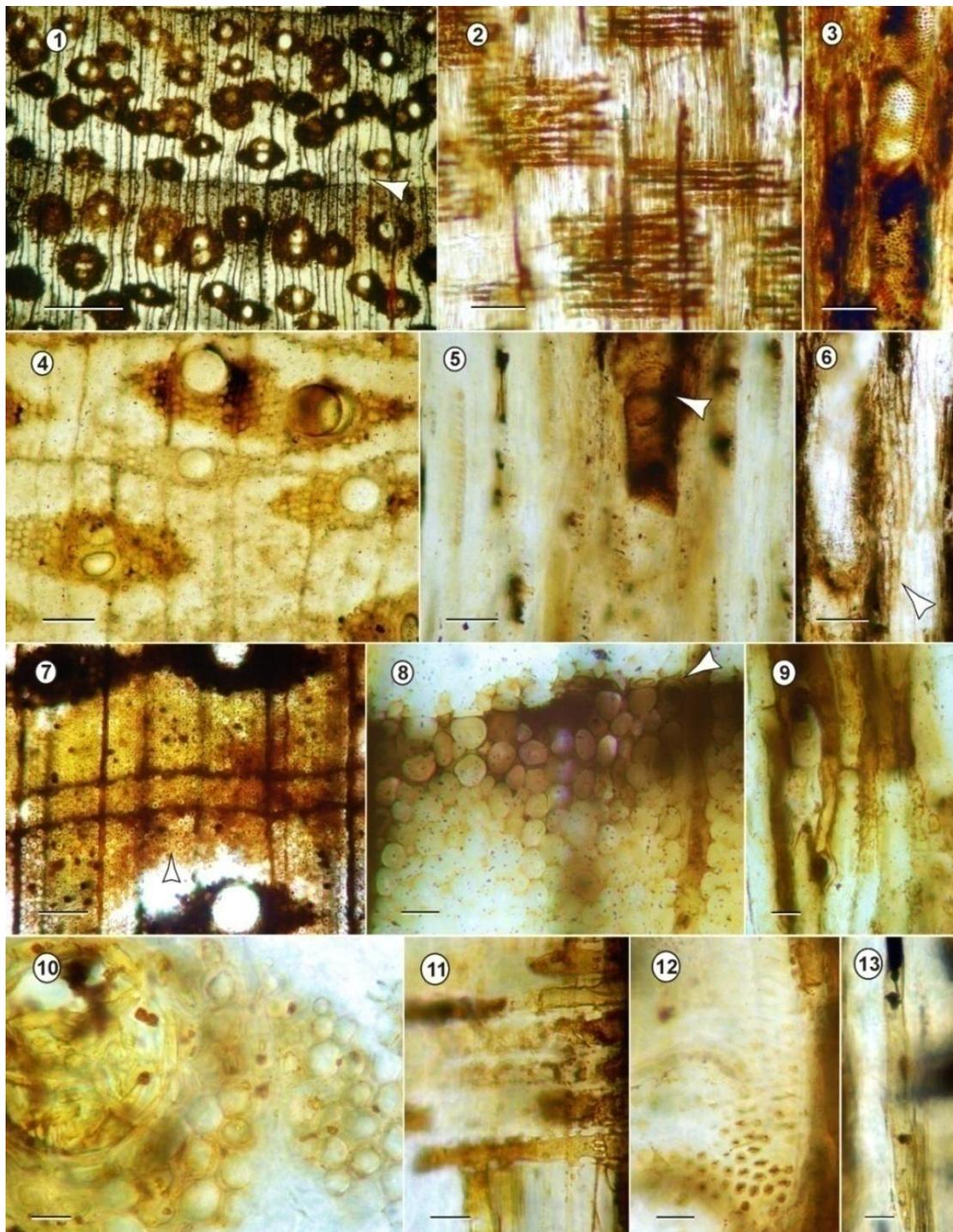
**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal y por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.30. 4, 6). Porosidad difusa, los vasos sin patrón de distribución, predominan los vasos solitarios (77%) de contorno circulares a ovales, múltiples radiales de 2 (15%) y más de 3 elementos (8%), estos últimos ovales. Diámetro tangencial promedio de 91 (40–140)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 103 (25–196)  $\mu\text{m}$ , espesor promedio de pared de 10 (5–14)  $\mu\text{m}$ . Densidad promedio de vasos de 12 (8–14) por  $\text{mm}^2$ . Los vasos contienen depósitos oscuros posiblemente gomas y/o tilosis. Los radios son numerosos, de 12 (9–16) por mm lineal (Fig. IV.30. 1, 3, 6, 8; IV.31. 1, 4, 10; IV.32. 2, 3, 6). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente y apotraqueal marginal (Fig. IV.30. 1, 3, 4, 6; IV.31.1, 4, 7, 8; IV.32. 2, 3, 6). Fibras de contorno variables poligonal, angulares y ovales, dispuestas irregularmente con leve tendencia a radial, diámetro promedio de 13 (10–18)  $\mu\text{m}$ , de paredes gruesas (Fig. IV.30. 4; IV.33. 3).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, longitud promedio de 198 (117–254)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placa de perforación simple con tabiques levemente oblicuos (Fig. IV.30. 2, 5, 7; IV.31. 3, 5; IV.32. 5). Puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas?, diámetro promedio de 7 (5–10)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.30. 7; IV.31. 12; IV.33. 2, 6). Radios homogéneos, uniseriados (90%) y biseriados (10%), altura promedio de 197 (58–394)  $\mu\text{m}$  y 13 (2–23) expresada en número de células, ancho promedio de 26 (18–40)  $\mu\text{m}$ , bajos y delgados (Fig. IV.30. 2, 5, 7, 10; IV.31. 5; IV.32. 1, 4; IV.33. 4). Fibras no septadas, siendo raras las septada (Fig. IV.30. 9; IV.31. 13; IV.33. 1, 3). Cámaras de células de parénquima axial con más de 8 septos (Fig. IV.30. 10; IV.31. 6, 9; IV.33. 5).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos por células procumbentes (Fig. IV.31. 2, 11; IV.33. 1). Las puntuaciones radio-vasculares son similares a las puntuaciones intervasculares aunque son de menor tamaño. En el ejemplar CIDPALBO-MEG 152 se observa estructuras similares a cristales prismáticos bordeando los radios (Fig. IV.33. 5).

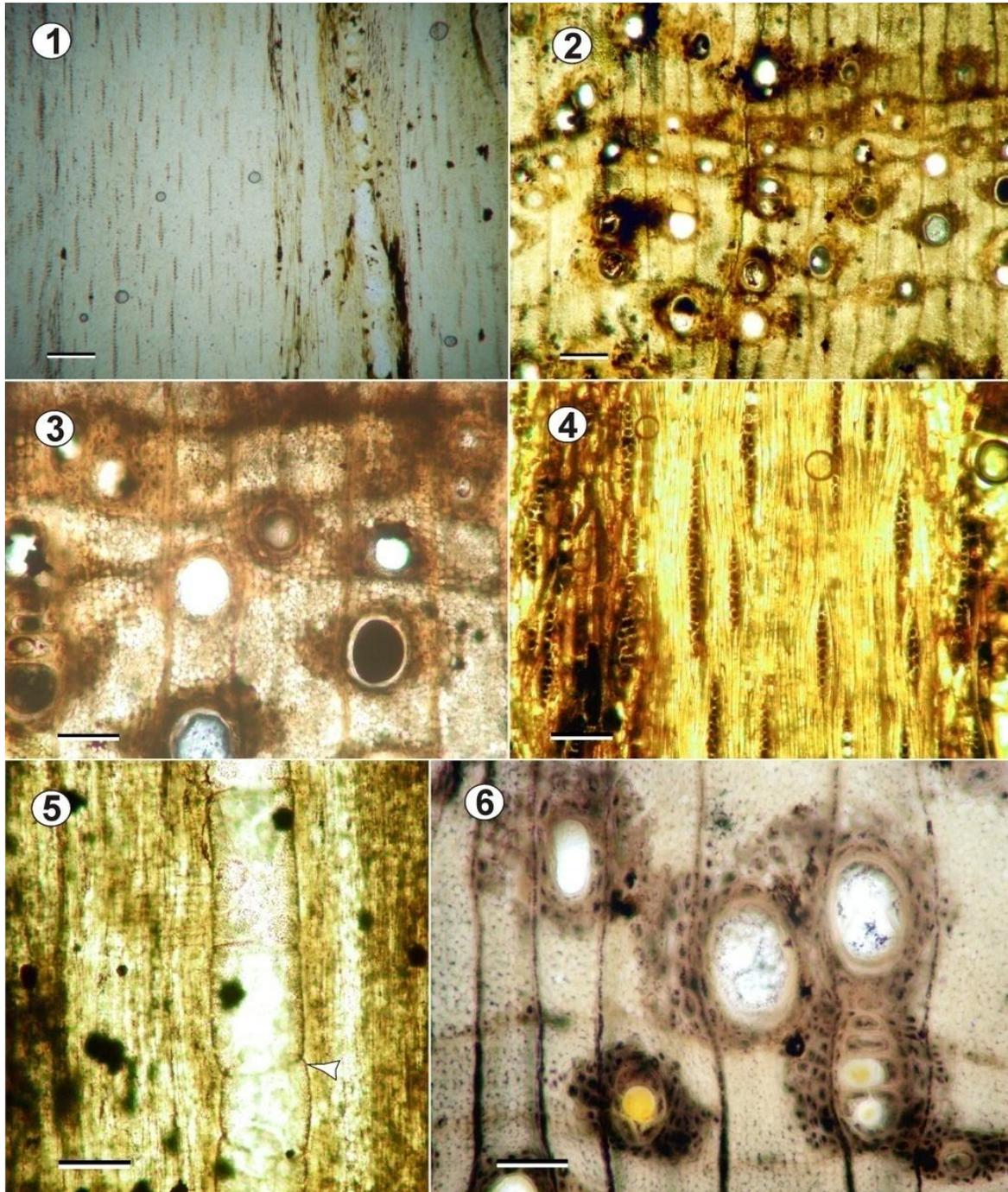


**FIGURA IV.30.** *Xilotipo 7 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 132)*. **1**, vista general donde se observan los anillos de crecimiento, la disposición de los vasos y el parénquima axial; **2**, vista general de los radios y el trayecto de los elementos de vasos; **3**, detalle de vasos solitarios y parénquima axial aliforme; **4**, detalle de anillo de crecimiento delimitados por parénquima axial; **5**, radios uniseriados y elementos de vasos con depósitos oscuros; **6**, trayecto de radios en vista transversal y parénquima axial confluyente (flechas); **7**, detalle de radio uniseriado y puntuaciones intervasculares (flecha); **8**, detalle de vaso solitario rodeado por células del parénquima axial; **9**, detalle de fibras no septadas; **10**, detalle de radio uniseriado y del parénquima septado. Corte transversal: 1, 3, 4, 6, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 7, 9, 10. Escalas gráficas: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 5, 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4, 7–10 = 20  $\mu\text{m}$



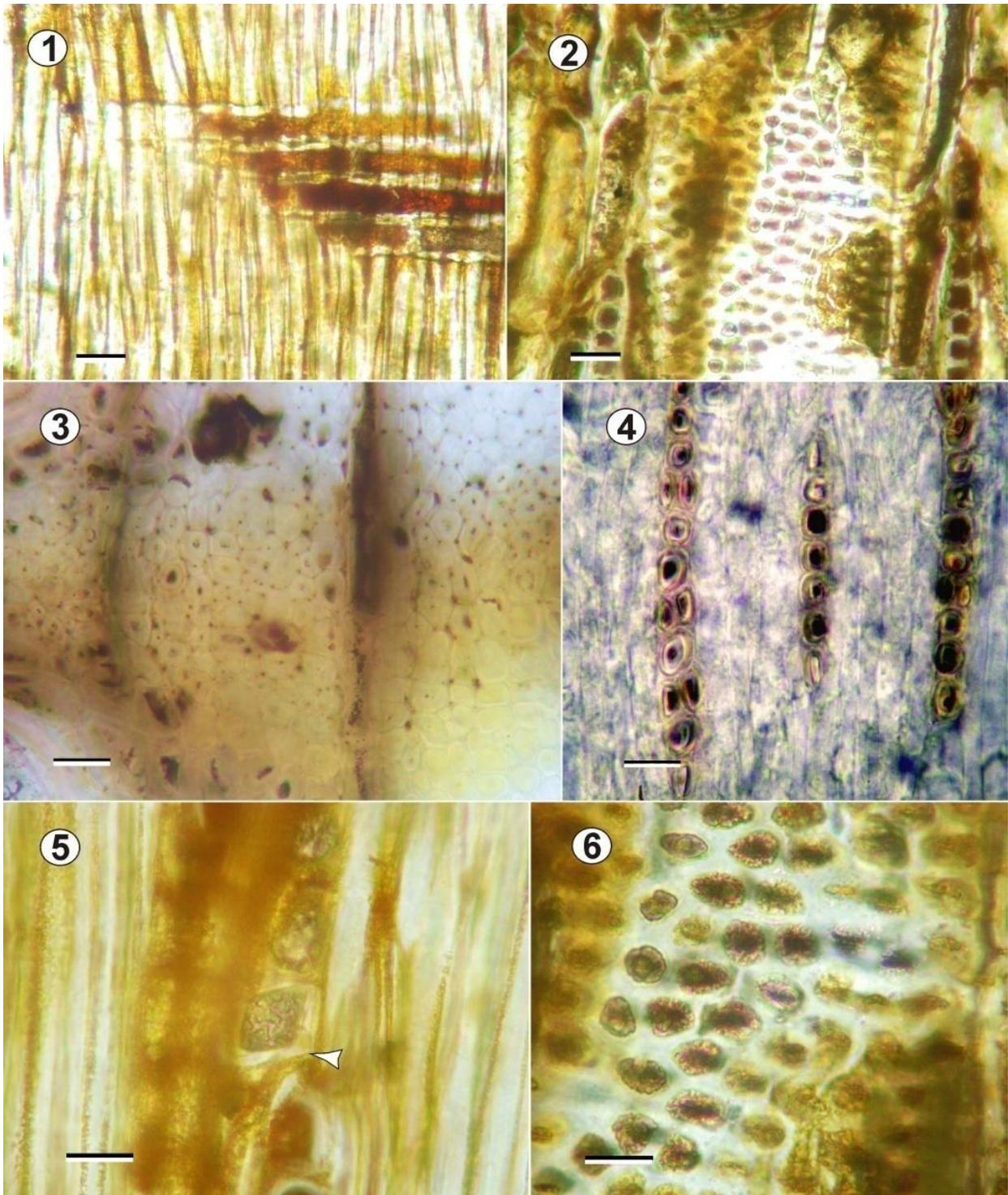
**Figura IV.31.** *Xilotipo 7* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 128). **1**, vista general donde se observan la disposición de los vasos, el parénquima axial aliforme y los anillo de crecimiento (flecha); **2**, vista general de los radios constituidos por células procumbentes; **3**, elementos de vasos cortos con tabiques oblicuos; **4**, detalle de vasos solitarios con parénquima axial aliforme y confluyente; **5**, detalle de placa de perforación simples (flecha) y radios uniseriados delgados; **6**, detalle de parénquima septado (flecha); **7**, disposición radial de las fibras con paredes gruesas (flecha); **8**, detalle de anillo de crecimiento (flecha); **9**, detalle de parénquima septado; **10**, detalle de vasos con paredes delgadas y células de parénquima axial; **11**, detalle de radios con células procumbentes y puntuaciones radiovasculares; **12**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas y areoladas; **13**, detalle de fibra no septada. Corte transversal: 1, 4, 7, 8, 10;

Corte longitudinal tangencial: 3, 5, 6, 9, 12; Corte longitudinal radial: 2, 11, 13. Escalas gráficas: 1 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2-7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8-13 = 20  $\mu\text{m}$ .



120

**Figura IV.32.** *Xilotipo 7* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 152). 1, vista general de los radios y el trayecto de los elementos de vasos; 2, vista general donde se observan los anillos de crecimiento, la disposición de los vasos y el parénquima axial; 3, detalle de vasos solitarios y parénquima axial aliforme y confluyente; 4, detalle de radios delgados y parénquima septado; 5, detalle de elementos de vasos cortos y placa de perforación simple (flecha); 6, detalle de vaso solitario y en series múltiples rodeados por células del parénquima axial. Corte transversal: 2, 4, 6; Corte longitudinal tangencial: 1, 4; Corte longitudinal radial 5. Escalas graficas: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-6 = 100  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.33.** *Xilotipo 7* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 152). **1**, detalle de radios homocelulares y fibras no septadas; **2**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovals y septos del parénquima septado; **3**, detalle de fibras con paredes gruesas y células de parénquima axial confluyente; **4**, detalle de radio uniseriados; **5**, detalle de cristal prismático bordeando un radio; **6**, detalle de puntuaciones intervasculares ornadas alternas y medianas. Corte transversal: 3; Corte longitudinal tangencial: 2, 4-6; Corte longitudinal radial: 1. Escalas gráficas: 1-4 = 20  $\mu\text{m}$ ; 5, 6 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

Estos fósiles descritos en el apartado anterior se asignaron a la subfamilia Mimosoideae por tener parénquima axial paratraqueal, cristales en el parénquima axial y fibras no septadas. Dentro de la subfamilia el material en estudio mostró similitudes con la estructura anatómica del leño de *Pseudopiptadenia* correspondiente al Grupo Piptadenia.

Según Evans *et al.* (2006) *Pseudopiptadenia* posee particularidades que la diferencian de otros grupos emparentados. De *Piptadenia* se diferencia por no tener parénquima bandeado como se observa en *Pseudopiptadenia suaveolens* (Miq.) Grimes. Por lo general, dentro de *Piptadenia* puede haber especies con radios homocelulares y heterocelulares hasta 4 células de ancho, parénquima axial bandeado y vasos también difieren visiblemente entre una y otra especie lo que diferencia de *Pseudopiptadenia*.

En *Pseudopiptadenia psilostachya* (= *Newtonia psilostachya*) (León, 2008) es poco común la presencia de parénquima axial marginal, predominan los radios uniseriados siendo poco común los biseriados y todos los radios son homocelulares.

En el grupo Piptadenia las especies generalmente poseen parénquima axial confluyente desarrollado entre vasos próximos a muy próximos (Evans *et al.* 2006). Los radios son comúnmente 2–3 seriados, sin embargo dentro del grupo *Pseudopiptadenia* predominan los radios uniseriados. Estratificaciones celulares irregulares se observan en *Parkia* y *Stryphnodendron*.

El material se relaciona más estrechamente con el género actual *Pseudopiptadenia*. En la Tabla IV.15 se muestran las semejanzas con las especies más afines (la comparación se vio limitada por la ausencia de material bibliográfico).

	<i>Xilotipo 7</i> gen. nov. y sp. nov. CIDPALBO- MEG 132, 128 y 152	<i>Pseudopiptadenia</i> <i>contorta</i>	<i>Pseudopiptadenia</i> <i>psilostachya</i>	<i>Pseudopiptadenia</i> <i>suaveolens</i>	
<b>Anillos de crecimiento</b>	D	D	I	D	
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	
<b>Vasos</b>	Agrupación	Solitarios, pocos en múltiples radiales	Solitarios, pocos en múltiples radiales	Solitarios, pocos en múltiples radiales	
	D.T.	91 (40–140)	80 (50–200)	50–200	142
	Densidad	12 (10–14)	13 (5–20)	5–20	20
	CC	P		P	P
	Long	198 (117–254)	Cortos		
	PI	5–10	≤8	≤10	3–6
		Alternas, ornadas	Alternas, ornadas	Alternas, ornadas	Alternas, ornadas
<b>Fibras</b>	No septadas	No septadas	No septadas	?	
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico aliforme y pocos confluyente, marginal	Paratraqueal, terminal	Vasicéntrico, aliforme, confluentes, marginal	Vasicéntrico, aliforme, confluyente	
<b>Radio</b>	Tipo	Ho	Ho	Ho	
	Alt.	13 (4–23)	≤20	15 (2–26)	
	Seriación	1 (90%), 2 (10%)	1–3	1	1 (2)
<b>Cristales</b>	A	A	PS	PS, F	

**TABLA IV.15.** Comparación de *Xilotipo 7* gen. nov. y sp. nov. con especies de *Pseudopiptadenia* (datos tomados de Detienne & Jacquet, 1983; Baas *et al.*, 2000; Evans *et al.* 2006; Costa Ribeiro & Barros, 2006). Referencias Anillos de crecimiento D = Demarcados, I = Indistinguibles; Vasos D.T. = diámetro tangencial, PI = puntuaciones intervasculares; CC = contenido celular, P = presente; Radios Ho = homocelulares, He = heterocelulares; Parénquima axial v = vasicéntrico, a = aliforme, b = bandeado, p = paratraqueal; Cristales PS = Parénquima septado, F = Fibras, A = Ausencia.

Al comparar los especímenes fósiles con las especies *Pseudopiptadenia suaveolens*, *P. psilostachya* y *P. contorta* se encontró diferencias marcadas con *P. suaveolens* principalmente en las puntuaciones intervasculares que son pequeñas ( $\leq 6 \mu\text{m}$ ), con presencia de cristales en fibras y parénquima axial confluyente más frecuente que el fósil.

El análisis comparativo mostró un vínculo estrecho del fósil con *Pseudopiptadenia contorta* la que mejor se ajusta en cuantos a sus caracteres diagnósticos, en ambas se mostraron parénquima axial asociados a los vasos, puntuaciones intervasculares ornadas, medianas a pequeñas y radios homocelulares y delgados.

## Comparación con especies fósiles

El material en estudio fue comparado con los géneros fósiles afines al Grupo actual *Piptadenia* y a las especies incluidas dentro del género fósil *Menendoxylon*.

La tabla IV.14 muestra la homogeneidad en cuanto a la anatomía de madera de los géneros del Grupo *Piptadenia*, coincidiendo todas en las características de vasos, que son predominantemente solitarios y raros los múltiples radiales, son cortos y numerosos. En cuanto a las puntuaciones intervasculares todas a excepción de *Anadenantheroxylon* (que posee diámetro promedios muy grandes, 34  $\mu\text{m}$ ) poseen puntuaciones medianas a pequeñas, coinciden igualmente en las fibras sin septos y en los radios homocelulares.

El género *Microlobiusxylon* coincide con el material fósil en la presencia de radios uni y biseriados y parénquima axial vasicéntrico y aliforme muy visible, aunque el predominio de parénquima confluyente y la presencia de cristales en el parénquima septado hacen notoria la distinción entre esta especie y los ejemplares CIDPALBO-MEG 132, 128 y 152.

*Anadenantheroxylon* y *Piptadenioxylon* mostraron diferencias en lo que respecta al parénquima axial confluyente más desarrollado y el predominio de radios biseriados en la primera y bi-triseriados en la segunda.

Dentro del género *Menendoxylon*, las especies fósiles *Menendoxylon vasallensis* y *Menendoxylon piptadiensis* Lutz 1987 comparten buena afinidad con *Xilotipo 7* gen. nov. sp. nov. las semejanzas se dan en los radios uniseriados, en el parénquima axial paratraqueal, marginal y en las puntuaciones intervasculares. Diferencias como tendencia de un arreglo estratificado de radios y algunos radios con 3 células de ancho hacen que los ejemplares fósiles se enmarquen dentro del género.

Se propone una nueva entidad para los ejemplares en análisis (CIDPALBO-MEG 132, 128 y 152), teniendo en cuenta su afinidad con *Pseudopiptadenia* y especialmente con la especie actual *Pseudopiptadenia contorta*.

## Discusión

Al analizar las características de *Menendoxylon* y *Piptadenioxylon* se observa que las diferencias entre ambas son mínimas, hasta casi imperceptibles. En *Menendoxylon* los radios son predominantemente uniseriados y biseriados, en tanto que en *Piptadenioxylon* predominan los biseriados y triseriados. Sin embargo, en ambos hay presencia de radios con un ancho de 1 a 3 células. La nueva entidad específica propuesta en este trabajo (*Xilotipo 7* gen. nov. sp. nov.; CIDPALBO 132, 128, 152) y que tiene afinidad estrecha con el género actual *Pseudopiptadenia* se caracteriza por tener exclusivamente radios uniseriados.

El parénquima axial varía entre escaso y muy escaso pero ambos grupos poseen parénquima axial vasicéntrico, en menor o mayor medida aliforme y confluyente, por lo que se propone en este trabajo sinonimizar a *Menendoxylon* con *Piptadenioxylon*. Una revisión de ambos géneros deberá hacerse en el futuro para confirmar o desechar la sinonimia propuesta.

La especie actual *Pseudopiptadenia* presente en Sudamérica es *P. warmingii* Lewis y Lima de hábito arbórea que tiene una distribución sobre el Estado de Paraná y Santa Catalina en Brasil.

Género *Microlobiusxylon* Franco y Brea 2010

**Especie tipo** *Microlobiusxylon paranaensis* Franco y Brea 2010

*Microlobiusxylon paranaensis* Franco y Brea 2010

**Figura IV.34. 1–11; Figura IV.35. 1–12**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 141, CIDPALBO-MIC1564 (tres preparados microscópicos).

CIDPALBO-MEG 123, CIDPALBO-MIC 1546 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí. Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

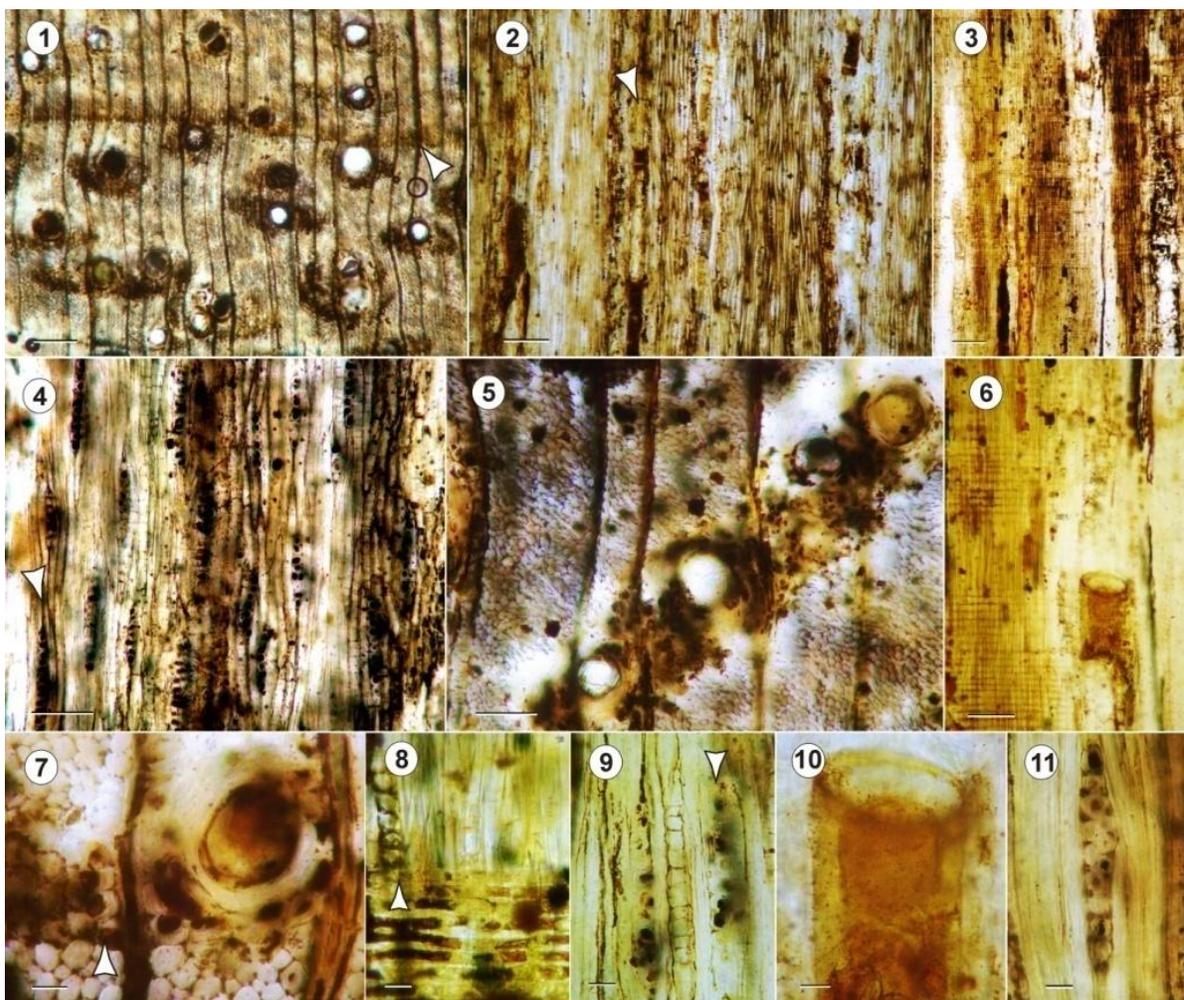
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Microlobius* C. Presl.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal, disposición de vasos y en algunos sectores por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.35. 1, 7). Porosidad difusa, los vasos sin patrón de distribución, predominan los solitarios (84%) circulares a ovales y agrupados en serie múltiples radiales de 2 y 3 elementos (16%), estos últimos ovales (Fig. IV.34. 1, 5, 7). Diámetro tangencial promedio de 86 (33–127)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 85 (38–153)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 9 (5–13)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.34. 10). Densidad de vasos de 12 (8–15) por  $\text{mm}^2$ . Algunos vasos con depósitos oscuros y/o tilosis? (Fig. IV.34. 1, 7; IV.35. 1, 4). Radios numerosos, de 8–13 por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal aliforme, vasicéntrico completo, unilateral y confluyente, apotraqueal escaso difuso y marginal (Fig. IV.34. 1, 5, 7). Fibras de contorno variable poligonal, angular y/o oval, dispuestas irregularmente con leve tendencia a la disposición radial, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$  y de paredes gruesas (Fig. IV.34. 5, 7; IV.35. 4, 7).

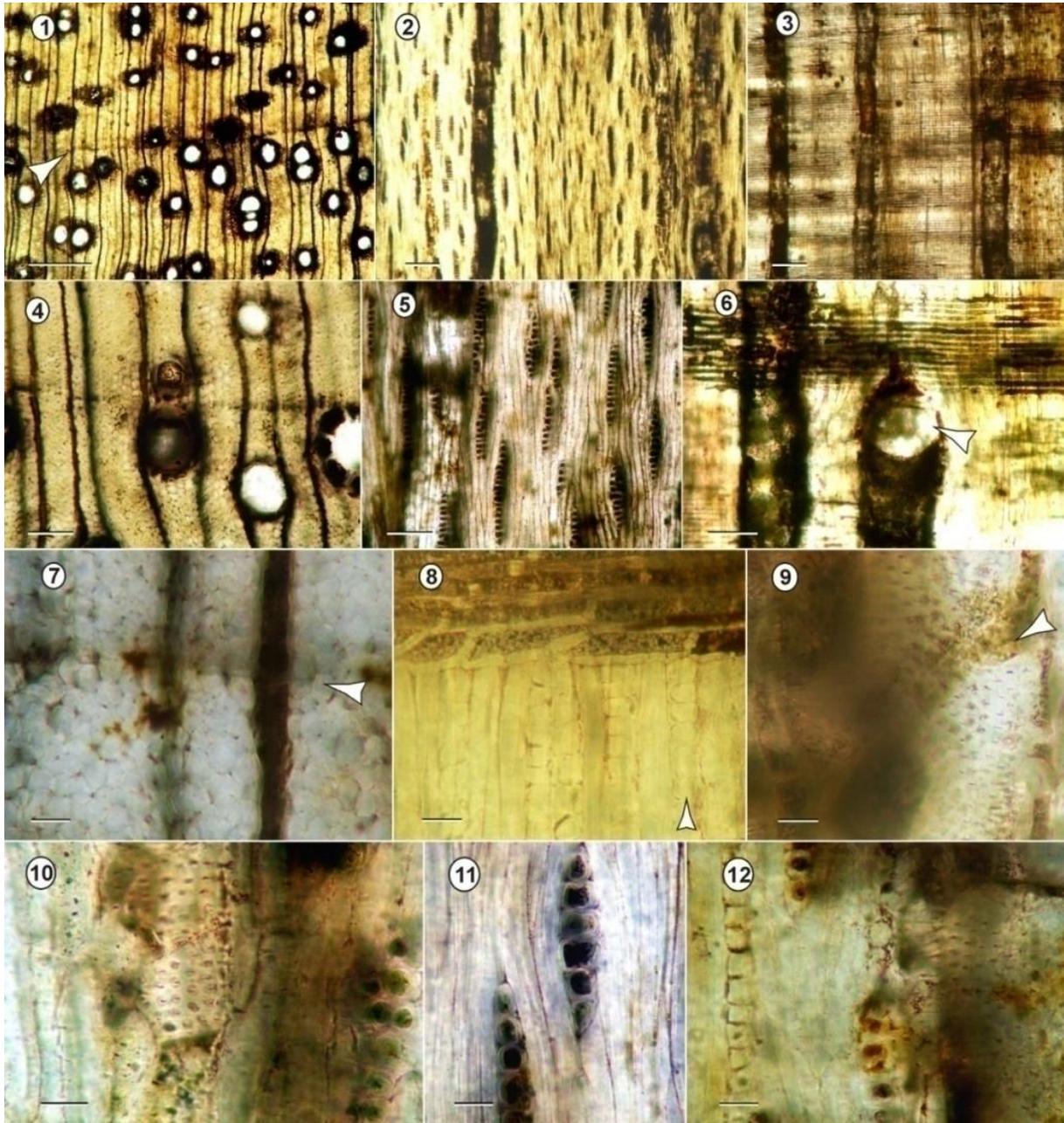
En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo y sinuoso, longitud promedio de 225 (125–260)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placa de perforación simple con tabiques levemente oblicuos (Fig. IV.34. 2, 3, 6, 10; IV.35. 6, 9). Puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas, miden entre 8–10  $\mu\text{m}$  de diámetro, poco preservadas. Radios homogéneo, predomina los uniseriados (90%) y biseriados en menores proporciones (10%), altura promedio de 220 (71–280)  $\mu\text{m}$  y de 16 (4–27) expresada en número de células, ancho promedio de 25 (17–31)  $\mu\text{m}$ , bajos y delgados (Fig. IV.34. 2, 4, 9, 11; IV.35. 2, 5, 11). Fibras

no septadas, unas pocas a raras con apariencia septada, la mala preservación del material impidió tomar las medidas de la pared de las fibras. Cámaras cristalíferas con más de 8 células de parénquima axial (Fig. IV.34. 8; IV.35. 10).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos por células procumbentes comúnmente poseen depósitos oscuros en su interior (Fig. IV.34. 2, 8; IV.35. 3, 6, 8). Puntuaciones radiovasculares simples, el diámetro oscila entre los 2 y 5  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.34.** *Microlobiusxylon paranaensis* (CIDPALBO-MEG 141). 1, vista general donde se observan la disposición de los vasos, el parénquima axial y los anillo de crecimiento (flecha); 2, vista general del trayecto de los elementos de vasos (flecha) y disposición de radios; 3, radios homocelulares con células procumbentes; 4, radios uniseriados (flecha) con depósitos oscuros en sus células rodeados por abundante parénquima septados; 5, detalle del parénquima axial confluyente entre vasos solitarios; 6, vista general de células procumbente y elemento de vasos con placa de perforación simple; 7, detalle de vasos solitario con tilosis, disposición de fibras y parénquima axial delimitando un anillo de crecimiento (flecha); 8, detalle de parénquima septado con cristales, un cristal por septo (flecha) y radios constituidos por células procumbentes; 9, detalle de parénquima septado y radio uniseriado con depósitos oscuros (flecha); 10, detalle de una placa de perforación simple y un vaso de paredes delgadas; 11, detalle de un radio biseriado incompleto. Corte transversal: 1, 5, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 9, 11; Corte longitudinal radial: 3, 4, 6, 8, 10. Escalas gráficas: 1–3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4–6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7–11 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.35. *Microlobiusxylon paranaensis* (CIDPALBO-MEG 123).** 1, vista general donde se observan los vasos solitarios y escasos en serie múltiples radiales, parénquima axial paratraqueal y anillo de crecimiento (flecha); 2, vista general de radios sin estructura estratificadas y elementos de vasos con depósitos oscuros; 3, vista general de radios homocelulares y trayecto lineal de los elementos de vasos; 4, detalle de disposición de fibras y vasos solitarios con y sin depósitos oscuros; 5, detalle de radios uniseriados y fibras no septadas; 6, detalle de placa de perforación simple (flecha) y radios homocelulares constituidos por células procumbentes; 7, detalle de un anillo de crecimiento (flecha); 8, detalle de cadenas de células cristalíferas (flecha) y células procumbentes de los radios; 9, detalle de un vaso con tabique oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; 10, detalle de puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; 11, radios uniseriados con depósitos oscuros en su interior; 12, células de parénquima axial con rudimentos de cristales. Corte transversal: 1, 4, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 9, 10–12; Corte longitudinal radial: 3, 6, 8. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4 – 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7 – 12 = 20  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

Las características anatómicas de *Microlobiusxylon paranaensis* (este trabajo) (CIDPALBO-MEG 141 y 123) permiten ubicarlos dentro del grupo Piptadenia particularmente dentro del género *Microlobius*, el cual se caracteriza por presentar fibras no septadas, vasos principalmente solitarios y radios comúnmente uniseriados (Brazier, 1958; Evans *et al.*, 2006).

Los materiales CIDPALBO-MEG 141 y 123 poseen características semejantes con la especie *Microlobius foetidus* (Jacq.) M. Sousa y G. Andrade (= *Piptadenia paraguayensis*) descrita por Tortorelli (1956) principalmente por el tipo y medidas de los vasos, puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico a aliforme, unilateral y confluyente con bandas cortas, radios principalmente uniseriados y homocelulares constituidos por células procumbentes, fibras no septadas y en la presencia de cristales prismáticos en cámaras del parénquima axial. Las muestras bajo estudio presentan anillos de crecimiento delineados por compresión de fibras y parénquima axial marginal. Estas últimas características las distinguen de la muestra anteriormente analizadas (*Xilotipo 7* gen. nov. sp. nov. CIDPALBO-MEG 132, 128 y 152)

## Comparación con especies fósiles

El material fósil fue comparado con los géneros más afines a *Microlobius* (ver tabla IV.14), las diferencias se dan principalmente en el tamaño de puntuaciones intervasculares. *Menendoxylon* y *Anadenantheroxylon* tienden a tener puntuaciones intervasculares medianas a grandes en tanto que *Piptadenioxylon* y *Microlobiusxylon* son más afines en este carácter, al comparar el tipo de parénquima axial y los radios de cada grupo, se da una estrecha afinidad entre *Menendoxylon* con *Microlobiusxylon*, principalmente con la especie *Menendoxylon piptadiensis* (Lutz, 1987).

El material en estudio es afín a *Microlobiusxylon* y a su única especie fósil *M. paranaensis* por compartir las características diagnósticas. El material tipo de *Microlobiusxylon* fue hallado en la Formación Ituzaingó y se caracteriza por poseer anillos de crecimientos demarcados, porosidad difusa, vasos comúnmente solitarios y en menor proporción en series múltiples radiales y numerosos, puntuaciones intervasculares pequeñas alternas y areoladas, parénquima axial muy abundante vasicéntrico a aliforme y confluyente, parénquima septado presente, radios homocelulares compuesto por células procumbentes, uni o biseriadas, entre 6 y 10 radios/mm y pequeños, fibras no septadas y cristales prismáticos en parénquima axial septado (Franco & Brea, 2010; Franco, 2011).

Género *Anadenantheroxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001

emend. Franco y Brea 2013

**Especie tipo** *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 emend. Franco y Brea 2013

*Anadenantheroxylon villaurquicense* (Brea *et al.*) emend. Franco y Brea 2013

**Figura IV.36. 1–14; Figura IV.37. 1–11; IV.38. 1-13**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 143, CIDPALBO-MIC 1566 (tres preparados microscópicos)

**Procedencia geográfica.** Colonia, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 158, CIDPALBO-MIC 1581 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Península Gregorio Soler, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 137, CIDPALBO-MIC 1560 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

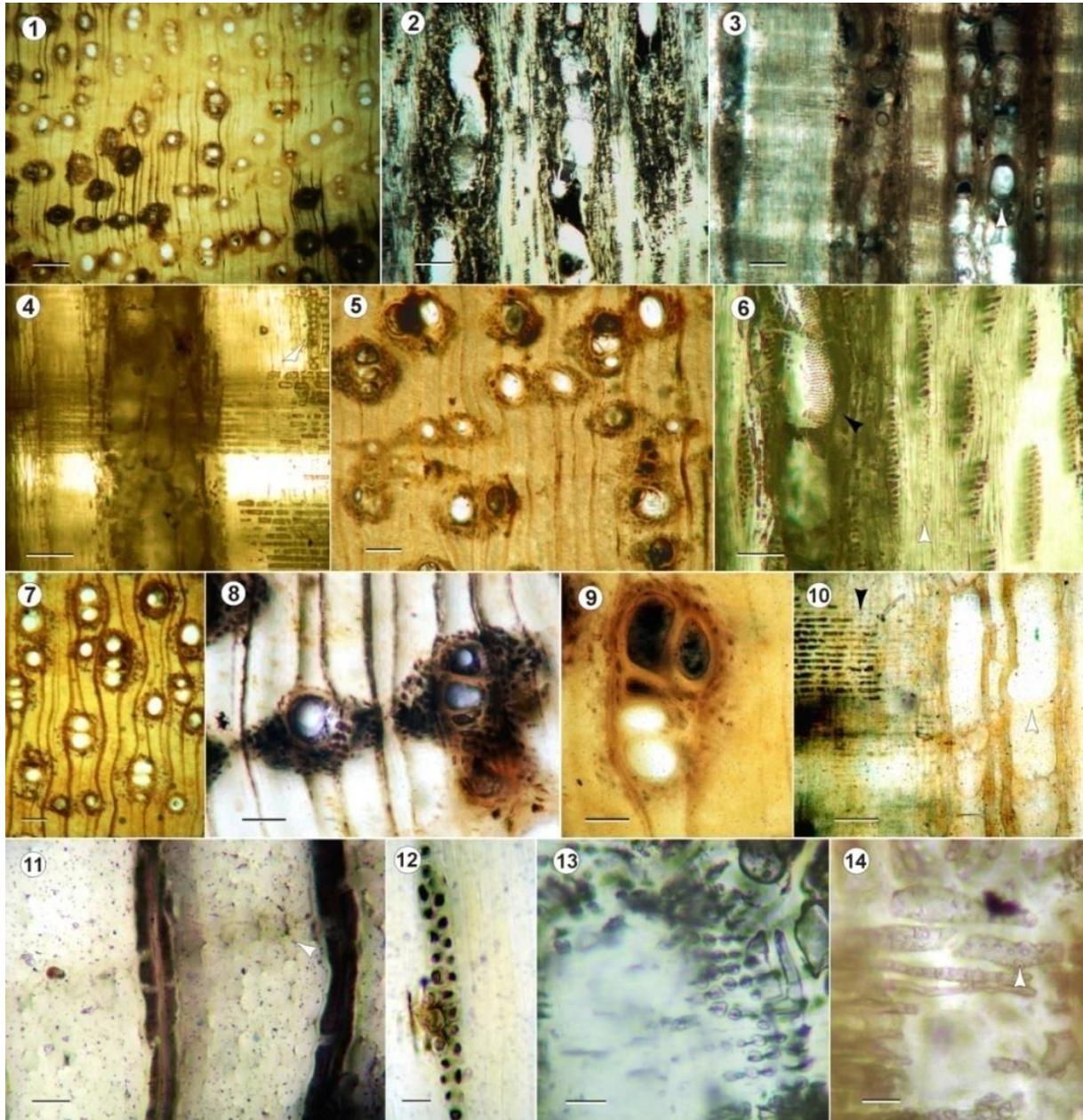
**Afinidad botánica.** El género actual más afín es *Anadenanthera* Speg., y a nivel específico se relaciona estrechamente con *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil* (Griseb.) Altschul "angico", "curupai" o "cebil colorado" [= *Piptadenia macrocarpa* Benth.; *P. macrocarpa* var. *cebil* (Gris.) Ch. y Hassl.; *A. macrocarpa* (Benth.) Br.].

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal y en algunos sectores por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.36. 1, 11). Porosidad difusa. Los vasos sin patrón de distribución, en los ejemplares CIDPALBO-MEG 137 y CIDPALBO-MEG 158 se observa una leve tendencia a la disposición diagonal, predominan los vasos solitarios (66%) circulares a ovales y los múltiples radiales de 2 (21%) de 3 y más elementos (12%) estos últimos ovales (Fig. IV.36. 1, 5, 7–9; IV.37. 1, 3; IV.38. 1). Diámetro tangencial promedio de 108 (46–183)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 121 (50–216)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 12 (7–15)  $\mu\text{m}$ . La densidad de vasos promedio de 11 (7–18) por  $\text{mm}^2$ , numerosos. Los vasos presentan depósitos oscuros en su interior (Fig. IV.36. 5, 8; IV.37. 2, 4; IV.38. 2, 4, 6). Los radios son numerosos, de 10 (8–15) por mm lineal. Parénquima axial moderadamente abundante, paratraqueal vasicéntrico, aliforme (de forma romboidal), confluyente y apotraqueal marginal, en las muestras CIDPALBO-MEG 137 y CIDPALBO-MEG 158 posiblemente presencia de parénquima axial difuso (Fig. IV.36. 1, 5, 7, 8; IV.37. 1, 3, 4, 7; IV.38. 1, 2, 4, 6). Fibras de contorno variables poligonal, angulares y ovales, dispuestas irregularmente con leve tendencia a la disposición radial, diámetro promedio de 13 (8–20)  $\mu\text{m}$  y de paredes gruesas (Fig. IV.36. 11; IV.37. 4, 7; IV.38. 6).

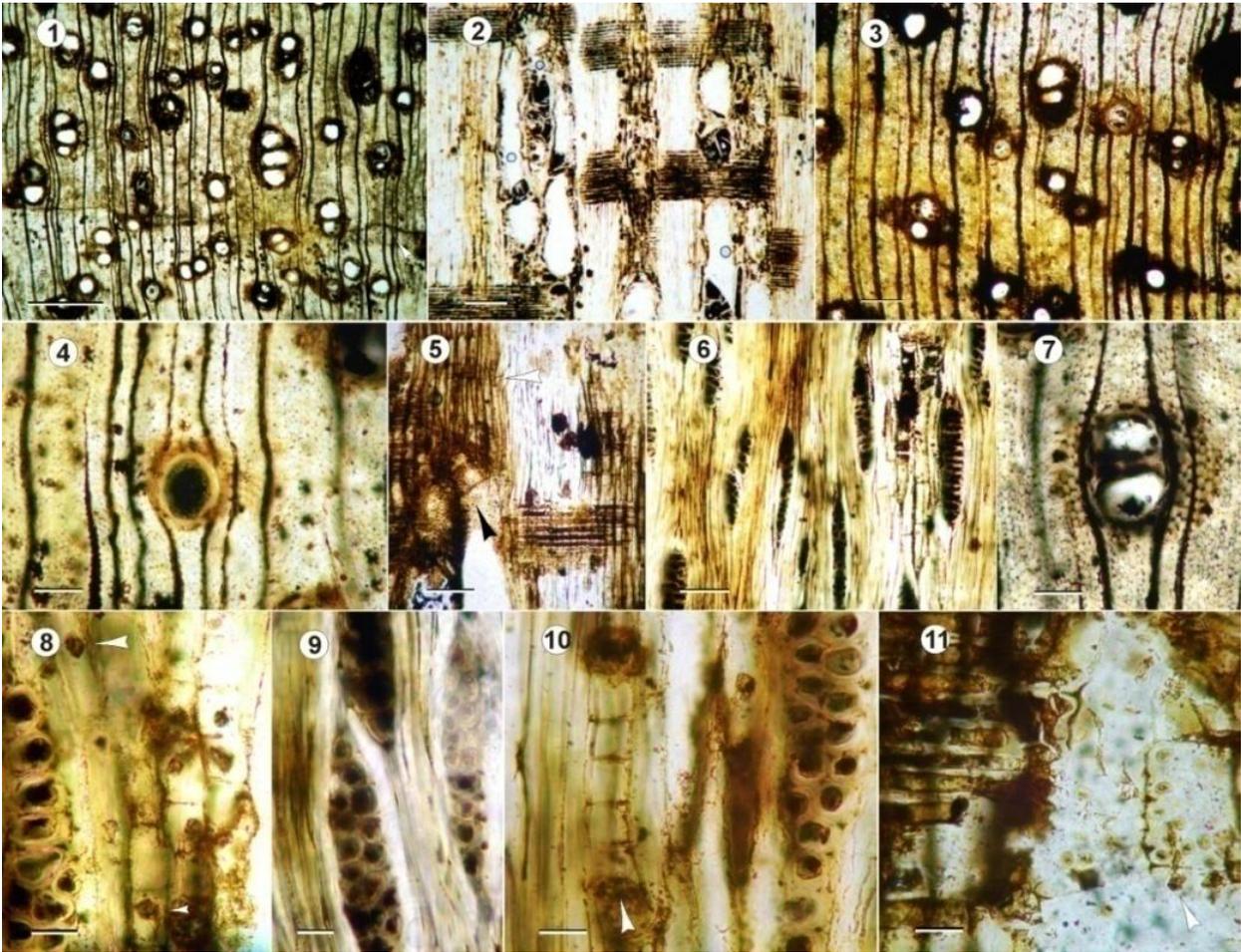
En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, longitud promedio de 256 (177–400)  $\mu\text{m}$ , cortos a medianos (Fig. IV.36. 2, 6). Puntuaciones intervasculares

ovales alternas y ornadas?, diámetro promedio de 7 (5–10)  $\mu\text{m}$ , pequeñas y medianas (Fig. **IV.36.** 13; **IV.37.** 10; **IV.38.** 12, 13). Placa de perforación simple con tabiques rectos a levemente oblicuos (Fig. **IV.36.** 10; **IV.37.** 2, 5; **IV.38.** 11, 12). Radios homogéneo, predominan los biseriados (61%), uniseriados (30%) y poco frecuentes los triseriados (9%), altura promedio de 245 (88–381)  $\mu\text{m}$  y de 14 (4–24) expresada en número de células, ancho promedio de 32 (20–56)  $\mu\text{m}$ , bajos y delgados (Fig. **IV.36.** 6, 12; **IV.37.** 6, 8, 9; **IV.38.** 3, 5, 9). Puntuaciones radio-vasculares similares a las puntuaciones intervasculares, aunque más pequeñas (Fig. **IV.36.** 14). Fibras no septadas (Fig. **IV.38.** 10) y raras con apariencia septadas. Cámaras cristalíferas con más de 8 septos en células de parénquima axial (Fig. **IV.36.** 4; **IV.37.** 9; **IV.38.** 5, 7).

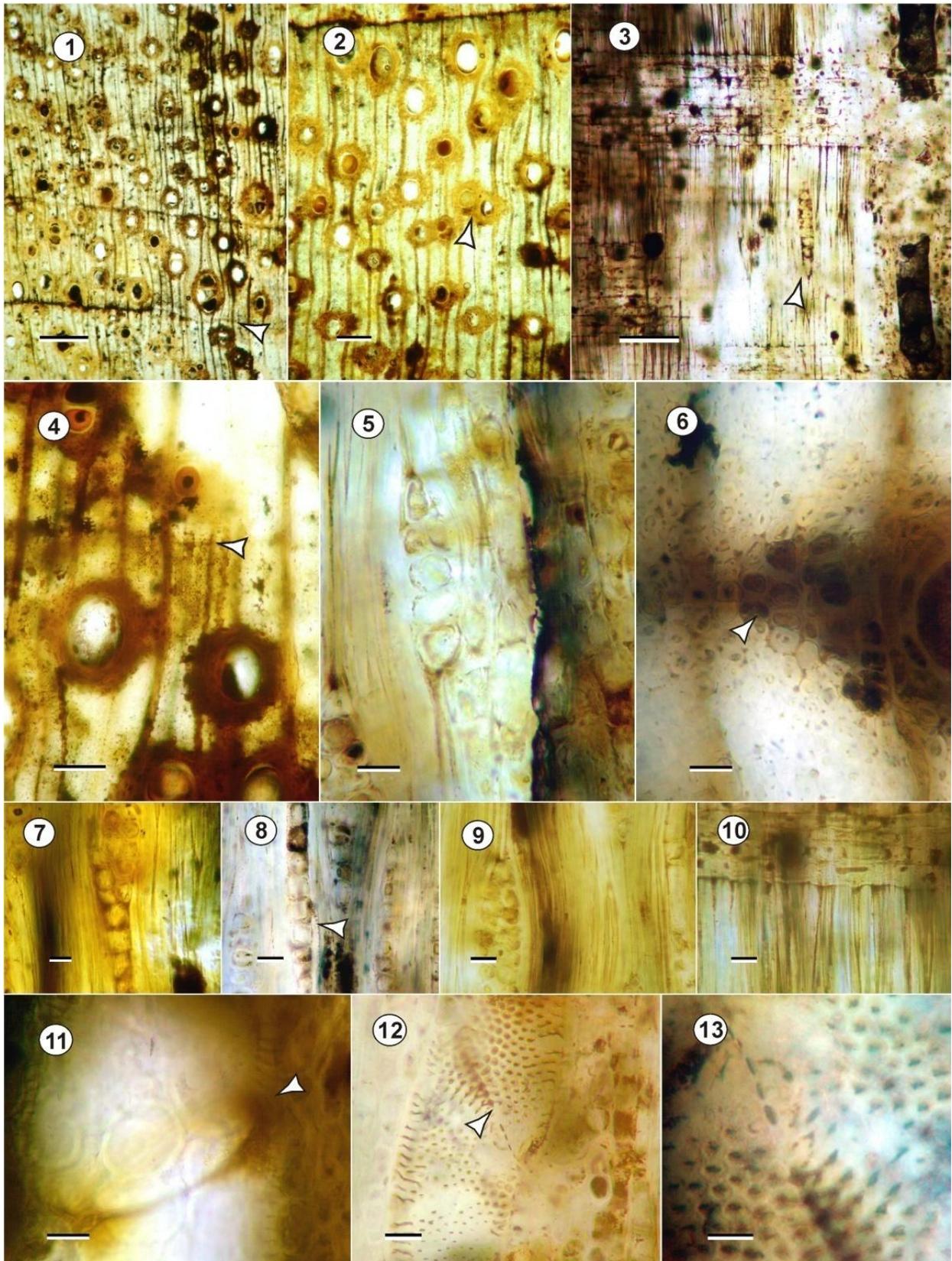
En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos por células procumbentes con depósitos oscuros en su interior (Fig. **IV.36.** 3, 4, 10; **IV.37.** 2, 5, 10).



**FIGURA IV.36.** *Anadenantheroxylon villaurquicense* (CIDPALBO-MEG 143). **1**, vista general donde se observan la disposición de los vasos y el parénquima axial; **2**, vista general de la disposición de los radios y trayecto rectilíneo de los elementos de vasos; **3**, elementos de vasos con depósitos oscuros, placas de perforación simple (flecha); y tabiques rectos **4**, radios homocelulares constituidos por células procumbentes, vasos agrupados y cristales en células de parénquima septado (flecha); **5**, detalle de parénquima axial aliforme y vasos con tilosis; **6**, disposición de radios, presencia de parénquima septado (flecha blanca), elementos de vasos con sus puntuaciones intervasculares areoladas y alternas (flecha negra); **7**, detalle de los vasos con porosidad difusa; **8**, detalle de vaso solitario y en serie múltiples radiales; **9**, detalle de vasos en serie múltiples con y sin depósitos oscuros; **10**, detalle de elementos de vasos sin depósitos, espesor de la pared, tabiques rectos (flecha) y células procumbentes de los radios con depósitos (flecha negra); **11**, detalle de parénquima axial delimitando un anillo de crecimiento (flecha) y disposición de fibras; **12**, detalle de radios biseriados; **13**, detalle de puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; **14**, detalle de puntuaciones radio-vasculares (flecha). Corte transversal: 1, 5, 7-9, 11; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 12, 13; Corte longitudinal radial: 3, 4, 10, 14. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7-12 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.37.** *Anadenantheroxylon villaurquicense* (CIDPALBO-MEG 158). **1**, vista general donde se observa la disposición de los vasos, el parénquima axial y un anillo de crecimiento; **2**, trayecto rectilíneo de los elementos de vasos y radios homocelulares constituidos por células procumbentes; **3**, detalle de parénquima axial paratraqueal aliforme; **4**, detalle de un vaso solitarios y disposición irregular de las fibras; **5**, parénquima axial (flecha blanca) y tabique oblicuo de un elemento de vasos (flecha negra); **6**, vista general de radios con depósitos oscuros en sus células; **7**, detalle de vasos en serie múltiples radiales y parénquima axial vasicéntrico; **8**, detalle de parénquima con cristales prismáticos? (flecha); **9**, detalle de radios biseriados; **10**, detalle de parénquima axial seriado (flecha); **11**, detalle de puntuaciones intervasculares (flecha) y células procumbentes. Corte transversal: 1, 3, 4, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 8-10; Corte longitudinal radial: 2, 5, 11. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200 $\mu\text{m}$ ; 4-7 = 100 $\mu\text{m}$ ; 8-11 = 20 $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.38.** *Anadenantheroxylon villaurquicense* (CIDPALBO-MEG 137). 1, vista general de la disposición de vasos y presencia de anillos de crecimiento (flecha); 2, porosidad difusa, vasos rodeado por parénquima axial

vasicéntrico aliforme y confluyente (flecha); **3**, vista general de radios en corte longitudinal radial y presencia de parénquima septados con pequeños septos vacíos (flecha); **4**, detalle de vasos con depósitos y anillo de crecimiento demarcado por parénquima axial marginal (flecha); **5**, detalle de radio uniseriado corto; **6**, detalle de parénquima axial aliforme (flecha); **7**, presencia de parénquima septado rodeando a los radios con aparente vestigio de cristales en su interior; **8-9**, radios uniseriados y biseriados; **10**, detalle de fibras no septadas y células de radios; **11**, detalle de placa de perforación simple (flecha); **12**, detalle de elemento de vaso con sus puntuaciones intervasculares alternas y areoladas, tabique oblicuo (flecha); **13**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, ovals y areoladas. Corte transversal: 1, 2, 4, 6; Corte longitudinal tangencial: 5, 7-9, 11-13; Corte longitudinal radial: 3, 10. Escalas gráficas. 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 4 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5-12 = 20  $\mu\text{m}$ ; 13 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

Los especímenes CIDPALBO-MEG 143, 158 y 137 tienen afinidad con el grupo Piptadenia y dentro del grupo comparte la mayoría de las características con *Anadenanthera* principalmente con la especie *A. colubrina* por coincidir en los vasos que son medianos a pequeños, fibras no septadas, radios homocelulares principalmente uni a triseriados, parénquima axial vasicéntrico a aliforme hasta confluyente y apotraqueal marginal y cristales prismáticos en cámaras de células del parénquima axial (Tortorelli, 1956).

*Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Vell.) Brenan se caracteriza por presentar radios multiseriados entre 3–5 y en menor proporción uniseriados, cristales prismáticos en células de radios y en parénquima axial septado (Richter & Dallwitz, 2000). Las mismas características fueron descritas por Tortorelli (1956) para *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* que habita en las selvas cálidas y húmedas de la Argentina, a excepción de los cristales en radios.

Los ejemplares de *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* que habitan en el Pantanal Mato-grossense, poseen radios 1 a 3 seriados y ocasionalmente 4 seriados sin cristales prismáticos. Parénquima axial vasicéntrico a aliforme y aliforme-confluyente con cristales en células del parénquima axial, esto últimos coincide con el material en estudio (Póvoa de Mattos, 2003). Asimismo, Evans *et al.* (2006) reportó características similares.

Guimarães (2009) al describir la especie *A. colubrina* en Brasil encontró características que son comparables con los fósiles de la Formación El Palmar, pues poseen anillos demarcados por compresión radial de fibras y parénquima axial, elementos de vasos con o sin apéndices, puntuaciones ornadas, alternas y pequeñas, parénquima axial marginal, paratraqueal, confluyente y aliforme, presencia de cristales en cámaras de las células del parénquima, radios homocelulares uniseriados y multiseriados. Aunque se observó presencia de cristales en las fibras, carácter que contrasta con los fósiles en análisis. La misma autora al realizar una comparación de la anatomía de madera de *A. colubrina*, *A. peregrina* y *Pseudopiptadenia contorta* encontró que *A. peregrina* solo posee cristales en parénquima axial y usualmente en el parénquima aliforme.

Según este análisis el material en estudio se ajusta mejor a las especies actuales que habitan en el Pantanal de Mato Grosso descritas por Póvoa del Mattos (2003).

## Comparación con especies fósiles

Los fósiles en análisis presentaron caracteres que permiten asignarlo dentro del género fósil *Anadenantheroxylon*. Las características que lo sustentan son la presencia de porosidad difusa, vasos solitarios, en series múltiples radiales cortas y agrupados; placa de perforación simple, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico completo de forma aliforme romboidal, confluyente, fibras no septadas, radios bajos y angostos, numerosos, biseriados, uniseriados, conformados exclusivamente por células procumbentes. Asimismo se ajustan a la especie fósil *A. villaurquicense* propuesta por Brea *et al.* (2001) y enmendada por Franco & Brea (2013) por coincidir en los siguientes caracteres: porosidad difusa, vasos pequeños y cortos, solitarios, en series múltiples radiales cortas y raros agrupados, puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, parénquima paratraqueal vasicéntrico, completo, aliforme y confluyente, fibras con paredes gruesas y lúmenes visibles, radios bajos y delgados, radios homocelulares constituidos por células procumbentes, uní a triseriados, series largas de cristales prismáticos en cámaras de células de parénquima axial.

Las diferencias entre los géneros *Menendoxylon* y *Piptadenioxylon* con *Anadenantheroxylon*, se dan en que los dos primeros coinciden en presentar arreglo estratificado parcial, en tanto que solo en *Menendoxylon* se menciona la presencia de parénquima axial con bandas discontinuas o bandas cortas, carácter que se eliminó en la enmienda de la diagnosis del género fósil *Anadenantheroxylon* propuesta por Franco & Brea (2013) (ver tabla IV.14).

Tribu INGEAE Benth y Hook. F. 1865

Cinco son las tribus, propuestas por Elias (1981), que integran la subfamilia Mimosaceae -Parkieae, Mimosygantheae, Mimoseae, Acaciae e Ingeae siendo esta última la más afín a los fósiles en análisis, las características que los unen son: parénquima axial semiabundante, como es el caso de algunas especies de *Enterolobium* Mart. e *Inga* (Scop.) Mill., radios comúnmente de 1 a 3 seriados y vasos raramente agrupados. Así como radios comúnmente uniseriados y parénquima axial paratraqueal escaso y apotraqueal difuso y en bandas marginales en géneros como *Pithecellobium*, *Cedrelinga* y *Chloroleucon* (Evans *et al.*, 2006). Contrasta estas características con la tribu Mimoseae que presenta radios con hasta 9 células de ancho (1–9) y parénquima axial usualmente abundante y bandeado, en la tabla IV.16 se observan las comparaciones entre las tribus Ingeae y Mimoseae con los especímenes fósiles estudiados.

*Cedrelinga* por lo general no posee cristales en su estructura, en *Chloroleucon* puede o no tener al igual que en *Pithecellobium*. En este último género se han encontrado especies que llegan a tener puntuaciones intervasculares de hasta 12  $\mu\text{m}$ , en *Chloroleucon* y *Cedrelinga* no superan las 10  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Se presenta consecutivamente numerosas especies afines a la Tribu Ingeae, con pertenencia según sus características, de anatomía de madera, a los géneros antes mencionados (Cozzo, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; León, 2005; Evans *et al.*, 2006).

Género *Xilotipo* 8 gen. nov.

**Especie tipo** *Xilotipo* 8 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 8 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.39. 1-10**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 117, CIDPALBO-MIC 1540 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

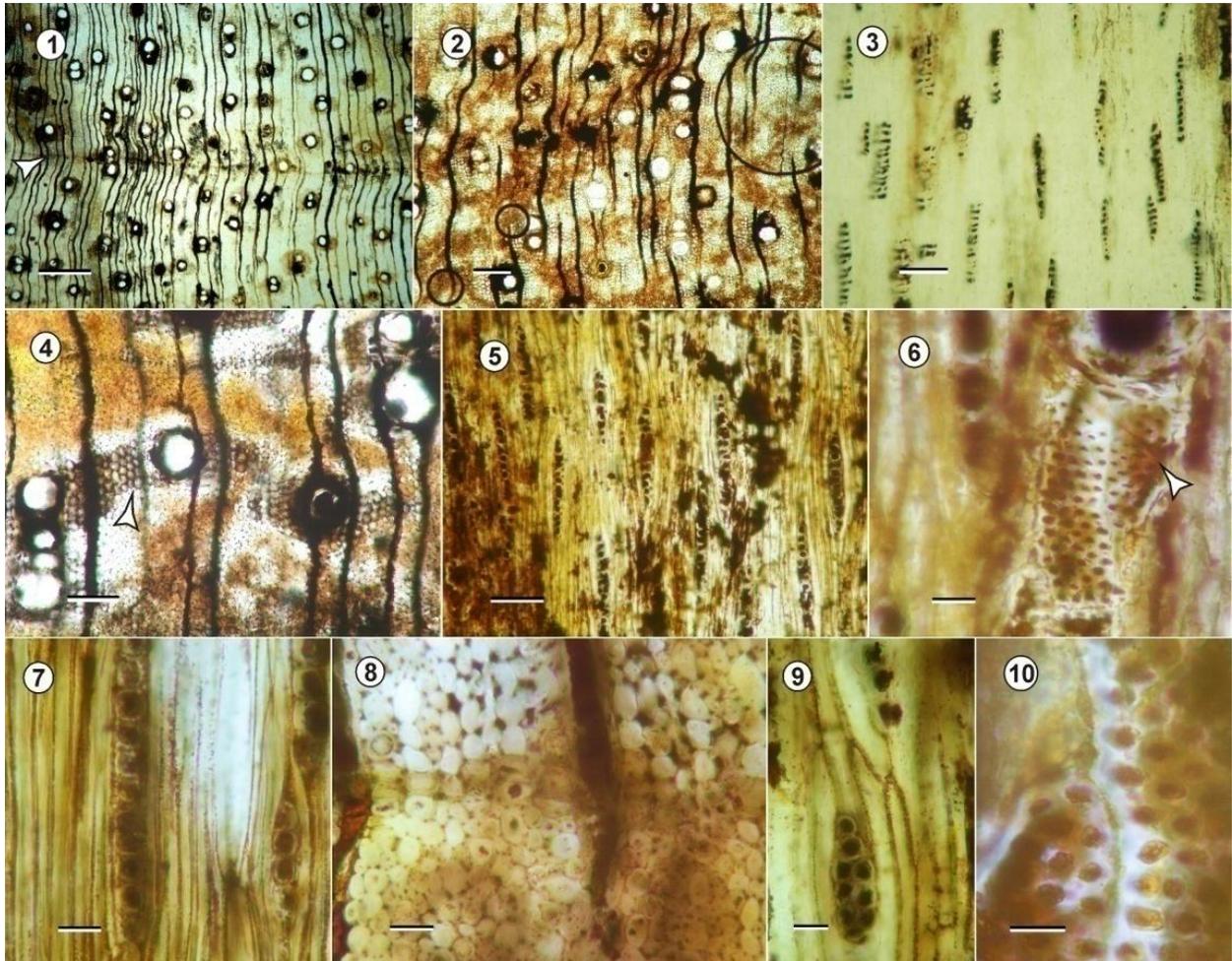
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Chloroleucon* (Benth.) Britton y Rose.

**Descripción.** En corte transversal los anillos de crecimiento están demarcados por parénquima marginal, porosidad difusa, vasos sin un patrón de distribución (Fig. IV.39. 1, 8). Vasos solitarios (80%), múltiples radiales de 2 elementos (14%), de 3 elementos (7%) y presentes en menos proporción hasta 5 elementos (1%), diámetro tangencial promedio de 75 (36–114)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 89 (38–135)  $\mu\text{m}$  siendo generalmente pequeños, de paredes con un espesor promedio de 8 (4–12)  $\mu\text{m}$ , muy delgadas, densidad de vasos promedio de 10 (7–12) por  $\text{mm}^2$ . Vasos generalmente vacíos (Fig. IV.39. 2, 4). Radios numerosos, 10 (9–12) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme menos frecuente confluyente entre vasos muy próximos, apotraqueal difuso y marginal con hasta 3 células de espesor (Fig. IV.39. 1, 4, 8). Fibras generalmente dispuestas irregularmente, de contorno oval y menos frecuente circular hasta angular en algunos sectores poligonales bastante variable en tamaño (Fig. IV.39. 8), diámetro promedio de 9 (6–13)  $\mu\text{m}$  y son de paredes gruesas a muy gruesas, este últimos carácter poco preservado.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 170 (115–250)  $\mu\text{m}$ , con tabiques oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.39. 6). Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas, ovals a poligonales, principalmente medianas, el diámetro oscila entre 7–9  $\mu\text{m}$  con aberturas alargadas (Fig. IV.39. 6, 10). Radios homogéneos, predominan los uniseriados y uniseriados con células agregadas (90%) son de altura media y delgados. Altura promedio de 190 (60–375)  $\mu\text{m}$  y expresada en

número de células de 12 (3–26). Poseen un ancho promedio de 33 (18–38)  $\mu\text{m}$ . Fibras no septadas (Fig. IV.39. 3, 5, 7, 9). Se observa parénquima con 2 septos (Fig. 39. 9), y largas cadenas finas de parénquima septado con pequeños compartimentos vacíos ( $\geq 10$ ) rodeando generalmente algunos radios.

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares conformados por células procumbentes (Fig. 39. 7, 9).



137

**FIGURA IV.39.** *Xilotipo 8 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 117)*. 1, vista general de la disposición de vasos, parénquima marginal (flecha); 2, disposición de vasos solitarios y con múltiples seriales de 2 elementos y parénquima axial paratraqueal; 3, sistema de radial conformado por radios delgados uniseriados; 4, detalle de parénquima axial confluyente (flecha); 5, radios dispuestos al azar; 6, detalle de elemento de vasos con tabique oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares alternas areoladas; 7, detalle de radios uniseriados y fibras no septadas; 8, detalle de anillo de crecimiento delimitado por células parenquimáticas; 9, detalle de radios bordeado por parénquima septado; 10, detalle de puntuaciones intervasculares alternas y areoladas. Corte transversal: 1, 2, 4, 8; Corte longitudinal tangencial: 3, 5-7, 9, 10. Escalas gráficas: 1=500  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3-5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6-9 = 20  $\mu\text{m}$ ; 10 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

El material según sus características es afín al género *Chloroleucon*, si bien en el estudio de la anatomía de la madera las diferencias son casi imperceptibles con géneros taxonómicamente cercanos como *Pithecellobium* y *Pseudopiptadenia*, pero la combinación de caracteres diagnóstico permitió establecer una mayor afinidad con *Chloroleucon*.

Al realizar una comparación detallada con especies dentro del género se encontraron diferencias con algunas especies: *Chloroleucon mangense* (Burkart) Barneby y Grimes, una especie Sudamericana que se distribuye en casi todo Brasil, en sudeste de Bolivia, Paraguay, contrasta con el ejemplar fósil en presentar cristales (Cassens & Miller, 1981; Evans *et al.* 2006; Miller, 2007).

*Chloroleucon tenuiflorum* descrita por Tortorelli (1956) tiene hábito arbóreo y se distribuye al noreste y oeste de la Argentina, sur de Paraguay y Brasil. El material fósil comparte con este taxón las características del parénquima axial, los elementos de vasos, las fibras y se diferencia en el ancho de radios con predominio de dos y tres células de ancho.

La especie fósil está estrechamente vinculada con *C. mangense* descrita por Cassens & Miller (1981) por poseer radios uniseriados en un porcentaje superior al 90%, fibras no septadas, puntuaciones intervasculares pequeñas y medianas (Metcalfe & Chalk, 1950).

Tribu	Ingeae	Mimoseae	<i>Xilotipo 8</i> gen. nov. y sp. nov. CIDPALBO- MEG 117	<i>Xilotipo 9</i> gen. nov. y sp. nov. CIDPALBO- MEG 14, 129, 110	<i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov. CIDPALBO-MEG 145	<i>Xilotipo 11</i> gen nov CIDPALBO- MEG 127, 139, 135, 147
<b>Anillos de crecimientos</b>	Demarcados	Demarcados	Demarcados	Demarcados	Demarcados	LD
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa y dendrítica en algunas spp. De mimosa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Traqueidas</b>	Ausente o muy raras	Presentes y escasa en algunas spp.	No	No se observaron	No se observan	No se observar
<b>Vasos</b>	Solitarios y unidos de a 2– 3, agrupados casi ausente	Solitarios, y múltiples cortos, en algunas especies agrupados	Solitarios 80%	Solitarios 73%, menos frecuente con 2–3 elementos	Solitarios (63%), en serie múltiples de 2 (29%), de 3–7 elementos (8%)	Solitarios (72%)
<b>Radios</b>	Ho, 1–3 seriados, raros pluriseriados, He. Aunque predominan los 1–2 seriados	Ho y uniseriados en <i>leucaena</i> ; He 1– 10 seriados en <i>mimosa</i>	Ho, Uniseriados	Ho, bi- uniseriados, raros triseriados	Ho, uniseriados 100%, algunos con células agregadas	Ho, uniseriados
<b>Parénquima axial</b>	Semiabundante a abundante, V, B, C	V, B a D, P incompleto	V, A, C, D, M	V, C, M, A, D	Semiabundante V, A a C, M, ≈D	Escaso V, A, C, D, M
<b>Fibras</b>	Septada en algunos géneros y no septadas	Septada en <i>Leucaena</i> ; Frecuentemente no septadas en <i>Mimosa</i>	No septadas	No septadas y septadas escasas	No septadas	No septados

**TABLA IV.16.** Comparación de las Tribus Mimoseae e Ingeae con *Xilotipo 8* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 117), *Xilotipo 9* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14, 129, 110), *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145) y *Xilotipo 11* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 127, 135, 139 y 147) (datos tomados de Evans *et al.*, 2006). Referencias Parénquima axial V = vasicéntrico, B = bandeado, C = confluyente, D = difuso, P = paratraqueal, M = marginal, A = aliforme; Radios Ho = homocelulares –células procumbentes, He = heterocelulares –células verticales externas y células procumbentes en el cuerpo.

## Comparacion con especies fósiles

Al comparar a *Chloroleucon* con los géneros fósiles (ver Tabla IV.14) más cercanos al género actual se detecto que *Menendoxylon* llegan a tener 3 células de ancho en radios y son bajos, no superan las 300 µm de altura, una especie dentro del género posee estructura semi-estratificada en los radios, caso que no ocurre en *Xilotipo 8* gen. nov. sp. nov. Si bien *Xilotipo 8* (CIDPALBO 117) y *Xilotipo 7* comparten similitud en la estructura de los radios. *Xilotipo 7* (*Pseudopiptadenia*) se diferencia del *Xilotipo 8* (*Chloroleucon*) en la presencia de parénquima axial difuso, puntuaciones intervasculares de mayor diámetro y diámetro de vasos también mayor, estos caracteres diferencia también a los géneros actuales *Chloroleucon* y *Pseudopiptadenia*.

Las especies del género *Chloroleucon* que proliferan en sectores más próximos al área de estudio resultaron tener menos diferencias al material fósil.

Género *Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov.

**Especie tipo** *Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.40. 1–13, Figura IV.41. 1–12; IV.42. 1–12**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 14, CIDPALBO-MIC 490 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 129, CIDPALBO-MIC 1552 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 110, CIDPALBO-MIC 1367 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Concordia, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Enterolobium* Mart y a nivel específico con la especie actual *E. contortisiliquum* (Vell.) Morong.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal en bandas de 3 células de ancho y por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.40. 3, 5; IV.41. 1, 3, 11). Porosidad difusa. Vasos sin patrón de distribución, predominan los solitarios (73%), múltiples radiales de 2 (21%) y 3 elementos (6%) circulares a ovales (Fig. IV.40. 1, 3, 5, 7; IV.42. 1), diámetro tangencial promedio de 133 (75–178)  $\mu\text{m}$ , y diámetro radial promedio de 146 (38–275)  $\mu\text{m}$ , medianos, espesor promedio de la pared de 12 (8–15)  $\mu\text{m}$ , delgadas. Densidad de vasos promedio de 7 (4–10) por  $\text{mm}^2$ , siendo entonces moderadamente pocos. Escasos vasos con contenidos oscuros en el lumen (Fig. IV.41. 3, 4, 7, 8; IV.42. 8, 13). Radios muy numerosos, de 12 (7–17) por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial escaso a moderado siendo paratraqueal vasicéntrico, aliforme a confluyente (Fig. IV.40. 7), apotraqueal difuso y marginal (Fig. IV.40. 3, 5; IV.41. 4, 8, 11). Fibras de contorno angular a oval, dispuestas irregular a radialmente y tamaños variables, diámetro promedio de 15 (6–23)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.41. 8, 11; IV.42. 10, 12). Las paredes de las fibras son poco visibles con sectores delgadas y gruesas en otros, espesor promedio de pared de 4 (2–5)  $\mu\text{m}$ .

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, longitud promedio de 312 (125–550)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placas de perforación simples, con tabiques rectos a oblicuos y apéndices visibles (Fig. IV.40. 4; IV.41. 2, 5; IV.42. 3, 6). Puntuaciones intervasculares ovales,

areoladas y alternas, diámetro oscila entre los 7 a 12  $\mu\text{m}$  medianas a grandes (Fig. IV.40. 9, 12; IV.41. 7, 12; IV.42. 9, 11). Radios homogéneos del tipo II de Kribs, predominan los biseriados incompletos (70%), uniseriados (20%) y en menor proporción triseriados (10%) (Fig. IV.40. 2, 6), altura promedio de 203 (50–750)  $\mu\text{m}$ , y de 15 (2–38) expresada en número de células, ancho promedio de 35 (15–64)  $\mu\text{m}$ , relativamente delgados y bajos (Fig. IV.40. 2, 6, 13; IV.41. 2, 6, 7, 9; IV.42. 3, 6). Parénquima axial septado formando largas cadenas de células vacías (Fig. 40. 8). Las fibras principalmente no septadas, y posible presencia de algunas septadas en el ejemplar CIDPALBO-MEG 14 (Fig. IV.40. 11; IV.41. 7, 9).

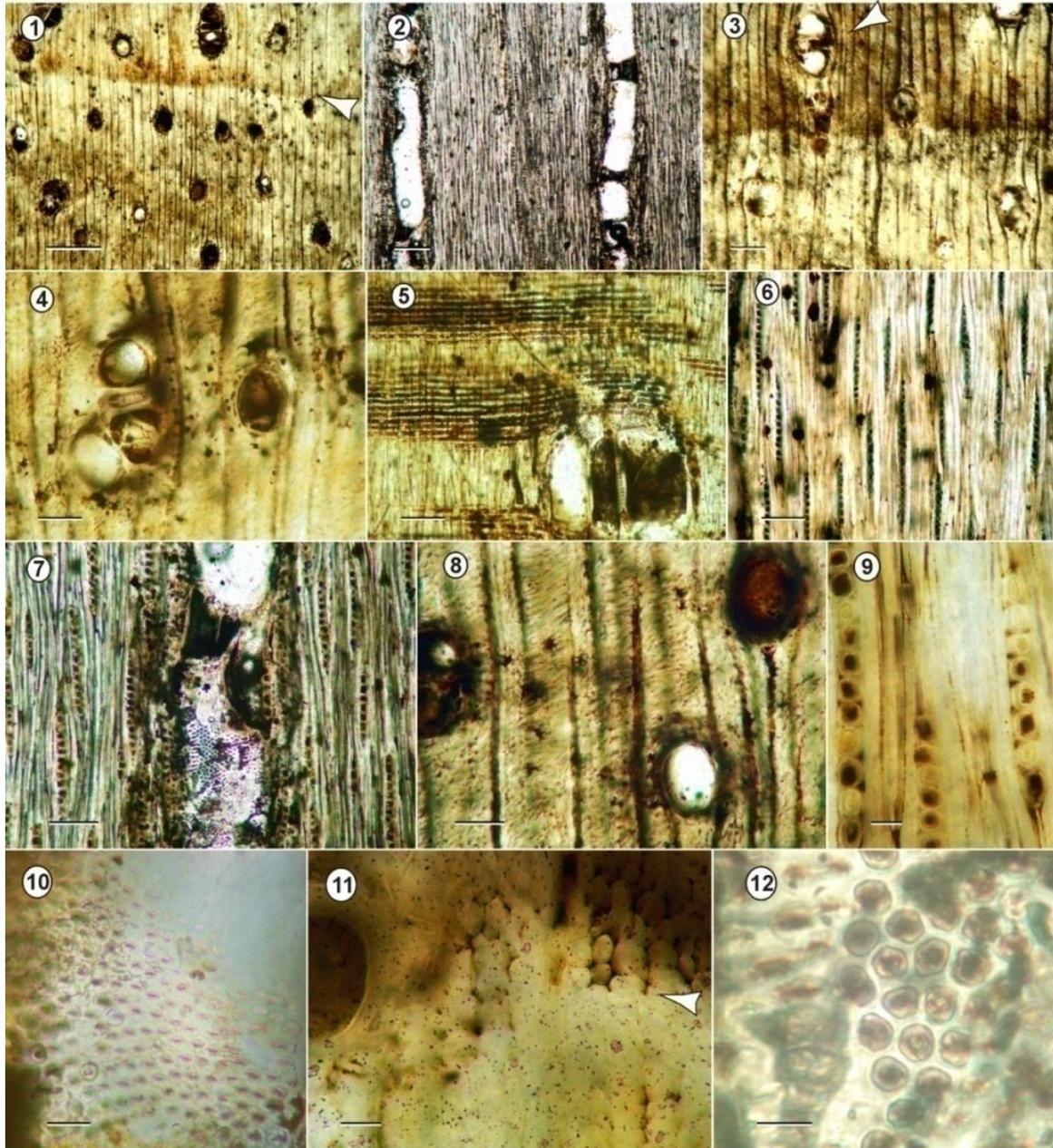
En corte longitudinal radial, radios homocelulares constituidos por células procumbentes que en su interior poseen depósitos oscuros (Fig. IV.40. 10; IV.41. 5; IV.42. 9, 11). Puntuaciones radiovasculares similares a las puntuaciones intervasculares, poca preservación (Fig. IV.42. 12).

No se observó cristales ni estructura estratificada.



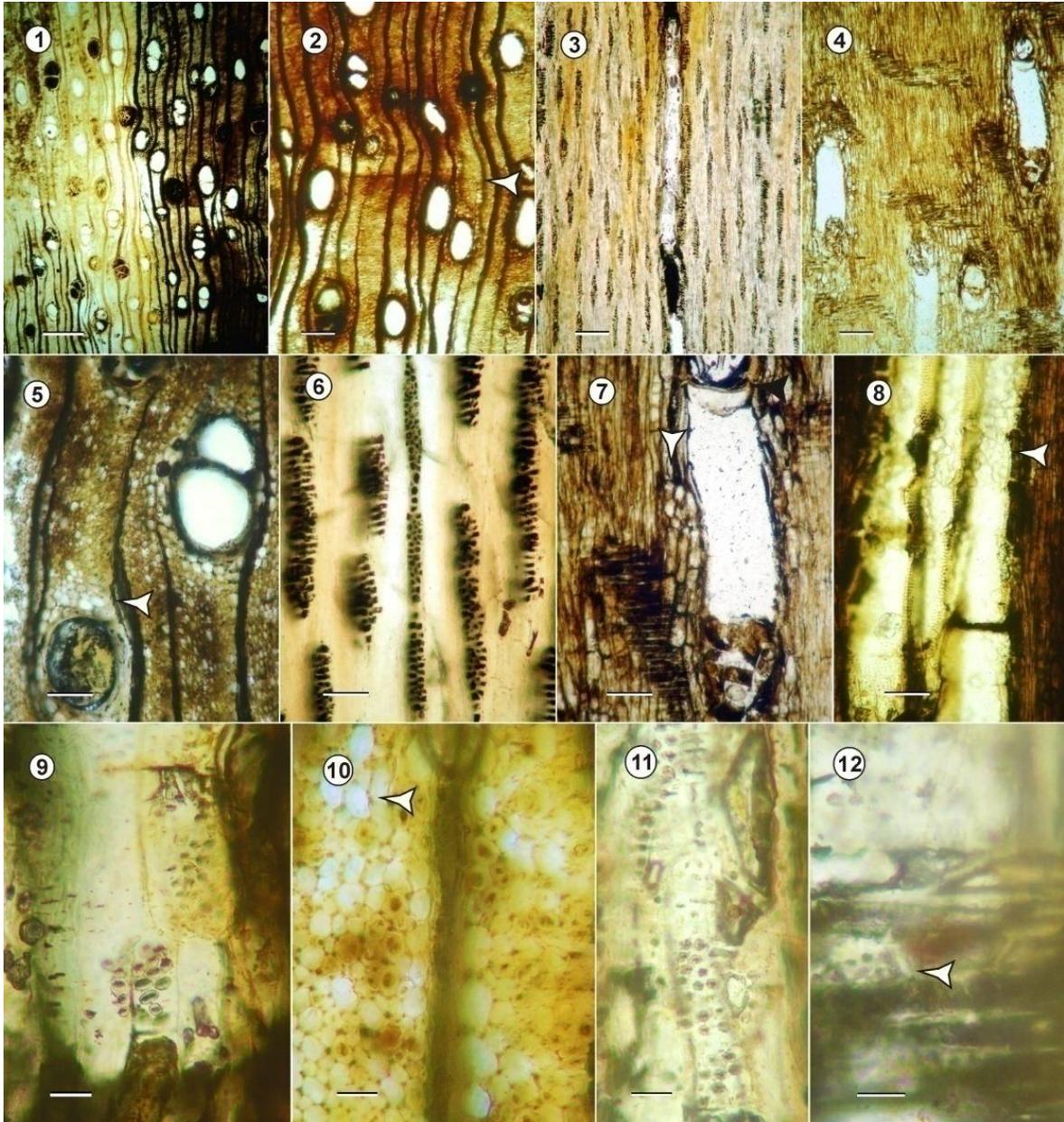
FIGURA IV.40. *Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14). 1, vista general donde se observan la disposición de los vasos y el parénquima axial escaso (flecha); 2, vista general de radios uniseriados y biseriados

delgados y parénquima septado (flecha); **3**, presencia predominante de vasos solitarios y parénquima axial difuso (flecha); **4**, disposición de elemento de vasos y detalle de apéndices (flecha), radios constituidos por células procumbentes; **5**, detalle de anillo de crecimiento y parénquima axial apotraqueal difuso (flecha); **6**, elementos de vasos cortos, radios biseriados y tabique recto; **7**, detalle de parénquima axial vasicéntrico a confluyente y vasos múltiples radiales cortos y solitarios; **8**, detalle de parénquima septado con más de 8 células (flecha); **9**, detalle de puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; **10**, detalle de células procumbentes; **11**, detalle de fibras septadas y no septadas; **12**, detalle de puntuaciones intervasculares ovals, areoladas y alternas; **13**, detalle de un radio uniseriado. Corte transversal: 1, 3, 5, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 8, 9, 12, 13; Corte longitudinal radial: 4, 10, 11. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 3 = 250  $\mu\text{m}$ ; 4, 5 = 200  $\mu\text{m}$ ; 7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8, 9, 10, 11, 13 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.41.** *Xilotipo 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 129)*. **1**, vista general donde se observan la disposición de los vasos, el parénquima axial escaso y anillo de crecimiento (flecha); **2**, vista general de los radios y

trayecto de los elementos de vasos; **3**, presencia esporádica de vasos dispuesto serie múltiples radiales y parénquima axial difuso (flecha); **4**, detalle de vasos solitarios y en serie múltiples radiales de 3 y radios delgados; **5**, radios homocelulares constituidos por células procumbentes y fibras; **6**, radios homocelulares uniseriados; **7**, detalle de elemento de vasos con puntuaciones intervasculares alternas y radios delgados; **8**, detalle de parénquima vasicéntrico a aliforme; **9**, detalle de radios con depósitos oscuros en las células; **10**, detalle de puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; **11**, detalle de anillo de crecimiento delimitado por parénquima marginal (flecha); **12**, detalle de puntuaciones intervasculares ovales, areoladas y alternas. Corte transversal: 1, 3, 4, 8, 11; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 7, 9, 10, 12; Corte longitudinal radial: 5. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 3 = 250  $\mu\text{m}$ ; 4, 5 = 200  $\mu\text{m}$ ; 7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8–11, 13 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.42.** *Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 110). **1**, vista general de la disposición de vasos de un sector en corte transversal; **2**, anillo de crecimiento delimitada por parénquima axial marginal (flecha) y vasos; **3**,

sistema radial mostrando radios delgados y elementos de vasos estrechos; **4**, vista general de radios homocelulatos y elemento de vasos vacíos; **5**, detalle de vasos con dos elementos y vasos solitario con depósitos ocreos marrones, parénquima vasicéntrico y fibras; **6**, predominio de radios tri y biseriados largos y cortos; **7**, detalle de parénquima vasicéntrico septado; **8**, elemento de vasos con tabique horizontal y tilosis en formación (flecha); **9**, detalle de puntuaciones intervasculares; **10**, detalle de parénquima difuso (flecha) y fibras de diferentes diámetro; **11**, detalle de puntuaciones intervasculares; **12**, detalle de puntuaciones radiovasculares. Corte transversal: 1, 2, 5, 10; Corte longitudinal tangencial: 3, 6, 9, 11; Corte longitudinal radial: 4, 7, 8, 12. Escalas gráficas. 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 5-8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 2-4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 9-12 = 20  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

En primera instancia al analizar los ejemplares CIDPALBO-MEG 14, 129 y 110 mostraron cierta semejanza con el género *Prosopis* L. en lo que respecta a los radios homocelulares, en el tipo y abundancia de fibras respecto al parénquima axial y en la disposición del parénquima axial en algunas especies como: *P. africana* (Guill. y Perr.) Taub., *P. pubescens* Benth. y *P. torquata* (Cav. ex Lag.) DC. Sin embargo, la ausencia de parénquima axial confluyente y marginal y el predominio de radios triseriados en el primero y multiseriados en los dos restantes se diferencian claramente con este género.

*Xilotipo* 9 gen. nov. y sp. nov. posee caracteres relativamente cercanos con *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan especie con hábitat natural en el noroeste y noreste de la Argentina (Tortorelli, 1956) pero se diferencian claramente en la presencia de radios hasta tetraseriados y en la densidad de vasos que es muy alta en relación con la madera fósil en análisis.

*Lysiloma latisiliquum* (L.) Benth. (Tribu Ingeae) especie típica de regiones templadas de Brasil, Centro de América y México se diferencia por la presencia de puntuaciones intervasculares pequeñas, en el tipo de parénquima axial, la distribución de las fibras, en la presencia de cristales en células del parénquima septado y en el tipo de radios (Wheeler, 2003; Miller, 2007).

*Xilotipo* 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14, 129, 110) mostró una gran afinidad con la estructura anatómica de *Enterolobium contortisiliquum*, las descripciones realizadas por diversos autores (Cozzo, 1951; Metcalfe & Chalk, 1956; Tortorelli, 1956; Tomazello Filho *et al.*, 1983; Costa *et al.*, 1997; Evans *et al.*, 2006; Lima *et al.*, 2009) concuerdan casi en su totalidad con el ejemplar fósil (ver Tabla IV.17).

Se debe destacar, que Costa *et al.* (1997) encontraron que los individuos que habitan en el Cerrado y en los Bosques en galería de Brasil, poseen diferencias en las placas de perforación escalariforme de los elementos de vasos y en el diámetro que son más pequeños ( $\leq 91 \mu\text{m}$ ). Las mayores semejanzas se da con la especie descriptas por Lima *et al.* (2009) provenientes de ambientes boscosos tropicales semi-decíduos de Brasil y los especímenes descriptos por Cozzo (1950) para la especie de Argentina, ellas poseen principalmente elementos de vasos con placa de perforación simples y vasos medianos a grandes.

<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Tomazello Filho et al. 1983	Evans et al. 2006	Lima et al. 2009	Costa et al. 1997	Cozzo 1951	Tortorelli 1956	Metcalfe & Chalk 1950	Xilotipo 9 gen. nov. y sp. nov.
			Brasil	El cerrado - Brasil	Argentina	Argentina		
<b>Vasos, Diámetro (µm)</b>	grandes a medios	grandes a medios	197(17-349)	medianos, 51(43-91)	oval a circular	medianos a grandes, 200(90-380)	medianos a grande	Medianos 141 (110-175)
<b>Densidad</b>		9	2		2(1-6)			7 (8-10)
<b>Disposición</b>	solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2-3	solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2-4	solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2, raros agrupados		solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2, raros agrupados	solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2-3, raros agrupados	solitarios, menos frecuentes múltiples seriados 2-3, raros agrupados	solitarios (81%), múltiples radiales de 2-3 (19%)
<b>Elemento de vasos, long (µm)</b>	cortos		cortos, 342	cortos, 218(169-264)	cortos, 290(100-460)	cortos		432 (125-550)
<b>Puntuaciones intervasculares</b>		6-9	7	elípticas o circulares, 6-8	medianas, areoladas	alternas, areoladas, oblonga, espaciadas	pequeñas, alternas, areoladas	Medianas a grandes 7-12
<b>Placas de perforación y Tabiques</b>			simples	escalariforme	simples, oblicuos, apéndices cortos a medianos	simples, oblicuos	simples, oblicuos	Simple, recto a oblicuos
<b>Radio (Long. µm)</b>	Ho, altura variable	Ho, altura variable	Ho, bajos 324	Ho, bajos 214	Ho, bajos 230 (85-430)	Ho, bajos 250	Ho, bajos	Ho, 295 (150-450)
<b>Seriación</b>		biseriado, menos frecuente uniseriado	con hasta 3 células de ancho	Biseriados menos frecuentes uni y triseriados	Biseriados menos frecuentes uni y triseriados	Biseriados menos frecuentes uni y triseriados	Uni a triseriados	Biseriados incompletos (70%), uniseriados (20%) y triseriados
<b>Anillo de crecimientos</b>	D (f) y (p)	D	D(f) o A		D	D	D	D (p) y (f)
<b>Fibra septadas</b>		A	A		P y A	P	A	P
<b>Cristales</b>		F, PA	PA	PA	PA		PA	A
<b>Parénquima axial</b>	Vasicéntrico a aliforme confluyente	aliforme, marginal	vasicéntrico a aliforme confluyente		semiabundante, bandas paratraqueales delgadas vasicéntrico a aliforme, difuso	vasicéntrico a aliforme confluyente	vasicéntrico a aliforme confluyente, y en bandas marginales	Escaso vasicéntrico, aliforme a confluyente y apotraqueal difuso

**TABLA IV.17.** Características del xilema secundario de distintos individuos de *Enterolobium contortisiliquum* y comparación con el ejemplar fósil CIDPALBO-MEG 14, 110 y 129. Referencias Radios: Ho = homocelulares; Anillos de crecimiento D = demarcados, A = ausentes, (f)= fibras, (p)= parénquima axial. Fibras septadas: A = ausentes, P = presentes. Cristales F = en fibras, PA = en parénquima axial, A = ausentes.

Las características diagnósticas que vinculan a *Xilotipo* 9 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14, 129, 110) con *Enterolobium contortisiliquum* son: porosidad difusa, vasos medianos, ovals a circulares predominantemente solitarios y menos frecuentes los múltiples radiales de 2–3 elementos, baja densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, elementos de vasos cortos con apéndice con placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares medianas alternas y ornadas, parénquima axial vasicéntrico, aliforme a confluyente escaso y difuso. La especie *E. schomburgkii* Benth. descrita en Evans *et al.* (2006) y León (2008) coincide con el material en estudio por poseer parénquima difuso y ausencia de cristales, esta última característica también esta ausente en *E. contortisiliquum* descritas por Tortorelli (1956).

Género *Pithecellobioxylon* Jeyasingh y Devadass 1996

**Especie tipo** *Pithecellobioxylon cuddalorese* Jeyasingh y Devadass 1996

*Pithecellobioxylon* 10 sp. nov.

**Figura IV.43. 1–13**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 145, CIDPALBO-MIC 1568 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

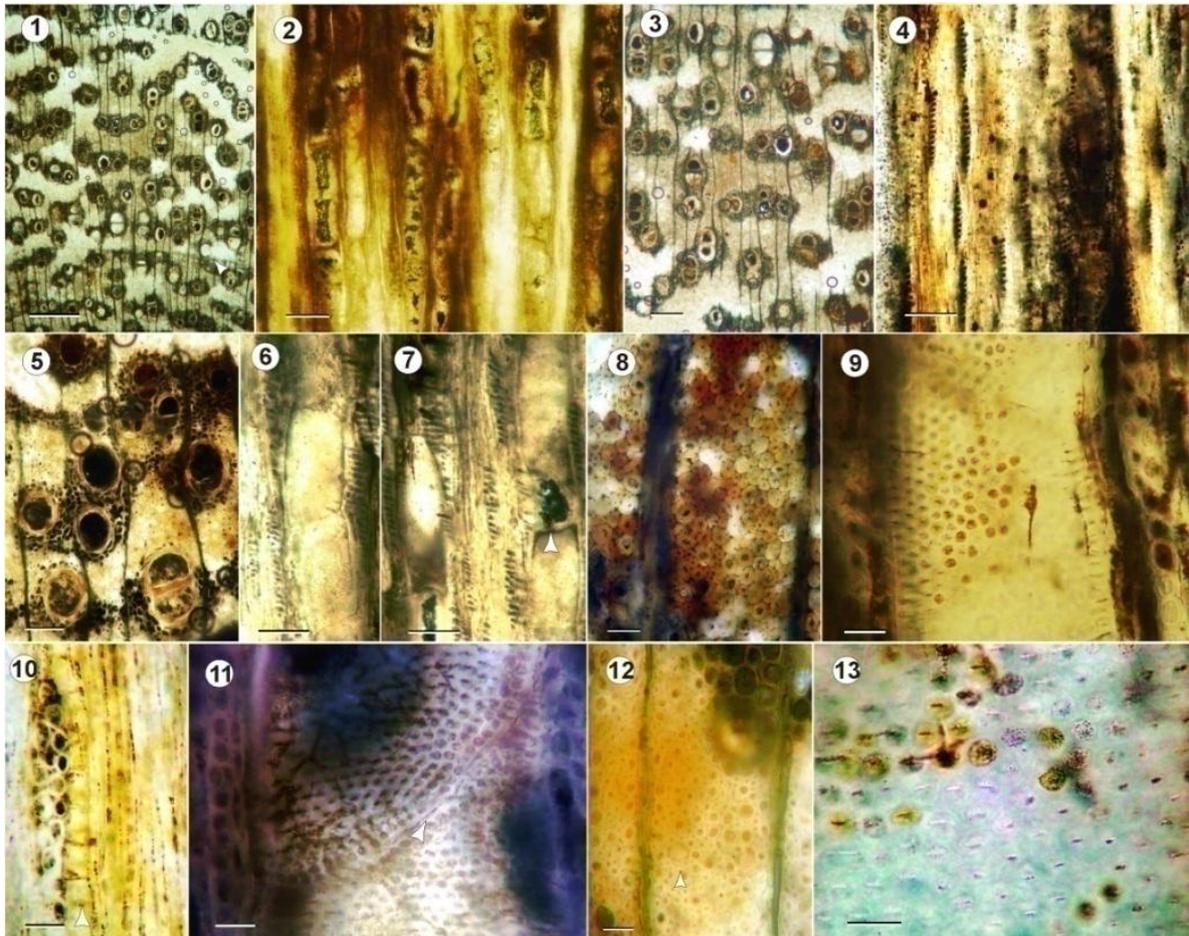
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Pithecellobium* Mart., a nivel específico comparte un gran número de caracteres con *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth-

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal y en algunos sectores por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.43. 1). Porosidad difusa. Vasos sin patrón de distribución, ovals, predominan los solitarios (63%), encontrándose también en serie múltiples radiales de 2 (29%), de 3 (5%) y de 4 hasta 7 elementos (3%) (Fig. IV.43. 1, 3, 5), diámetro tangencial promedio de 72 (50–115)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 90 (25–140)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 12 (7–13)  $\mu\text{m}$ . Densidad de vasos promedio de 22 (13–26) por mm<sup>2</sup>. Vasos con depósitos oscuros y/o posible tilosis? (Fig. IV.43. 2, 5). Radios numerosos, de 9 (8–10) por mm lineal. Parénquima axial evidente y predomina el paratraqueal vasicéntrico, aliforme (romboide) y confluyente, apotraqueal marginal y escasos a raro difuso (Fig. IV.43. 1, 5, 12). Fibras de contorno variables poligonal y ovals, dispuestas radialmente, diámetro promedio de 11 (7–15)  $\mu\text{m}$ , paredes gruesas entre 3–5  $\mu\text{m}$  de espesor (Fig. IV.43. 8, 12).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, longitud promedio de 181 (152–203)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placa de perforación simple con tabiques levemente oblicuos (Fig. IV.43. 2, 5, 7, 11). Puntuaciones intervasculares ovals, alternas y ornadas?, con un diámetro entre 5–8  $\mu\text{m}$ , son pequeñas a medianas (Fig. IV.43. 9, 11, 13). Radios homogéneos, predominan los uniseriados (60%) y uniseriados con células agregadas y/o biseriados incompletos (40%),

altura promedio de 227 (76–355)  $\mu\text{m}$  y de 14 (5–24) expresada en número de células, ancho promedio de 25 (15–43)  $\mu\text{m}$ , bajas y delgadas (Fig. IV.43. 4, 10). Puntuaciones radio-vasculares no se observaron. Fibras principalmente no septadas y ocasionalmente septadas (Fig. IV.43. 8, 12). Parénquima axial septado, poco preservado, constituido por 2 o 4 células (Fig. IV.43. 10).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos por células procumbentes con depósitos oscuros en su interior (Fig. IV.43. 6, 7). Cristales ausentes, abundantes cámaras vacías en parénquima axial que posiblemente hayan sido cámaras cristalíferas (Fig. IV.43. 10).



**FIGURA IV.43. *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145).** 1, vista general donde se observan la disposición de vasos, el parénquima axial y los anillos de crecimiento; 2, vista general del trayecto de los elementos de vasos con depósitos oscuros en su interior; 3, vista general de parénquima axial paratraqueal, vasos solitarios y en serie múltiples radiales de 2, 3 y 4 elementos; 4, radios con depósitos oscuros en sus células; 5, detalle de parénquima axial confluyente entre vasos solitarios; 6, vista general de un elemento de vaso con tabique levemente oblicuo y células procumbente de los radios; 7, detalle de una placa de perforación simple (flecha); 8, disposición de fibras; 9, detalle de puntuaciones intervasculares areoladas y alternas; 10, detalle de un radio biseriado y parénquima septado (flecha); 11, detalle de puntuaciones intervasculares alternas y areoladas y tabique oblicuo (flecha); 12, Detalle de fibras dispuesta irregularmente (flecha); 13, detalle de puntuaciones intervasculares ovales, alternas y ornadas?. Corte transversal: 1, 3, 5, 8, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 6, 7, 10, 11, 13. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4–7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8–12 = 20  $\mu\text{m}$ ; 13 = 10  $\mu\text{m}$

## Comparaciones de *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. con especies actuales y su relación con *Xilotipo* 8 gen. nov. y sp. nov.

*Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. posee características anatómicas que la ubican dentro de la tribu Ingeae (subfamilia Mimosoideae) por la presencia de: fibras por lo general no septadas y menos frecuentes fibras septadas. En *Inga spuria* Humb. y Bonpl. ex Willd. predominan las fibras septadas. Los radios uniseriados son comunes en todos los géneros. Existen unos pocos a raros integrantes de Ingeae con parénquima axial bandeado que es habitual en la tribu Mimoseae, el material en estudio no comparte éste carácter, al igual que el género *Pithecellobium*.

Evans *et al.* (2006) clasificó a la tribu Ingeae en 4 divisiones, particularmente el material en estudio se ajusta a la división 4 que se caracteriza por presentar fibras no septadas, parénquima no bandeado y radios uniseriados siempre presentes. En base a esta característica se realizó una comparación con estos géneros para encontrar la afinidad con el ejemplar CIDPALBO-MEG 145.

*Abarema* Pittier presenta cristales prismáticos en fibras, es común las puntuaciones intervasculares pequeñas a diminutas (Evans *et al.* 2006; León, 2008) y parénquima axial difuso. Este es el género menos emparentado con la muestra en estudio. *Samanea* Merr. se diferencia en la presencia frecuente de vasos en serie múltiples radiales y predominio de radios 1 a 3 seriados, a diferencia de *Pithecellobium* donde predominan los uni-biseriados similar al fósil en análisis (Evans *et al.* 2006; León, 2008). En las especies del género *Chloroleucon* es común el parénquima axial difuso, en el fósil es muy escaso. Además, en *Chloroleucon* es frecuente encontrar en algunas especies una tendencia a la estratificación del parénquima axial y los vasos, por ejemplo en *Chloroleucon mangense*. Cabe destacar, de ésta última especie, que tradicionalmente estaba ubicada dentro del género *Pithecellobium*, al igual que la especie argentina *Pithecellobium scalare* actual transferida a *Chloroleucon tenuiflorum*.

Filogenéticamente existe una relación estrecha entre *Chloroleucon* y *Pithecellobium*, a nivel de la estructura de la madera esta relación es acentuada, aunque pequeñas diferencias en algunos caracteres diagnósticos permiten diferenciar un taxón del otro (Metcalfé & Chalk, 1950; Evans *et al.*, 2006; Miller, 2007). De este análisis surge la tabla IV.18 donde se observan las comparaciones entre los grupos más emparentados con el fósil. El análisis permitió establecer una mayor similitud con *Pithecellobium*.

Es importante aclarar que en los últimos estudios taxonómico numerosas especies de *Pithecellobium* fueron transferidas hacia los géneros *Chloroleucon* y *Zygia* dentro de la tribu Ingeae.

	Vasos				PI	Fibra			Radios		
	Long	D.T.	x mm <sup>2</sup>	% solitarios		Long.	Septadas	PA	Seriación	Altura (µm)	Altura en Nº de células
<i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov.	181	72 (50– 115)	13– 26	63	5–8		No, ≈ Si	V, A, C, M	2–1	227	5–24
<i>Xilotipo</i> 8 gen. nov. sp. nov.	170	75 (36– 114)	1– 12	80	7–9		No	V, A, C, D, M	1	190	3–26
<i>Chloroleucon</i>	218	131	10	74	6–10	728	No	V, A, raramente C	1–2 (2–3)	248	14–20+
<i>Zygia</i>	356	138	7	69	5–7	1126	No	≈V, A, C	1 o 2	300	15–20+
<i>Pithecellobium</i> ss	265	129	14	73	6–8	745	Si y no	V, A, C, M	1–2	243	14–20

**TABLA IV.18.** Comparación de *Chloroleucon*, *Zygia* y *Pithecellobium* con *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145) y *Xilotipo* 8 (datos tomados de Cassens & Miller, 1981; Evans *et al.*, 2006; Miller, 2007) Referencias PI = puntuaciones intervasculares; D.T. = diámetro tangencial. Long. = longitud de elemento de vasos (µm); PA = parénquima axial, V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, M = marginal.

El leño en estudio es afín al género actual *Pithecellobium sensu stricto* por corresponderse con las características delimitadas por diferentes autores para éste género entre ellas: parénquima axial vasicéntrico, aliforme y algunos confluyente, apotraqueal marginal y difuso, y radios uni-biserados (Baretta-Kuipers, 1981; Cassens & Miller, 1981; Detienne & Jacquet, 1983).

Para detectar pertenencia a nivel específico se comparó con las especies de Argentina que en algún momento pertenecieron a *Pithecellobium* y que actualmente pertenecen a otros géneros y con especies del género afín: *Albizia inundata* (Mart.) Barneby y J.W. Grimes syn. *Pithecellobium pendulum* Lindm. y *Albizia niopoides* (Spruce ex Benth.) Burkart syn. *Pithecellobium caribaeum* Urb. difiere del material fósil en tener puntuaciones intervasculares pequeñas ( $\leq 7$  µm), vasos muy numerosos, parénquima axial con bandas anchas, radios con hasta 3 células de ancho y cristales en parénquima axial (Tortorelli, 1956; Miller, 2007), además con *A. niopoides* posee cristales prismáticos en fibras (Detienne & Jacquet, 1983; Miller, 2007).

*Microlobius foetidus* (Jacq.) M. Sousa y G. Andrade subsp. *paraguensis* (Benth.) M. Sousa y G. Andrade (syn. *Pithecellobium paraguense* Benth.) difiere por tener puntuaciones intervasculares pequeñas, radios con hasta 3 células de ancho y heterocelulares con presencia de células verticales marginales y cristales prismáticos en células del parénquima axial (Tortorelli, 1956).

*Zygia cataractae* (Kunth) L. Rico (syn. *Pithecellobium cataractae* (Kunth) Benth.) y *Zygia morongii* Barneby y J.W. Grimes (syn. *Pithecellobium cauliflorum* auct. non (Willd.) Mart.) se diferencian particularmente en el parénquima axial que es abundante y confluyente y con tendencia a bandeado, y el segundo por poseer radios con hasta 3 células de ancho.

*Chloroleucon tenuiflorum* (Benth.) Barneby y J.W. Grimes. (syn. De *Pithecellobium scalare* Griseb.) se diferencia por no tener parénquima axial difuso, radios con hasta 3 células de ancho y cristales en células del parénquima axial (Tortorelli, 1956; Miller, 2007). Los ejemplares estudiados por Cozzo (1951) de *Chloroleucon tenuiflorum* presentaron fibras no septadas y ausencia de parénquima cristalífero, además de ser escaso o irregularmente distribuido. Los ejemplares de esta misma especie

descriptas por Roth & Giménez (2006) para el Chaco húmedo presentan: anillos de crecimiento delimitados por parénquima axial terminal y compresión radial de fibras, porosidad difusa, vasos solitarios, aunque se presentan en serie múltiples radiales, con 4 a 15 vasos por mm<sup>2</sup>, cortos a medianos 350 µm, parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente, radios bajos (214 µm), homocelulares, 4 a 12 radios por mm lineal, mayormente uniseriados y en menores proporciones bi-triseriados y gomas en vasos. Todos estos caracteres coinciden con el fósil en análisis y difiere en la presencia de fibras septadas y cristales en cámaras de células del parénquima axial.

Dentro del género hay especies con caracteres particulares que en ocasiones pasan los niveles de valores propuesto para el género en si, como por ejemplo las puntuaciones intervasculares diminutas y sin parénquima axial marginal en *Pithecellobium pedicellare*, caracteres que contrastan con el material en análisis, aunque coinciden ambos en tener paredes de fibras gruesas a muy gruesas (León, 2008). La especie *Pithecellobium unguis-cati* presentan cristales en el parénquima axial y en fibras caracteres que alejan al material fósil.

De las especies de *Pithecellobium*, *P. lanceolatum* (Willd.) Benth es la más afín al ejemplar CIDPALBO-MEG 145 por presentar radios uni y biseriados, ausencia de parénquima bandeado y cristales en parénquima axial (Evans *et al.*, 2006).

Género *Xilotipo* 11 gen. nov.

Especie tipo *Xilotipo* 11 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 11 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.44. 1–12; Figura IV.45. 1–9; IV.46. 1-12; IV.47. 1-9; IV.48. 1-5**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 127, CIDPALBO-MIC 1550 (seis preparados microscópicos).

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 139, CIDPALBO-MIC1562 (cuatro preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí. Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 135, CIDPALBO-MIC 1558 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Salto grande, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 147, CIDPALBO-MIC 1570 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín a *Cedrelinga catenaeformis* Ducke

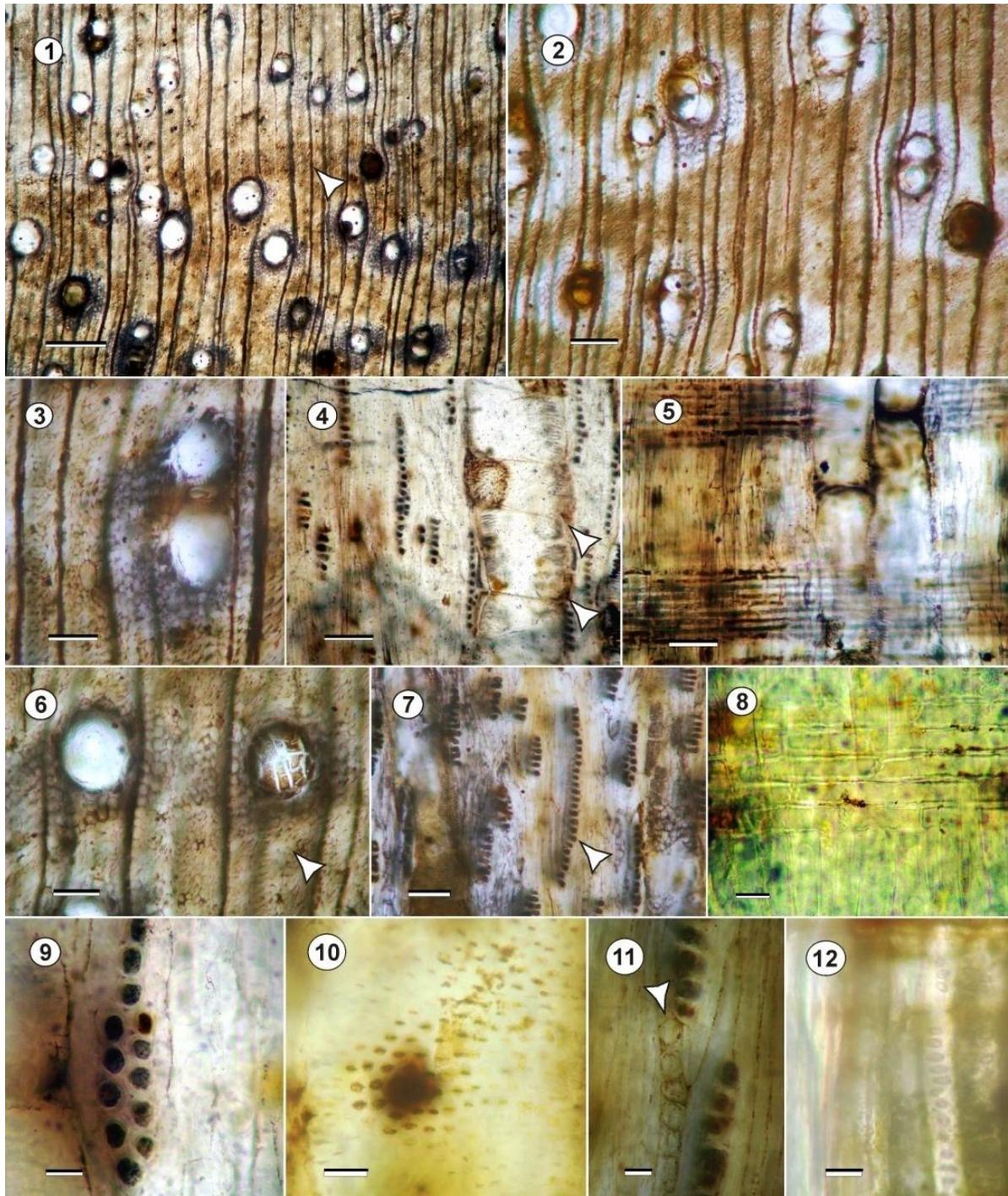
**Descripción.** En corte transversal anillos de crecimiento demarcados muy levemente por parénquima axial marginal y por disposición de vasos solitarios de mayor calibre, porosidad difusa, en CIDPALBO-MEG 139 y en CIDPALBO-MEG 135 los vasos posee una leve tendencia a la disposición diagonal (Fig. IV.44. 1, 2; IV.45. 1, 3, 9, 11). Vasos solitarios (72%), múltiples radiales de 2 (16%), de 3

a 7 elementos (15%), diámetro tangencial promedio de 133 (45–216)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 144 (38–254)  $\mu\text{m}$  siendo medianos menos frecuentes grandes y pequeños, las paredes tienen un espesor promedio de 14 (8–21)  $\mu\text{m}$ , poco delgadas, densidad de vasos promedio de 8 (4–12) por  $\text{mm}^2$ , son de contorno oval y menos frecuentes circular (Fig. IV.44. 3, 6). Vasos con tilosis y/o depósitos oscuros (Fig. IV.44. 1, 4; 45. 1, 5, 8; IV.46. 2; IV.47. 5). Radios numerosos, 10 (7–12) radios por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico a aliforme, confluyente, apotraqueal escaso difuso y en bandas delgadas marginal (Fig. IV.44. 1, 2, 3, 6; IV.45. 4, 5, 11; IV.46. 1, 4, 7, 10, 12). Fibras con disposición irregular, contorno poligonal, oval hasta angular con un diámetro promedio de 18 (10–30)  $\mu\text{m}$ , las paredes son poco perceptibles debido a la preservación del material (Fig. IV.44. 6; IV.45. 7; IV.46. 10, 12).

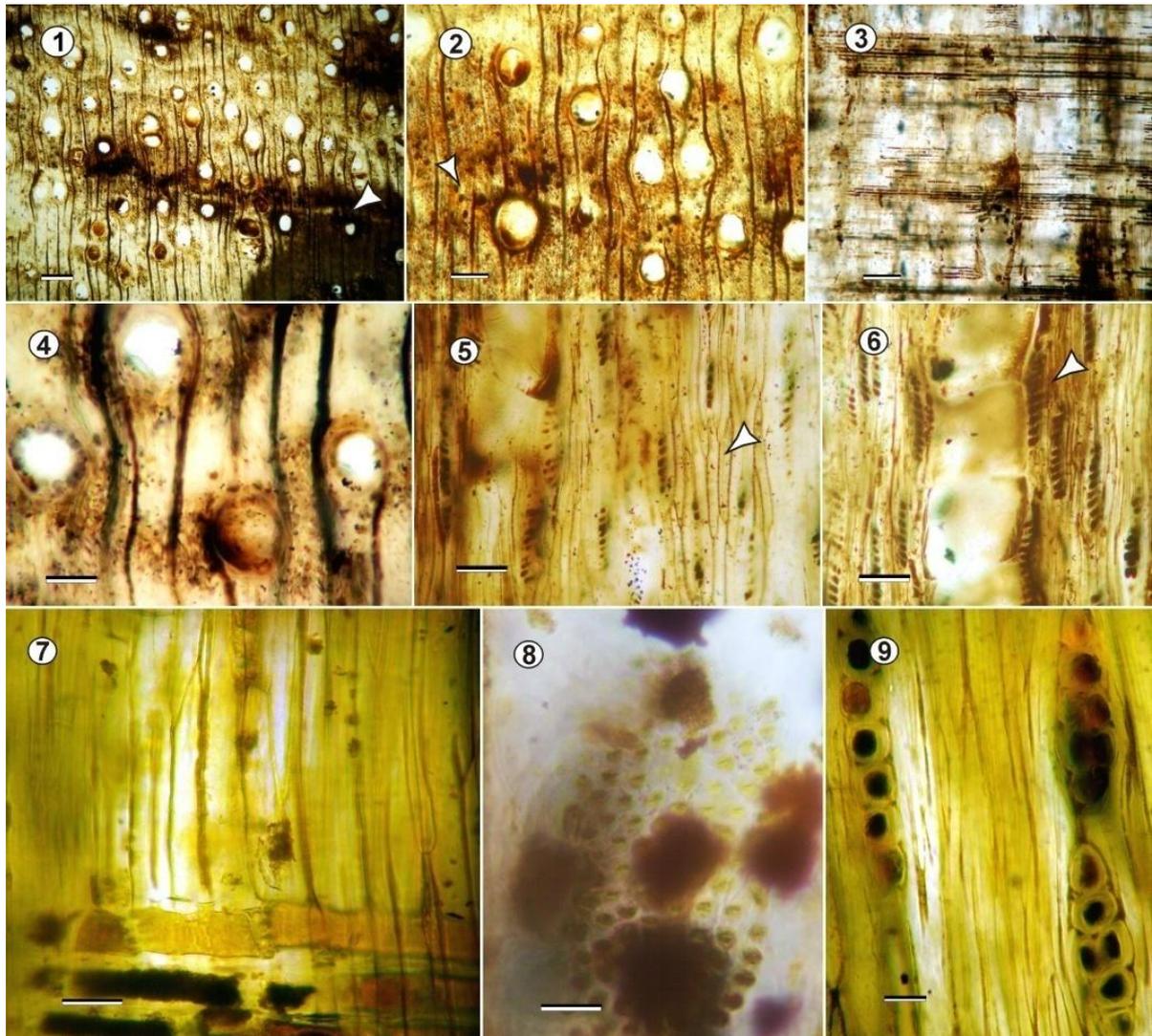
En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 260 (127–400)  $\mu\text{m}$ , con tabiques horizontales, raros oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.44. 4, 5; IV.45. 2, 8; IV.46. 3, 6; IV.47. 6). Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas? ovals, principalmente medianas, el diámetro oscila entre 7–11  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.44. 10, 12; IV.45. 12, 14; IV.46. 13, 14). Radios homogéneos, predominan los radios uniseriados (92%) y en menor proporción radios uniseriados con células agregadas (8%). Altura promedio de 318 (45–699)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 15 (2–40). Poseen un ancho promedio de 31 (15–50)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.44. 4, 7, 9; IV.45. 2, 6, 8, 13) son muy delgados. Fibras no septadas con puntuaciones simples.

Corte longitudinal radial, radios homocelulares compuestos por pequeñas células procumbentes (Fig. IV.47. 6). Puntuaciones radiovasculares similares a las puntuaciones intervasculares? (Fig. IV.44. 11; IV.47. 8, 13). Parénquima axial septado 2 a 5 (Fig. IV.44. 5, 9; IV.45. 5, 9; IV.46. 5). También se observan largas cadenas con septos vacíos? de parénquima axial (Fig. IV.44. 11)

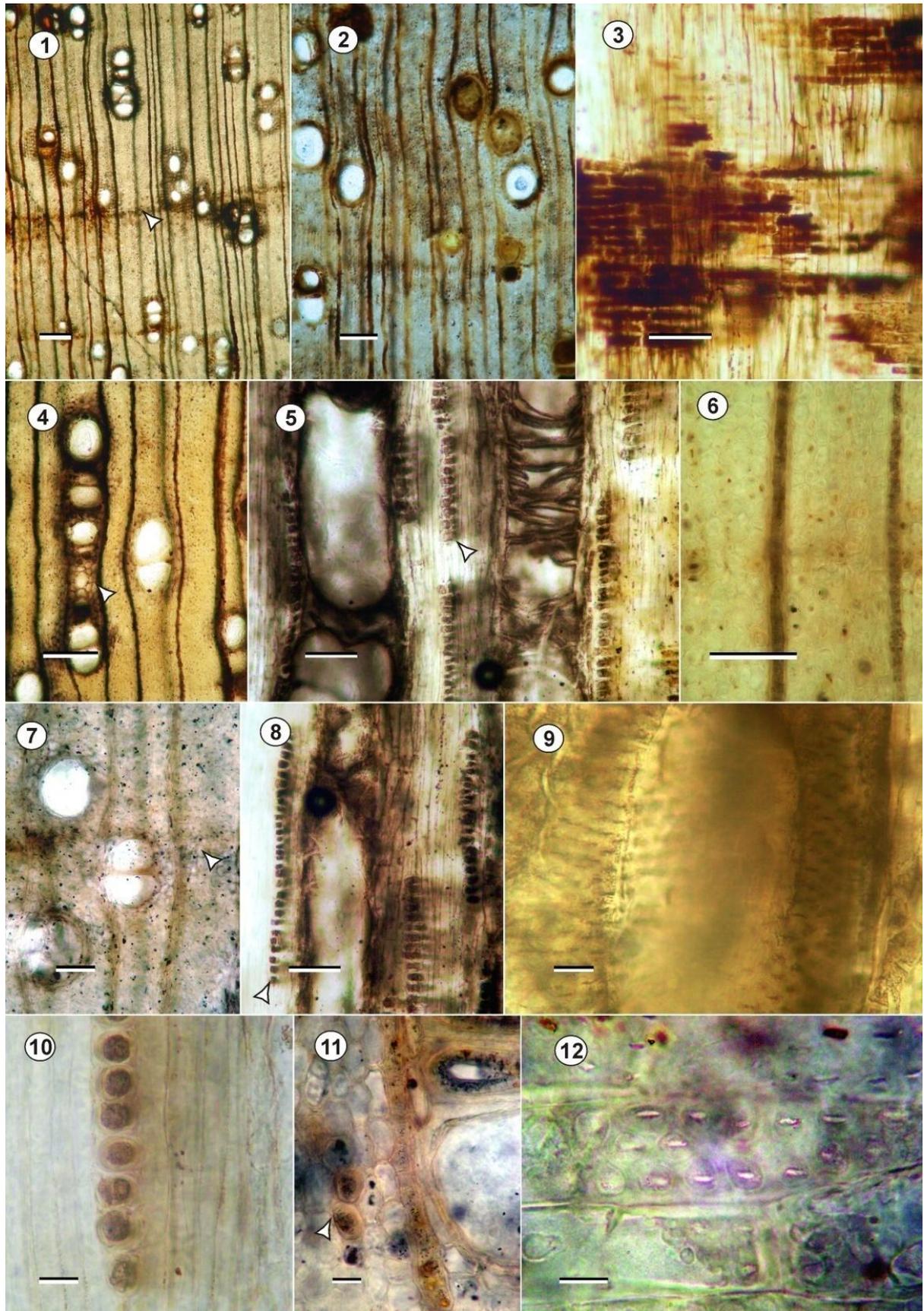
En la muestra CIDPALBO-MEG 147 existen un sector en la muestra donde aparentemente se observa una traza rameal. Los radios se presentan multiseriados entre 2 y 5 células de ancho (15%) (Fig. IV.48. 1, 2, 3, 4). Altura promedio de 410 (120–500)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 13 (2–40). Poseen un ancho promedio de 37 (25–43)  $\mu\text{m}$ , constituidos por pequeñas células procumbentes, de menor tamaño a las células que constituyen los radios uniseriados. En este sector presentan fibras septadas con más frecuencia. Parénquima septados escasos, entre parénquima y fibras libriformes, con más de 8 compartimentos vacíos (Fig. IV.48. 3, 5).



**FIGURA IV.44.** *Xilotipo 11* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 127). 1, disposición de los vasos y vista general de parénquima axial y anillo de crecimiento (flecha); 2, radios con trayecto rectilíneo, parénquima axial vasicéntrico y confluyente entre vasos próximos; 3, detalle de vasos en series múltiples; 4, detalle de elemento de vasos con tabiques rectos a levemente oblicuos (flechas) y radios uniseriados delgados; 5, detalle de radios homocelulares y elemento de vasos con trayecto rectilíneo; 6, detalle de vasos solitarios con parénquima vasicéntrico a aliforme (flecha); 7, detalle de radios uniseriados con alturas diversas (flecha); 8, detalle de células procumbentes; 9, detalle de radios uniseriados con células agregadas; 10, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovales; 11, cadenas de células de parénquima septados vacíos (flecha); 12, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas. Corte transversal: 1-3, 6; Corte longitudinal tangencial: 4, 7, 9-12; Corte longitudinal radial: 5, 8. Escalas gráficas: 1 = 400  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3-7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8-12 = 20  $\mu\text{m}$ .

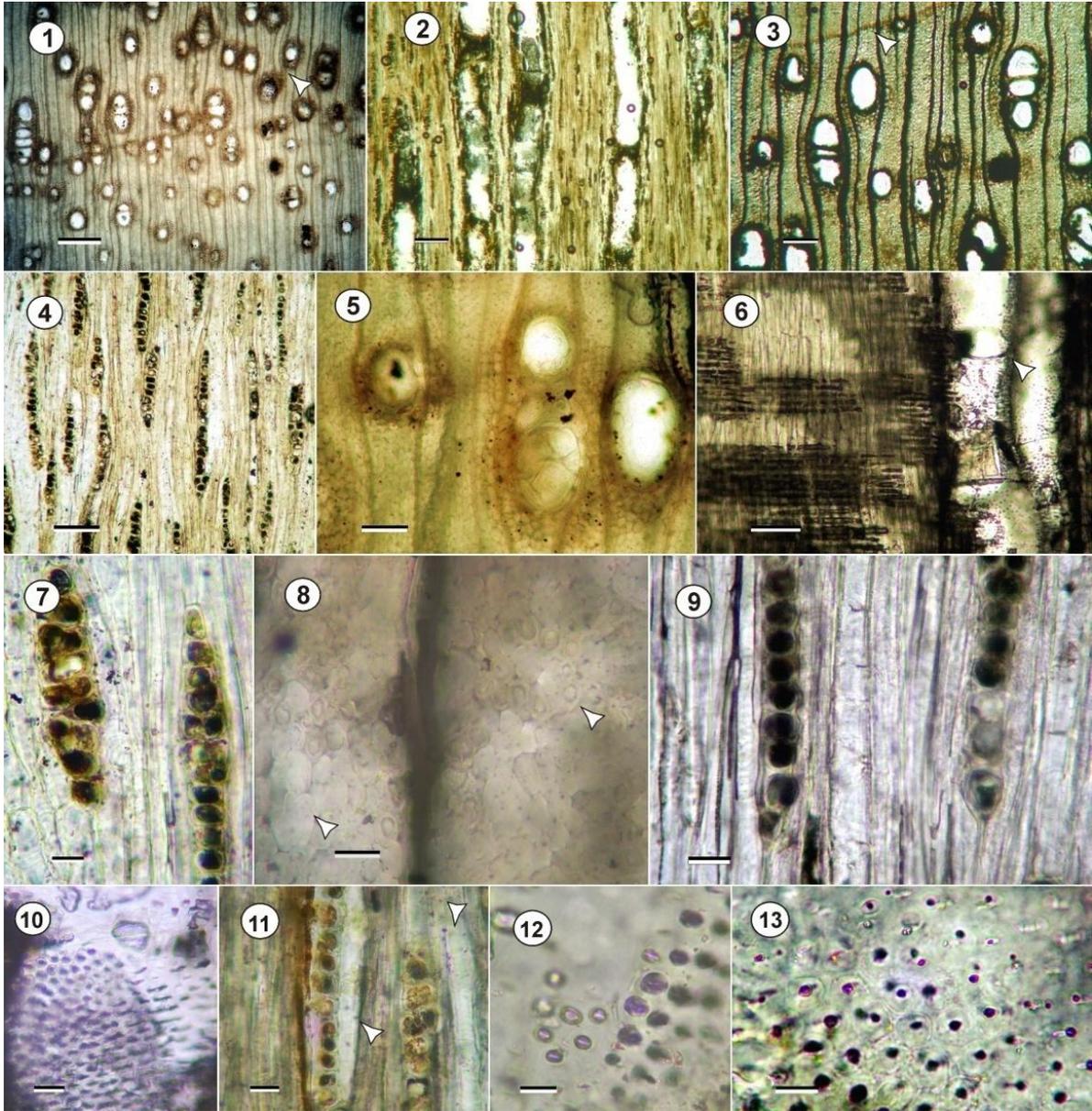


**FIGURA IV.45.** *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 139)*. 1, disposición de los vasos y anillo de crecimiento (flecha); 2, anillos de crecimiento (flecha), vasos solitarios y parénquima axial vasicéntrico; 3, vista general de radios en corte longitudinal radial y elementos de vasos; 4, parénquima axial marginal vasicéntrico, aliforme y confluyente entre vasos próximos; 5, detalle de parénquima axial (flecha) y radios delgados uniseriados; 6, detalle de elementos de vasos cortos con tabiques levemente oblicuos (flecha) y radios uniseriados; 7, detalle de células procumbentes; 8, puntuaciones intervasculares alternas areoladas; 9, detalle de radios uniseriados y biseriados. Corte transversal: 1, 3-5, 7, 9; Corte longitudinal radial: 2, 6, 8, 10-13. Escalas gráficas: 1 = 320 $\mu$ m; 2, 3 = 200  $\mu$ m; 4-6 = 100 $\mu$ m; 7-9 = 20  $\mu$ m.



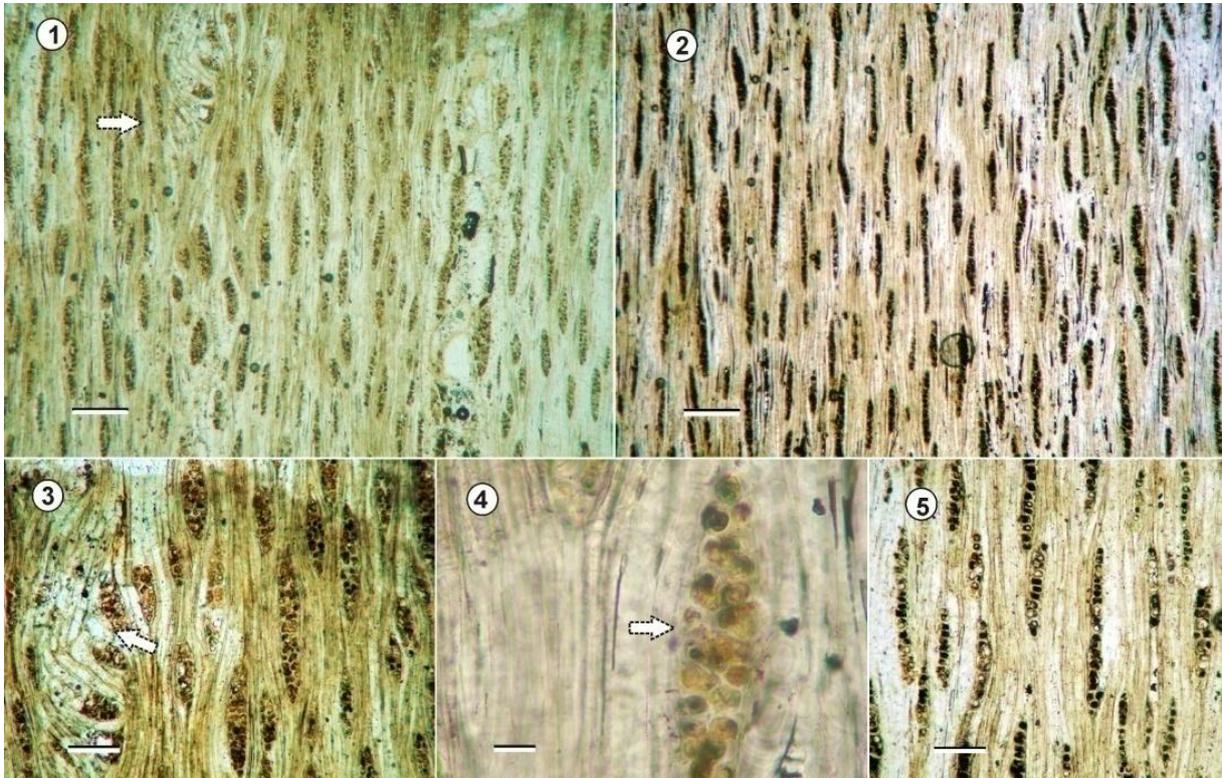
**FIGURA IV.46.** *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 135). **1**, vista general de la disposición de vasos de un sector del corte transversal, presencia de anillo de crecimiento (flecha); **2**, vasos solitarios generalmente sin depósitos; **3**, radios homocelulares; **4**, detalle de vasos en serie múltiples y vasos subdesarrollados inserto en LEÑOS FÓSILES DE LA FORMACIÓN EL PALMAR

parénquima axial confluyente (flecha); **5**, detalle de elementos de vasos y radios uniseriados (flechas); **6**, detalle de disposición irregular de fibras; **7**, leve demarcación de anillo de crecimiento (flecha) y detalle de vasos solitario y múltiples radiales con dos elementos; **8**, detalle de un radio uniseriado largo (flecha); **9**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas y areoladas; **10**, radios homocelulares y fibras no septadas; **11**, detalle de vasos con paredes delgadas y presencia de parénquima axial difuso (flecha); **12**, detalle de puntuaciones radio-vasculares con abertura horizontal. Corte transversal: 1, 2, 4, 6, 7, 11; Corte longitudinal tangencial: 5, 8, 9, 10; Corte longitudinal radial: 3, 12. Escalas gráficas: 1=500  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3-5, 7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6, 8-11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.47.** *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 147)*. **1**, vista general de la disposición de vasos, parénquima marginal y confluyente (flecha); **2**, elemento de vaso de trayecto rectilíneo; **3**, vista general de vasos solitarios y en serie múltiples, presencia de anillos de crecimiento (flecha), mostrando porosidad difusa y parénquima axial; **4**, detalle de radios uniseriados; **5**, detalle de vasos y parénquima axial paratraqueal; **6**, detalle de elemento de vasos con placa de perforación simple y radios homocelulares; **7**, detalle de radios uniseriados con células agregadas; **8**, detalle parénquima difuso inserto en una matriz de fibras (flecha); **9**, detalle de radios uniseriados y fibras no septadas; **10**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas y areoladas; **11**, detalle de radio homocelular rodeado por parénquima (flecha); **12**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, ovals y areoladas; **13**, detalle de puntuaciones intervasculares con abertura circular. Corte transversal: 1, 3, 5, 8; Corte

longitudinal tangencial: 2, 4, 7, 9-13; Corte longitudinal radial: 6. Escalas gráficas: 1=500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7-11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12-13 = 10  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.48.** *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 147). Corte longitudinal tangencial. **1**, vista general de sector donde se observa la traza rameal (flecha); **2**, vista general donde se observa radios uniseriados y uniseriados con células agregadas; **3**, detalle de la traza (flecha); **4**, detalle de radios multiseriados de rama; **5**, detalle de radios uniseriados de tallo. Escalas gráficas: 1, 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4 = 20  $\mu\text{m}$ .

### Comparación de *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov.* con especies actuales

Las características de CIDPALBO-MEG 127, 139, 135 y 147 avalan la asignación del material a la subfamilia Mimosoideae. Las mayores similitudes fueron halladas con *Cedrelinga*. Sustenta dicha asignación la base de datos de *InsideWood* con la codificación de sus caracteres diagnóstico: 13p 26p 29p 66p 76p 96p 98a 104p 136a

Se diferencia de *Piptadenia* y *Parapiptadenia* por tener predominio de radios uniseriados, vasos poco numerosos por  $\text{mm}^2$ , por la ausencia de cristales prismáticos y presencia de parénquima axial difuso (Evans *et al.* 2006; Tortorelli, 1956). Con *Cojoba* se diferencia porque este último posee parénquima septado hasta 2 células, radios más anchos con cristales en su interior y puntuaciones intervasculares pequeñas. *Calliandra* se caracteriza por presentar parénquima axial bandeado y parénquima septados con menos de 4 células, estas características contrastan con el *Xilotipo 11 gen. nov. y sp. nov.*

En la tabla IV.19 se observan las características que definen a los ejemplares fósiles y a la especie actual *Cedrelinga catenaeformis* descrita por diferentes autores.

Especies	Pd	VS	mm <sup>2</sup>	Long µm	PI µm	Radio	Altura	PR	PS	FS	PA	Cristales
<b>Xilotipo 11</b>	Difusa	72%	8 (4–12)	260 (127–400)	8–11	Ho, uniseriado	318 (45–699)	=PI	2–5 (2–10)	No	V, A, C, D, M	No
<b>C. catenaeformis</b>	Difusa	80%	2–5	275 (190–570)	5–11	Ho, uniseriado y bi	262 (190–322)	=PI	4–5 (8)	No*	V, A, C, D	No

\*Según Evans *et al* (2006) fibras septadas

**TABLA IV.19.** Comparación de CIDPALBO-MEG 127, 135, 139, 147 con *C. catenaeformis* (datos tomados de Detienne & Jacquet, 1983; Valderrama, 1998; Richter & Dallwitz, 2000; Miller, 2007; León, 2008; Muñiz *et al.*, 2012) Referencias Pd = porosidad, VS = porcentaje de vasos solitarios, PI = puntuaciones intervasculares, PR = puntuaciones radio-vasculares, PS = parénquima septado, FS = fibras septadas, PA = parénquima axial, V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, D = difuso, M = marginal.

Muñiz *et al.* (2012) encontraron puntuaciones intervasculares pequeñas y parénquima axial aliforme escaso, mientras que León (2008) observó puntuaciones intervasculares medianas a grandes hasta 11 µm con parénquima axial vasicéntrico aliforme y apotraqueal difuso, el material fósil es más comparable con la descripción realizada por León. Valderrama (1998) comparó la anatomía del xilema secundario de rama y tronco de *Cedrelinga* en Brasil. Las características del tronco coinciden en buena medida con el fósil en análisis en relación a las puntuaciones intervasculares pequeñas y medianas similares a las puntuaciones radiovasculares, en las características de radios, de las fibras y en las puntuaciones simples (solo Evans *et al.* mencionó a la especie con fibras septadas), tipo de parénquima axial, y en la ausencia de cristales en sus estructuras.

El material fue comparado con 7 descripciones de la especie *C. catenaeformis* realizada por diferentes autores. Las características de las especies actuales *Cedrelinga* relacionan estrechamente el material fósil con el género actual *Cedrelinga*.

## Comentarios de las especies fósiles de la Tribu Ingeae

Las características diagnósticas del *Xilotipo 8* (CIDPALBO-MEG 117), *Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14, 129, 110), *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145) y *Xilotipo 11* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 127, 139, 135, 147) sugieren una estrecha relación con los géneros actuales *Chloroleucon*, *Enterolobium*, *Pithecellobium* y *Cedrelinga* respectivamente.

*Xilotipo 8* posee una densidad de vasos baja similar a *Xilotipo 9*, aunque el diámetro es pequeños a medianos. La presencia de parénquima axial difuso es poco evidente en comparación con el *Xilotipo 9*, las puntuaciones intervasculares no llegan a 10 µm de diámetro.

*Xilotipo 9* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 14, 129, 110) a diferencia de *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 145), posee vasos medianos a grandes, densidad baja menor a 10 vasos por mm<sup>2</sup>, parénquima axial difuso visible hasta predominante, puntuaciones intervasculares medianas a grandes, radios aunque escasos triseriados. Mientras que *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. se diferencia por presentar vasos pequeños a medianos, densidad menor a 26 vasos por mm<sup>2</sup>, parénquima axial raro a imperceptible, puntuaciones intervasculares medianas a pequeñas, radios uniseriados y uniseriados con células agregadas, siendo así más cercano a *Xilotipo 9*. Para el caso de *Xilotipo 11* gen. nov. y sp. nov. las diferencias con las primeras (*Xilotipo 9*) se dan en el parénquima axial escasos y difuso menos abundantes y puntuaciones intervasculares medianas a grandes y radios uniseriados presentes y comunens en *Xilotipo 8* gen. nov. y sp. nov. (*Chloroleucon*) y *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov.

### Comparación con especies fósiles

Debido al escaso registro de leños fósiles afines a Mimosoideae y a la tribu Ingeae se realizó un análisis comparativo integrando los cuatro taxones identificados en esta Tesis.

Existe homogeneidad marcada en la estructura de los leños de Mimosoideae a nivel intra e intergenérico y específico razón por la cual merece un análisis minucioso. Se encontraron unas pocas diferencias entre los *Xilotipo 8*, *Xilotipo 9*, *Pithecellobioxylon* 10 sp nov y *Xilotipo 11* con *Prosopinioxylon castroae* Brea, Zucol y Patterer 2010, particularmente en los vasos de contorno de circular y de dos tamaños diferentes, predominio de radios 2–5 seriados, ancho y altura de los radios superior a la de los fósiles en análisis (Brea *et al.*, 2010).

*Anadenantheroxylon* (Brea *et al.*, 2001a) se asemejan bastante, no obstante existe diferencias en cuanto al tamaño de las puntuaciones intervasculares y el tipo de parénquima axial. Las diferencias importantes con los géneros restantes radican en el tipo y/o densidad del parénquima axial, en el ancho de los radios y el tipo de fibras. La tribu Ingeae está representada por numerosas especies, entre ellas. Los leños en estudio se diferencian de *Ingoxylon* por no presentar parénquima axial bandeado y no contar con radios multiseriados superiores a 3 células de ancho. Los radios heterocelulares en algunas especies de este fósil (Müller Stoll & Mädler, 1967). *Ingoxylon bavaricum* Selmeier 1973 se caracteriza por tener puntuaciones intervasculares muy pequeñas, presencia dudosa de traqueidas y fibras septadas, todas ellas difieren a los leños en análisis.

*Ingoxylon nathorstii* (Schuster) Müller-Stoll y Mädler 1967 (= *Paraalbizioxylon nathorstii* (Schuster) Gros.), se asemeja en la presencia de vasos solitarios o en series múltiples radiales de hasta 3 elementos y en los radios uniseriados y biseriados valido para cuatro grupos fósiles en análisis. Mientras, que se diferencia en las fibras septadas y en la distribución del parénquima axial (Schuster, 1910).

La especie fósil descrita por Pons & De Franceschi (2007) como *cf.* tribu Ingeae, proveniente de sedimentos del Mioceno de la Formación Pebas en Perú, comparten características con *Xilotipo 8* gen.

nov. sp. nov., *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. y *Xilotipo* 11 gen. nov. sp. nov. en el parénquima axial aliforme y confluyente y en los radios uniseriados, difiriendo en el resto de caracteres diagnósticos. Para el mismo período geológico Martínez & Lutz (2006) describen a un fósil *cf.* tribu Ingeae en la Formación Chiquimil (Mioceno superior) de Catamarca, Argentina, dicho espécimen posee un número importante de caracteres en común con *Xilotipo* 9 gen. nov. sp. nov. entre ellos: anillos de crecimiento demarcados, vasos predominantemente solitarios y menos frecuente los múltiples radiales cortos, en el tamaño y contorno de los vasos, el tipo de puntuaciones intervasculares, el tipo de fibras y de radios, el parénquima axial y la presencia escasa de fibras septadas. Difiere con las cuatro muestras fósiles en las características de parénquima axial, la presencia de estratificación celular y en la presencia de cristales, solo con *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. difiere en el tamaño de puntuaciones intervasculares, pues en este último son pequeñas principalmente, y menos predominante de tamaño mediano.

Los fósiles descritos en este trabajo con afinidad a la Tribu Ingeae son propuestas como nuevas entidades específicas *Xilotipo* 8 gen. nov. sp. nov. tiene afinidad estrecha con el género actual *Chloroleucon*, asimismo a los tres ejemplares delimitados como *Xilotipo* 9 gen. nov. sp. nov. son afines a *Enterolobium*.

El *Pithecellobioxylon* 10 sp. nov. fue asignado al género fósil *Pithecellobioxylon* como una nueva entidad específica. *Xilotipo* 11 gen. nov. sp. nov. tiene afinidad con el género actual *Cedrelinga*.

#### Subfamilia CAESALPINIOIDEAE De Candolle 1825

Los materiales fósiles descritos a continuación hacen referencia a especies fósiles afines a la subfamilia Caesalpinioideae. Esta subfamilia se caracteriza por presentar: radios habitualmente homocelulares y uni a triseriados, menos frecuentes heterocelulares con células cuadradas o verticales, por lo general no tienen estratificación, aunque hay excepciones de estratificación incompleta o con tendencia a la misma; parénquima axial aliforme, confluyente y apotraqueal marginal, menos frecuente difuso; fibras septadas y no septadas, con paredes gruesas a moderadamente gruesas, los cristales prismáticos por lo general se ubican en el parénquima axial o en cámaras de células del parénquima axial con hasta 11 células (Müller-Stoll & Mädler, 1967; Baretta-Kuipers, 1981; Espinoza de Pernía & Melandri, 2006; Melandri & Espinoza, 2009).

Género *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov.

**Estecie tipo** *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.49. 1–11**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 106, CIDPALBO-MIC 1363 (tres preparados microscópicos). Fig. IV.49. 1–11.

**Procedencia geográfica.** Concordia, Entre Ríos, Argentina.

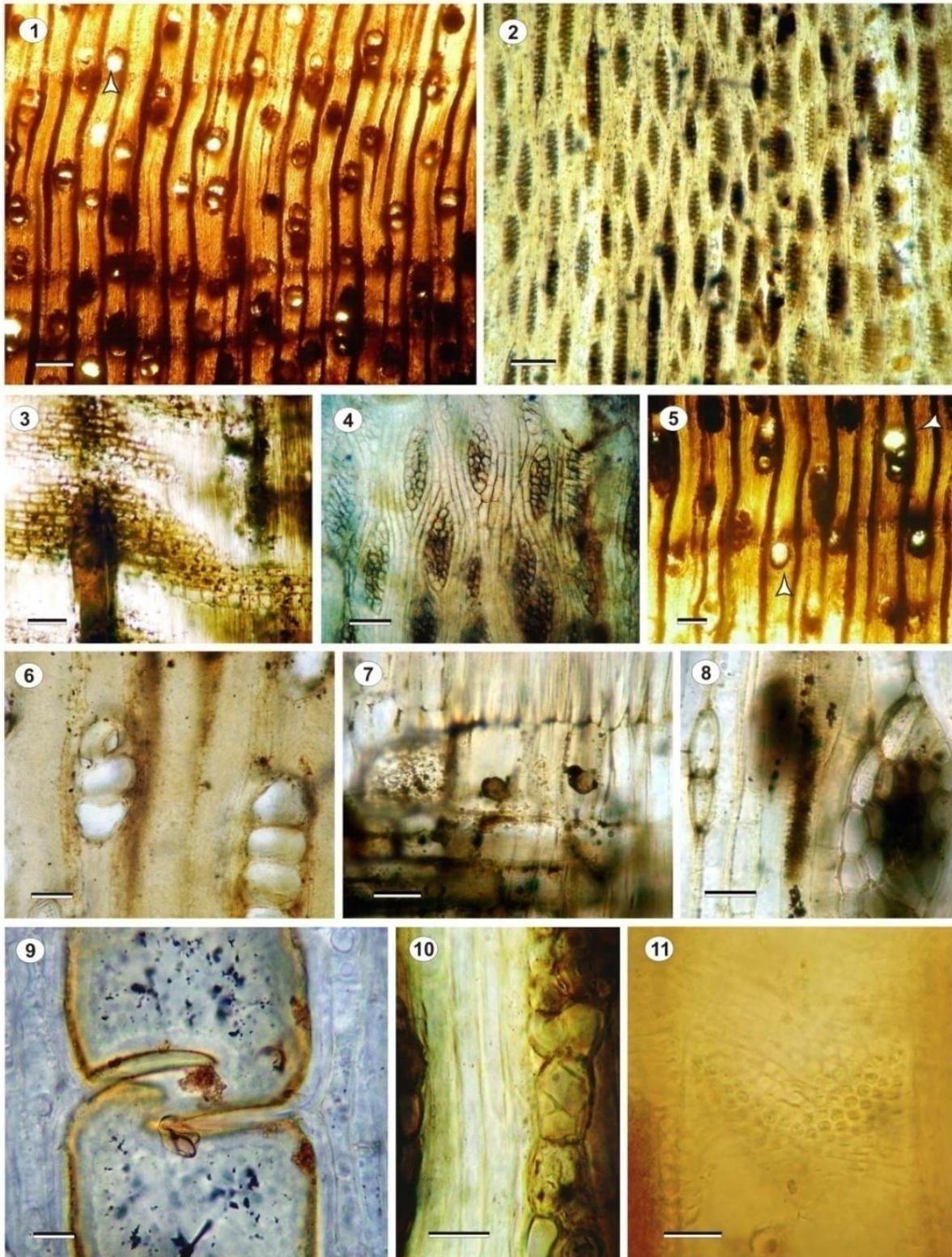
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín a la especie actual *Oxystigma oxyphyllum* (Harms) J. Léonard.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por células de parénquima axial en bandas marginales (Fig. IV.49. 1). Porosidad difusa. Vasos solitarios (50%), múltiples radiales de 2 (25%), 3 (10%) y con más de 4 (8%) y agrupados (7%), de contorno circular a oval. Diámetro tangencial promedio de 118 (73–170)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 112 (76–152)  $\mu\text{m}$ , espesor promedio de la pared de 12 (8–20)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.49. 5, 6). Los vasos presentan depósitos oscuros, posiblemente gomas. Densidad promedio de 17 (15–19) vasos por  $\text{mm}^2$ , moderadamente numerosos. Radios pocos a moderadamente pocos, de 7 (7–8) radios por mm lineal. Parénquima axial escaso paratraqueal vasicéntrico completo e incompleto, aliforme, confluyente y apotraqueal difuso-agregado, bandeado con más de tres células de ancho y bandas marginales de más de 3 células de ancho. Fibras de contorno angular a oval, dispuestas en forma irregular a radial comprimidas, diámetro promedio de 16 (13–23)  $\mu\text{m}$ , paredes delgadas a gruesas, espesor promedio de 4 (2–5)  $\mu\text{m}$ . Se observan canales axiales normales difusos con diámetros similares a los vasos (Fig. IV.49. 1, 5).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con longitud promedio de 277 (140–450)  $\mu\text{m}$ , moderadamente cortos. Placas de perforación simples, con tabiques horizontales. Puntuaciones intervasculares ovales y alternas, ornadas y con areolas reducidas o aparentemente simples, pequeñas, miden entre 3 y 5  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.49. 11). Radios heterogéneos del tipo II de Kribs, predominan los multiseriados de 3–4 seriados (70%), en menor medida biseriados (25%) y se observaron pocos hasta 7 células de ancho (5%), altura promedio de 327 (200–575)  $\mu\text{m}$  y de 12 (6–21) expresada en número de células, ancho promedio de 66 (58–75)  $\mu\text{m}$ , bajos a extremadamente bajos. También, se observan aunque muy escasos, radios homogéneos bi a uniseriados constituidos por células verticales de hasta 5 células de alto. Presentan estructura estratificada parcial o incompleta (Fig. IV.49. 2, 4, 8). Fibras no septadas. El parénquima axial septado está constituido por  $\leq 6$  células (Fig. IV.49. 4).

En corte longitudinal radial, se observan radios heterocelulares constituidos por células procumbentes en el cuerpo y células verticales marginales. Se observan cristales prismáticos con un tamaño promedio de 27 (20–29)  $\mu\text{m}$  en las células de los radios y del parénquima axial. Presencia de depósitos o cuerpos ovales oscuros que tiene un diámetro promedio de 11 (10–13)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.49. 3, 7).



**FIGURA IV.49.** *Xilotipo 12* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 106). **1**, vista general donde se observa la disposición de los vasos, el parénquima axial con banda marginal y los canales axiales (flecha); **2**, vista general de los radios ; **3**, detalles de radios heterocelulares; **4**, detalle de los radios parcialmente estratificados y parénquima septado; **5**, detalle de canal axial difuso (flecha); **6**, detalle de vasos múltiples radiales; **7**, detalle de radios heterocelulares con depósitos circulares en células verticales; **8**, detalle de radio multiseriado y uniseriado homocelulares; **9**, detalle de una placa de perforación simple; **10**, detalles de cristales en radios y fibras no septadas; **11**, puntuaciones intervasculares ovales, alternas y ornadas. Corte transversal: 1, 5, 6. Corte longitudinal tangencial:

2, 4, 8, 9, 10, 11. Corte longitudinal radial: 3, 7. Escalas gráficas: 1, 2, 5 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 4 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6–8, 10 = 30  $\mu\text{m}$ ; 9, 11 = 20  $\mu\text{m}$ .

Género *Xilotipo* 13 gen. nov.

**Especie tipo** *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.50. 1–14; IV.51. 1-12; IV.52. 1-9; IV.53. 1-13**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 156, CIDPALBO-MIC 1679 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 119, CIDPALBO-MIC 1542 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 138, CIDPALBO-MIC 1561 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 153, CIDPALBO-MIC 1576 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia stratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

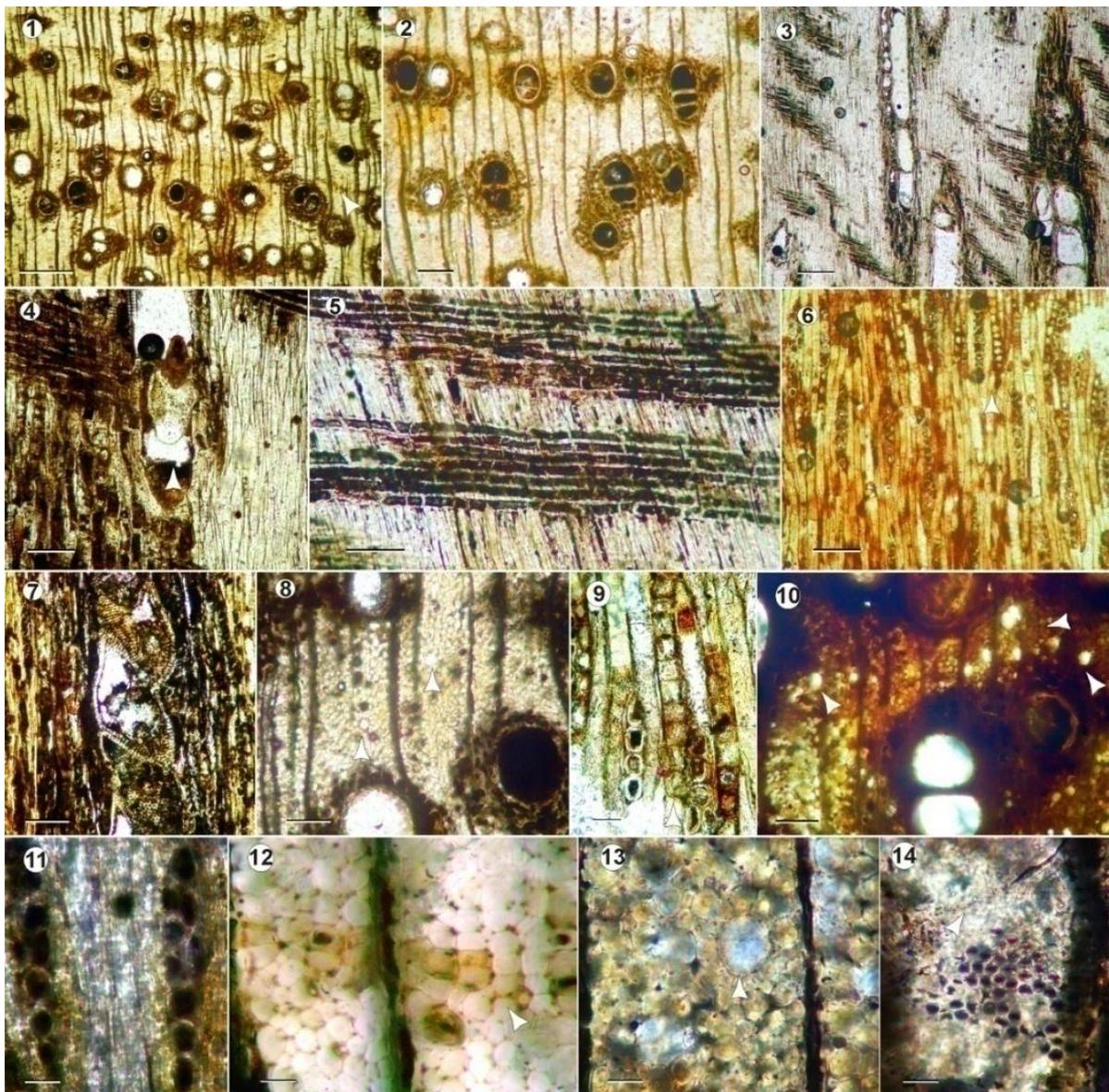
**Afinidad botánica.** El espécimen presenta buena afinidad con *Gossweilerodendron* Harms.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados levemente por parénquima axial marginal, porosidad difusa, leve tendencia a semicircular en CIDPALBO-MEG 119. Vasos sin patrón de distribución, predominan los solitarios (68%), circulares a ovales y los múltiples radiales de 2 (17%) de 3 (9%) y escasos de 4 y más elementos (6%), ovales (Fig. IV.50. 1, 2, 10; IV.52. 4; IV.53. 3, 4, 5). Diámetro tangencial promedio de 145 (50–229)  $\mu\text{m}$ , diámetro radial promedio de 161 (25–305)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 16 (7–28)  $\mu\text{m}$ . Densidad promedio de vasos de 9 (4–12) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con depósitos oscuros (Fig. IV.50. 2, 10; IV.51. 4, 6, 8; IV.52. 3; IV.53. 3). Radios numerosos, de 9 (7–14) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico completo e incompleto, unilateral, aliforme y confluyente, apotraqueal difuso y en bandas marginales delgadas (Fig. IV.50. 1, 2, 8, 12; IV.51. 1, 6, 8, 10; IV.52. 1, 3, 4; IV.53. 3, 7, 9). Fibras circulares a ovales se disponen irregularmente, diámetro promedio de 18 (10–28)  $\mu\text{m}$ , paredes gruesas de 5  $\mu\text{m}$  de espesor (Fig. IV.50. 8, 12; IV.51. 10; IV.52. 7). Se observan estructuras tipo canales axiales de origen normal, con diámetro que varía desde los 25 a 38  $\mu\text{m}$  y con una distribución difusa a levemente tangencial (Fig. IV.50. 8, 10, 13; IV.51. 6, 10; IV.52. 7; IV.53. 3, 5).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, longitud promedio de 280 (127–500)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placa de perforación simple con tabiques oblicuos (Fig. IV.50. 4, 7; IV.51. 2, 3, 5; IV.52. 6; IV.53. 2, 12). Puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas, diámetro promedio de 7 (5–9)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.50. 14; IV.51. 12; IV.52. 8; IV.53. 12, 13). Radios

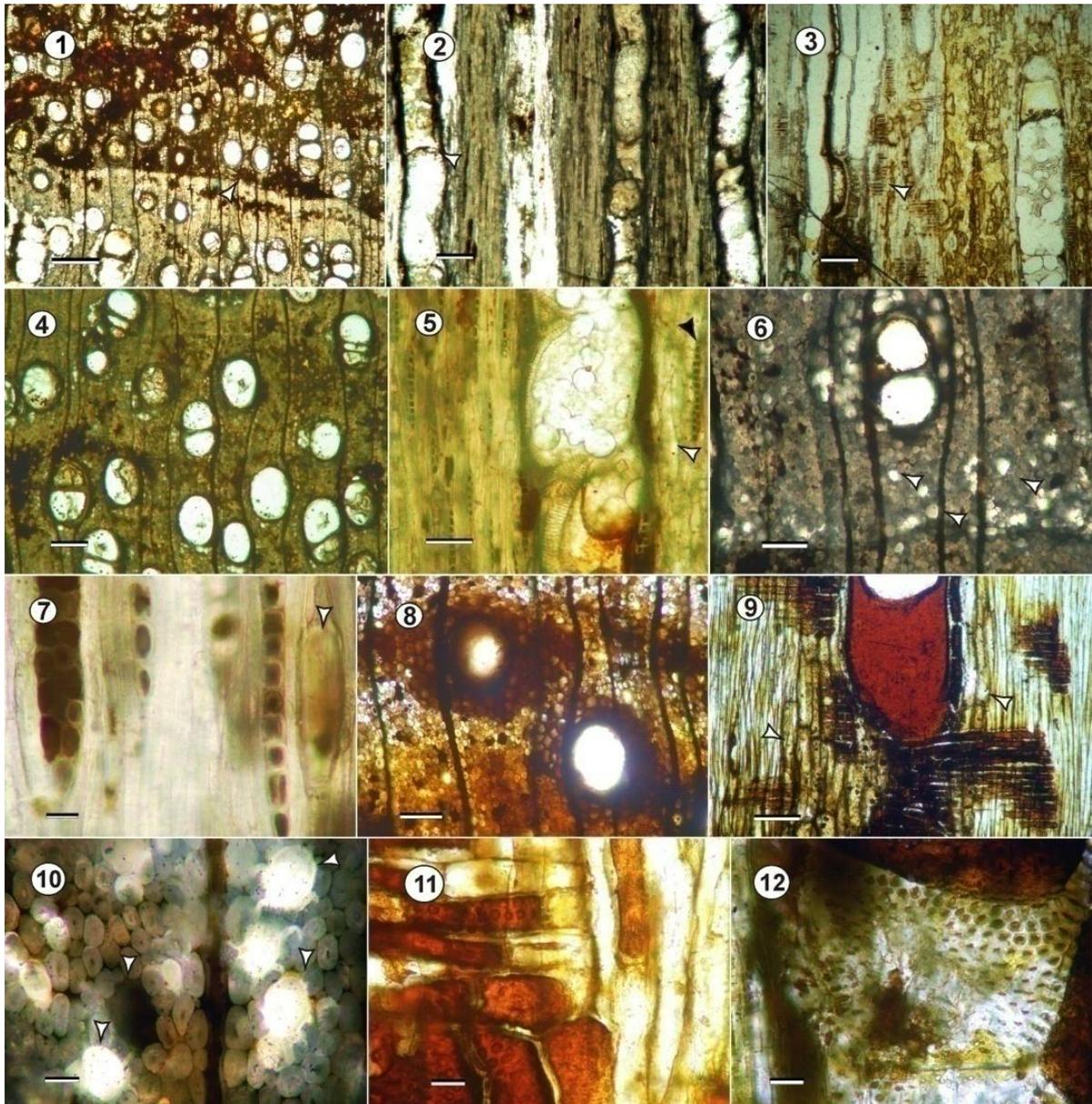
homogéneos, predominan los uniseriados (80%), el resto uniseriado con células agregadas o biseriados incompletos, altura promedio de 257 (38–450)  $\mu\text{m}$  y de 14 (2–25) expresada en número de células, ancho promedio de 27 (18–46)  $\mu\text{m}$ , relativamente delgados (Fig. IV.50. 6, 9, 11; IV.51. 7; IV.52. 2, 5). Las fibras no septadas, aunque se observaron escasas con septos (Fig. IV.52. 9; IV.53. 10). Cámaras cristalíferas con más de 8 células de parénquima axial (Fig. IV.50. 6, 9).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos por células procumbentes (Fig. IV.50. 3, 4, 5; IV.51. 9, 11; IV.53. 6, 11). Puntuaciones radiovasculares similares a las puntuaciones intervasculares, en CIDPALBO-MEG 119 numerosas puntuaciones radiovasculares presentan abertura circular (Fig. IV.51. 11; IV.53. 11). Parénquima axial septado constituido por 4 a 8 células (Fig. IV.50. 5, 9; IV.51. 5, 9; IV.53. 8).



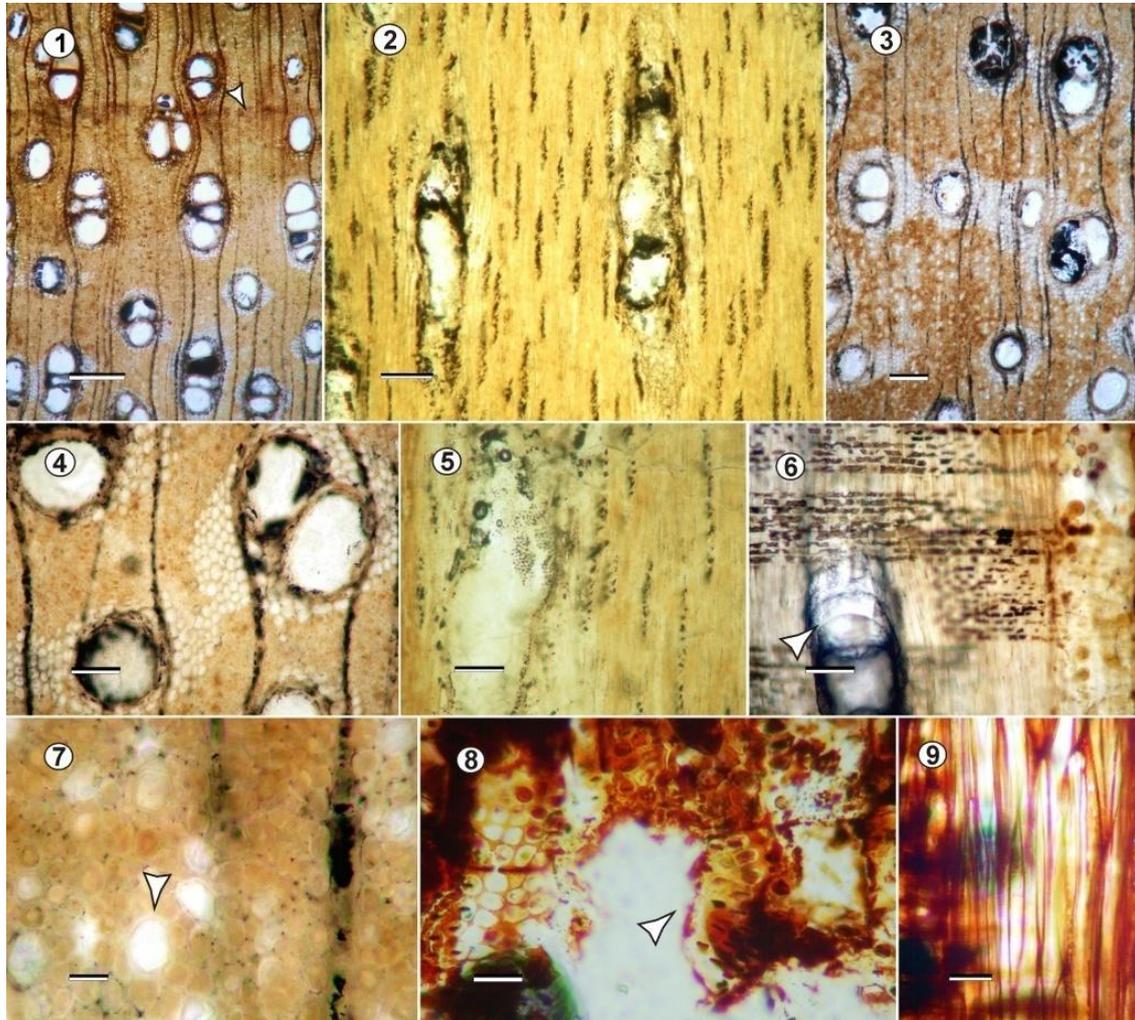
**FIGURA IV.50.** *Xilotipo 13* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 156). 1, vista general donde se observa la disposición de los vasos, el parénquima axial y anillos de crecimiento (flecha); 2, detalle de vasos solitarios y en

series múltiples radiales rodeados de parénquima axial vasicéntrico y confluyente; **3**, vista general de los radios constituidos por células procumbentes y de trayecto de elementos de vasos; **4**, detalle de una placa de perforación simple (flecha); **5**, detalle de radios homocelulares constituidos por células procumbentes; **6**, vista general de disposición de radios y parénquima septados (flecha); **7**, detalle de los elementos de vasos cortos con tabiques oblicuos; **8**, detalle de la disposición de fibras y vasos solitarios con y sin tilosis; **9**, detalle de radio uniseriado y parénquima septado cristalífero (flecha); **10**, disposición difuso-tangencial de los canales axiales (flechas); **11**, detalle de radios uniseriados con células agregadas; **12**, parénquima axial marginal demarcando un anillo de crecimiento (flecha); **13**, detalle de un canal axial entre fibras (flecha); **14**, detalle de un vaso con de tabique oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas. Corte transversal: 1, 2, 8, 10, 12, 13; Corte longitudinal tangencial: 6, 7, 9, 11, 14; Corte longitudinal radial: 3-5. Escalas gráficas: 1 = 500µm; 2, 3 = 200 µm; 4-8, 10 = 100 µm; 9, 11-14 = 20 µm.

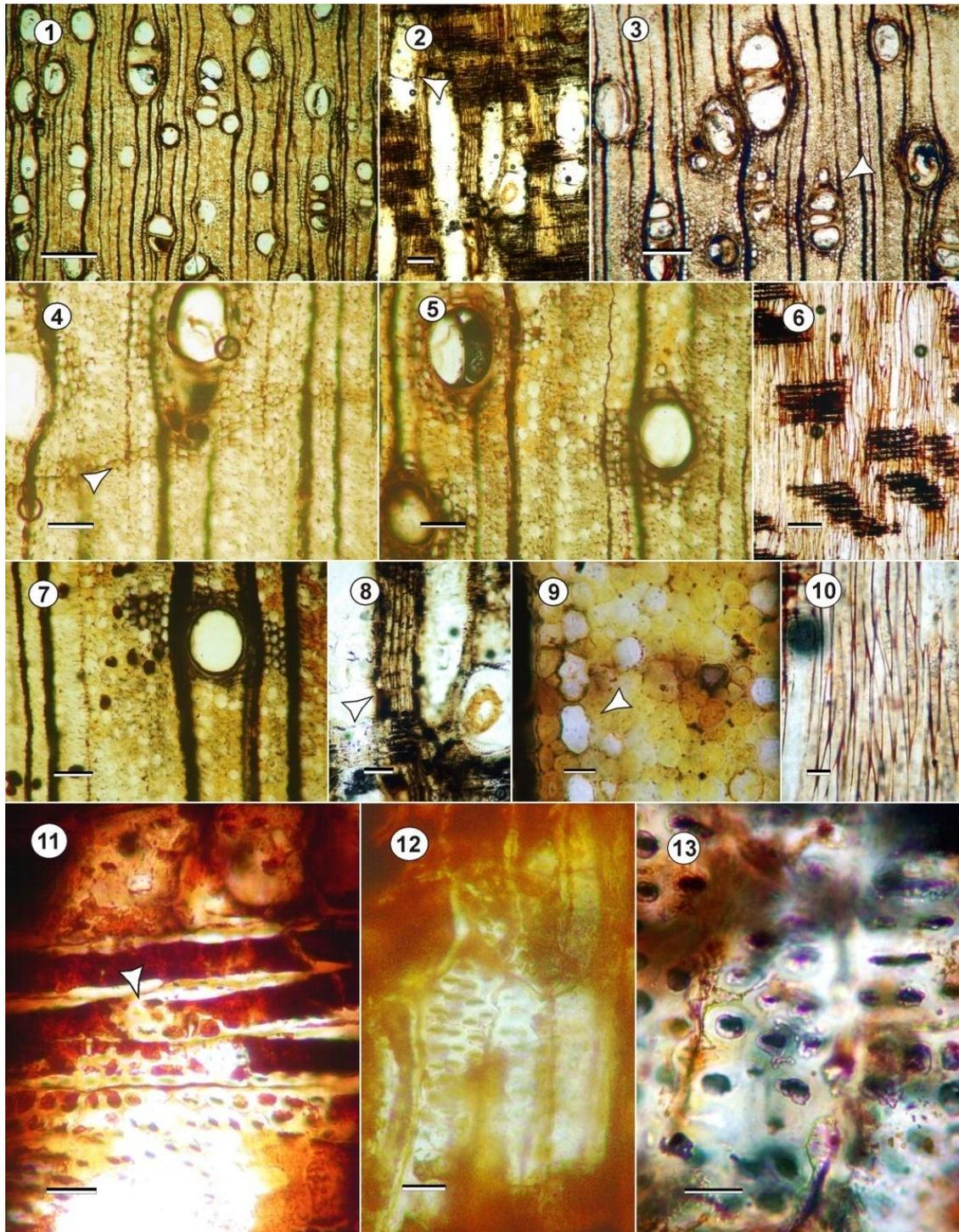


**FIGURA IV.51.** *Xilotipo 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 119)*. **1**, disposición de los vasos y vista general de parénquima axial y anillo de crecimiento (flecha); **2**, elemento de vasos con trayecto rectilíneo y tabiques horizontales, radios finos pocos perceptibles; **3**, radios pequeños (flecha) y elementos de vasos con tabiques oblicuos a levemente rectos; **4**, porosidad difusa y vasos ovales; **5**, elemento de vasos cortos y radios uniseriados (flecha negra) y células parenquimáticas (flecha blanca); **6**, detalle de parénquima difuso (flecha) y vasos en serie

múltiples de dos elementos; **7**, detalle de radios uniseriados y uniseriados agregados y detalle de una célula parenquimática (flecha); **8**, detalle parénquima axial vasicéntrico aliforme; **9**, detalle de parénquima septado rodeando el vaso (flecha) y radios constituidos por células procumbentes; **10**, detalle de fibras y parénquima difuso (flechas); **11**, detalle de puntuaciones radio-vasculares; **12**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovals. Corte transversal: 1, 4, 6, 8 10; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 7, 12; Corte longitudinal radial: 3, 9, 11. Escalas gráficas: 1 = 420  $\mu\text{m}$ ; 2-4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 5, 6, 8, 9 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7, 10-12 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.52.** *Xilotipo 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 138)*. **1**, disposición de los vasos y vista general de parénquima axial y anillo de crecimiento (flecha); **2**, sistema radial constituidos por radios delgados; **3**, parénquima axial confluyente, vasicéntrico, aliforme y difuso; **4**, detalle de vasos y parénquima axial; **5**, detalle de elemento de vaso y radios poco preservados; **6**, detalle radios homocelulares y placa de perforación simple (flecha); **7**, detalle de parénquima axial difuso (flecha); **8**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas areoladas y ovals (flecha); **9**, detalle de fibras no septadas con vestigios de puntuaciones simples. Corte transversal: 1, 3, 4, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 8; Corte longitudinal radial: 6, 9. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7-9 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.53.** *Xilotipo 13* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 153). 1, disposición de los vasos y vista general de parénquima axial difuso; 2, trayecto de vasos en corte radial y tabiques horizontales (flecha); 3, demarcación de anillo de crecimiento (flecha) y vasos en serie múltiples; 4, parénquima axial marginal (flecha); 5, vasos solitarios y disposición de parénquima difuso y parénquima axial vasicéntrico; 6, detalle radios homocelulares; 7, detalle de parénquima axial vasicéntrico a aliforme; 8, detalle de parénquima septados (flecha); 9, detalle de parénquima difuso (flecha) y disposición irregular de fibras; 10, detalle de fibras no septadas; 11, detalle de puntuaciones radiovasculares (flechas); 12, puntuaciones intervasculares alternas y areoladas; 13, detalle de puntuaciones intervasculares alternas areoladas. Corte transversal: 1, 3-5, 7, 9; Corte longitudinal radial: 2, 6, 8, 10-13;. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 9-12 = 20  $\mu\text{m}$ ; 13=10  $\mu\text{m}$ .

Los especímenes CIDPALBO-MEG 106 y 156 (junto a 119, 138 y 153) (*Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. y *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov., respectivamente) comparten un importante número de caracteres diagnóstico que los hace afín a la tribu Detarieae, principalmente por la presencia de canales axiales, razón por la cual se realiza un análisis comparativo común para ambos.

### Comparación con especies actuales

La subfamilia Caesalpinioideae está integrada por 4 tribus o clados, Caesalpinieae, Cassieae, Cercideae y Detarieae. La tribu Detarieae *s.l.* (Fougère-Danezan *et al.*, 2010), se diferencia claramente de las otras por presentar radios homocelulares y heterocelulares por lo general uniseriados, cristales prismáticos en células radiales, parcialmente estratificados y canales intercelulares axiales (Metcalf & Chalk, 1950; Baretta-Kuipers, 1981; Detienne & Welle, 1989; Mainieri & Peres, 1989; Miller & Detienne, 2001; Gasson *et al.*, 2003; Melandri & Espinoza de Pernía, 2009; Fougère-Danezan *et al.*, 2010). En la actualidad, en América del Sur se conocen 23 géneros de Detarieae, con 2 especies exóticas (Melandri & Espinoza de Pernía, 2009; Ulibarri, 2008). Al encontrarse diferencias marcadas entre los géneros americanos y los ejemplares fósiles CIDPALBO-MEG 106, 156, 119, 138 y 153 se extendió el área geográfica de comparación y se incluyó casi en su totalidad a los taxones de la tribu Detarieae *s. l.* (Fougère-Danezan *et al.*, 2010).

Fougère-Danezan *et al.* (2010) a través de caracteres morfológicas determinaron sinapomorfías de los clados con el fin de proponer nuevos grupos genéricos y comprender mejor la compleja evolución en este grupo. Centrándose en la producción de resina de los integrantes de las Detarieae, analizaron los datos morfológicos, solos y en combinación con los datos moleculares dentro de un marco filogenético. Como resultado de esta investigación proponen dividir a *Prioria s.l.* en dos subgrupos: **grupo a**, constituidos por los géneros *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Kingiodendron* Harms y *Prioria* Griseb; **grupo b**, *Hardwickia* constituido por los géneros *Colophospermum* (Benth.) y *Hardwickia* Roxb. La anatomía de la madera de ambos grupos poseen una característica en común que es la presencia de canales axiales con disposición difusa (Baretta-Kuipers, 1981; Cevallos-Ferriz & Barajas-Morales, 1994; Fougère-Danezan *et al.*, 2010). En la Tabla IV.20 se observan las características de los géneros actuales más afines con los fósiles estudiados.

Detarieae		Ejemplares fósiles estudiados					
	Clado o Grupo Prioria	<i>Gossweilerodendron</i>	<i>Kingiodendron</i>	<i>Prioria</i>	<i>Oxystigma</i>	<i>Xilotipo 12</i>	<i>Xilotipo 13</i>
Porosidad		Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
Placa de perforación		Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Puntuaciones intervasculares		Alternas, pequeñas a muy pequeñas ( $\leq 4$ a 7), ornadas y poligonales	Alternas, pequeñas a medianas (4 a 10), ornadas y poligonales	Alternas, pequeñas (4 a 7), ornadas y poligonales	Alternas, pequeñas a medianas (4-- 7)	Alternas, pequeñas (3 a 5), ornadas a simples y poligonales a ovales	Alternas, pequeñas-medianas, ornadas
Vasos	Disposición				Solitarios y múltiples radiales	Solitarios y múltiples radiales	Solitarios 68%, en serie radiales de 2-7 elementos
	Diámetro $\mu\text{m}$	$\leq 200$	$\leq 200$	$\leq 200$	$\leq 200$	$\leq 200$	$\leq 200$
	Densidad		5 a 20	5 a 20	$\leq 20$	$\leq 20$	9 (4-12)
	Longitud	$\leq 350$ , o $\leq 800$	$\leq 800$	$\leq 350$ , o $\leq 800$	$\leq 350$ , o $\leq 800$	$\leq 450$	280 (127-500)
	Depósitos oscuros	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Presentes
Fibras	No septadas	No septadas	No septadas	No septadas	No septadas	No septadas	No septadas
Parénquima axial	D, V, A, C, B, M	V, A, C, B	V, M	A, C, BM, V	Escaso P, V, A, C; A, D, BM	Escaso M, V, U, A a C, $\approx$ D	
Radios	Seriación y Tipos	1 a 10 seriado, He	2 a 10 seriado, Ho	1 a 10 seriado, He	Uni a multiseriados, He	Multiseriados (1 a 10), He	Uniseriados, $\approx$ uniser. con células agregadas
	Densidad	7 a 12	4 a 12	4 a 12	5 a 20	7 a 8	9 (7-14)
	Cristales prismáticos	Parénquima axial	En radios, en parénquima axial	Ausente	En parénquima axial y radios	En radios particularmente y escasos en parénquima axial	Dudosamente ausente
	Nº de células en Parénquima axial septado	3 a 8	3 a 4	2 a 4	2 a 8	2 a 8	4 a 8
	Canales axiales	Presentes	Presentes	Presentes	En algunas sp.	Presentes	Presentes
Distribución geográfica	África	sur de Asia y Pacífico	América del Sur	África	Argentina	Argentina	

**TABLA IV.20.** Comparación de los especímenes fósiles *Xilotipo 12* gen. nov. sp. nov. y *Xilotipo 13* gen. nov. sp. nov. con los géneros del clado *Prioria* s.s. (datos tomados de Metcalfe & Chalk, 1950; Normand & Paquis, 1976; Baretta-Kuipers, 1981; Cevallos-Ferriz & Barajas-Morales, 1994; Fougère-Danezan *et al.*, 2010). Referencias Parénquima axial D = difuso; V = vasicéntrico, C = confluyente; B = bandeando, M = marginal, BM = bandas marginales, A = aliforme, U = unilateral.

La Tabla IV.20 muestra la homogeneidad en cuanto a los caracteres de la madera de los géneros actuales con el material bajo estudio. Las semejanzas se observan en la porosidad difusa, las placas de perforación simples, las medidas de vasos (diámetro promedio, densidad, longitud), las fibras no septadas, el tipo de radios, siendo de 1 a 3 seriados, en la presencia y disposición de cristales prismáticos

en el parénquima axial. En algunas especies de los géneros *Gossweilerodendron* y *Oxystigma* se describen cristales en fibras y en radios respectivamente.

La presencia de parénquima axial septado es un carácter común del grupo *Prioria*, solo difiere en el número de célula siendo hasta 8 células en *Gossweilerodendron* y *Oxystigma* y menores a 4 células en los otros géneros (Pearson & Brown, 1932; Detienne & Jacquet, 1983; Gasson *et al.*, 2003).

En cuanto al parénquima axial existen muy pequeñas diferencias aunque básicamente todos son del tipo paratraqueal vasicéntrico, aliformes, algunos confluentes a bandeados formados por más de cuatro células y apotraqueal con bandas marginales. Las puntuaciones intervasculares difieren entre los grupos por el tamaño en *Oxystigma* y *Gossweilerodendron* son pequeñas a muy pequeñas ( $\leq 4 \mu\text{m}$ ) y el resto varía entre pequeñas a medianas (Metcalf & Chalk, 1950; Kribs, 1968; Normand & Paquis, 1976).

*Oxystigma manni* (Spreng.) Harms comparte la gran mayoría de los caracteres anatómicos con el ejemplar CIDPALBO-MEG 106 asignado en este trabajo como *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. Los caracteres diagnósticos son: porosidad difusa, puntuaciones intervasculares pequeñas aunque pueden encontrarse medianas, alterna y ornadas, vasos medianos con una densidad baja, fibras no septadas, paredes delgadas a gruesas, parénquima axial con disposición similar a la muestra en análisis, parénquima axial septado con hasta 8 compartimiento, canales axiales difusos y cristales presentes en parénquima axial.

*Oxystigma oxyphyllum* además de las coincidencias compartidas con *O. manni* se le suman la presencia de cristales prismáticos y depósitos en células de radios lo que la hace afín al material en análisis. En este trabajo se propone como una nueva entidad genérica y afín al género actual *Oxystigma*.

El conjunto de maderas fósil bajo análisis asignadas en este trabajo como *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov., fueron comparados con especies de *Daniellia*. *Daniellia klainei* Pierre ex A. Chevalier y *D. thurifera* Bennett poseen canales pequeños y dispuestos de manera similar, aunque la estructura estratificada y los caracteres de los radios las diferencian con el material fósil. *Xilotipo* 13 es comparable con *Gossweilerodendron*, por la presencia de anillos de crecimiento distinguibles, tamaño de los vasos, tipo y tamaño de puntuaciones intervasculares, tipo de radios, fibras no septadas, ausencia de estructura estratificada, canales axiales con disposición difusa, tipo de parénquima axial y presencia de cristales en parénquima axial (Metcalf & Chalk, 1950; Normand & Paquis, 1976; Baretta-Kuipers, 1981; Cevallos-Ferriz & Barajas-Morales, 1994; Fougère-Danezan *et al.*, 2010).

Con *Gossweilerodendron joveri* Normand ex Aubrev. (Oduma) descrita por Richter & Dallwitz (2000), se diferencia en la presencia de dos tamaños de diámetro de vasos, en los radios que son heterocelulares y multiseriados. En tanto que la especie, *G. balsamiferum* (Verm.) Harms presenta radios homocelulares y homogéneos, diferenciándose solo en presentar mayor porcentaje de radios biseriados.

## Comparación con especies fósiles

Para encontrar afinidad estrecha con un género fósil de la subfamilia Caesalpinioideae se realizó un análisis comparativo dando como resultado una lista muy acotada principalmente integradas por especímenes de América del Sur y una de Asia.

Especies afín a Caesalpinioideae en América del Sur son: *Crudioxylon pinalense* Pons (Bureau & Salard, 1962; Pons, 1980) correspondiente a la edad Plioceno en Colombia; *Crudioxylon brasiliense* Selmeier de la edad Cenozoico? en Maranhã, Brasil (Selmeier, 2004) y *Gleditsioxylon riojana* Martínez y Rodríguez Brizuela de la edad Mioceno en La Rioja Argentina (Martínez & Rodríguez Brizuela, 2011) y *Entrerrioxylon victoriensis* (Brea *et al.* 2012) de Mioceno en Entre Ríos (ver Pujana *et al.*, 2011). Los ejemplares que se estudian en la presente tesis doctoral se suman a la lista antes mencionada, pues la estructura de la madera no llega a ser comparables a nivel genérico ya establecidos, razón por la cual son propuestas como nuevas entidades genéricas y específicas.

Debido a las coincidencias encontradas con *Kingiodendron* Awasthi y Prakash del Mio-Plioceno en Centro-Sur Asia (Awasthi & Prakash, 1986) se elaboró un cuadro comparativo (ver Tabla IV.21) integrando a esta última en conjunto con *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 106) y *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 119, 138, 153 y 156).

	<i>Xilotipo</i> 12	<i>Xilotipo</i> 13	<i>Acrocarpus</i> Yadav 1988	<i>Cynometroxylon</i> Chowdhury y Ghosh 1946	<i>Kingiodendron</i> Harms. 1897	<i>Hopeoxylon</i> Navale emend. Awasthi 1970	<i>Sindoroxyton</i> Lemoigne, Beauchamp y Samuel 1974	<i>Detarioxylon</i> Boureau y Louvet 1970	<i>Copaiferoxylon</i> Lalitha y Prakash 1980
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difuso	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Placa de perforación</b>	Simple	simples	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
<b>PI</b>	alternas, pequeñas (3 a 5), ornadas a simples y poligonales a ovales	Alternas pequeñas a medianas, ornadas	Alternas	Alternas, ornadas, circular a oval, pequeñas (3 a 6 µm)	Alternas, medianas a grandes	Ornadas, pequeñas (4 a 7)	Alternas, medianas a grandes	Alternas	Alternas, medianas a pequeñas
<b>Vasos</b>	solitarios y múltiples radiales	Solitarios 68%		Solitarios y múltiples cortos 2 o 3	Solitarios y múltiples radiales	Solitarios y múltiples cortos 2 o 3	Solitarios y múltiples radiales		Múltiples cortos 2 o 3 y solitarios
	≤200	≤200	≥ 200	≤200		≤200	≤200	≤200	≤200
	≤20	≤20	≤20	6 a 12	≤20	6 a 10	≤5		≤5
	≤ 450	≤ 500	≤350 o ≤ 800	≤350 o ≤ 800	≤350 o ≤ 800	170 a 300	≤350 o ≤ 800	≤350 o ≤ 800	≤350
<b>Fibras</b>	No septadas	No septadas	Septada	No septadas	Simple		Simple	Simple	Simple
<b>Parénqui-ma axial</b>	Escaso P, V, A, C; A, D agregado, BM	Escaso M, V, U, A a C, ≈D	A, C, B, M	P, B, V	V, A, BM	V incomp., A, C, B	A, V, C	V, A, C, BM	V, A, C, BM
<b>Radios</b>	Multiseriados (1 a 10), He	Uniseriados, ≈uniser. con células agregadas 9 (4–14)	1 a 10, He	1 a 3, He	1 a 3, He	1 a 4, Ho a He	1 a 3, He	4 a 10, He	1 a 3, He
	7 a 8		4 a 12	4 a 12	4 a 12	6 a 8	4 a 12	4 a 12	4 a 12
<b>Cristales</b>	R y PA	A, PA?	PA			PA	PA		PA
<b>Canales axiales</b>	Presentes	Presentes			Presentes	Presentes, tangencial	Presentes	Presentes, difusos	Presentes
<b>Origen</b>	Argentina	Argentina	Centro-sur Asia	Centro-sur Asia	Asia	Asia	África		Norte de África
<b>Edad</b>	Pleistoceno	Pleistoceno	Mioceno	Mioceno	Mioceno	Mioceno	Mioceno		Oligoceno

**TABLA IV.21.** Comparación de *Xilotipo* 12 (CIDPALBO-MEG 106) y *Xilotipo* 13 (CIDPALBO-MEG 119, 138, 153 y 156) con los géneros fósiles más afines (datos tomados de Baretta-Kuipers, 1981; Gasson, 1994; Bank & Gasson, 2000; Fougère-Danezan *et al.*, 2007, 2010; Melandri & Espinoza de Pernía, 2009). Referencias PI = puntuaciones intervasculares; Presencia de Cristales en, R = radios; PA = parénquima axial D = difuso; V = vasicéntrico, C = confluyente; B = bandeando, M = marginal, BM = bandas marginales, A = aliforme, U = unilateral.

El género fósil *Entrerrioxylon* fue definido por Lutz (1981) y asignado a la subfamilia Papilionoideae o Faboideae con afinidad a *Cystisus* L. y *Genista* L., dos géneros dentro de la tribu Genisteeae. Recientemente, el holotipo fue reestudiado y transferido a la subfamilia Caesalpinioideae - tribu Detarieae *s.l.*- por Brea *et al.* (2012) basándose en la presencia de canales intercelulares axiales, cristales en células de los radios, estructura estratificada parcial de los radios y por el espesor de las fibras. Los materiales fósiles estudiados en este trabajo se diferencian de *Entrerrioxylon* por la ausencia de vasos de dos tamaños y coinciden en el tipo y distribución de los canales axiales, aunque esta semejanza no es suficiente para asignarlo a este género.

*Kingiodendron* y *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (este trabajo) difieren de *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov. porque ambos poseen radios heterocelulares y multiseriados, además *Xilotipo* 12 se aleja aún más al presentar puntuaciones intervasculares pequeñas a diminutas, cristales prismáticos en radios y canales axial de tamaño mediano, similares a los vasos (Awasthi & Prakash, 1986; Brea *et al.*, 2012; Guleria *et al.*, 2001). Particularmente la especie *Kingiodendron prepinnatum* se diferencia de *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. por la estratificación parcial de los radios, las puntuaciones intervasculares pequeñas y los cristales en radios de esta última.

A partir de este análisis se propone un nuevo género fósil *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 119, 138, 153 y 156) por su estrecha afinidad al género actual *Gessweilrodendron* y *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 106) por su afinidad con la especie actual *Oxystigma oxyphyllum*.

Género *Peltophoroxylon* (Ramanujam, 1960) Müller-Stoll y Mädél 1967

**Especie tipo** *Peltophoroxylon variegatum* (Ramanujam) Müller-Stoll y Mädél 1967

*Peltophoroxylon uruguayensis* Ramos, Brea y Pardo 2014

**Figura IV.54. 1–17; Figura IV.55. 1-18**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 111, CIDPALBO-MIC 1368 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Colonia Ayuí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 148, CIDPALBO-MIC 1571 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

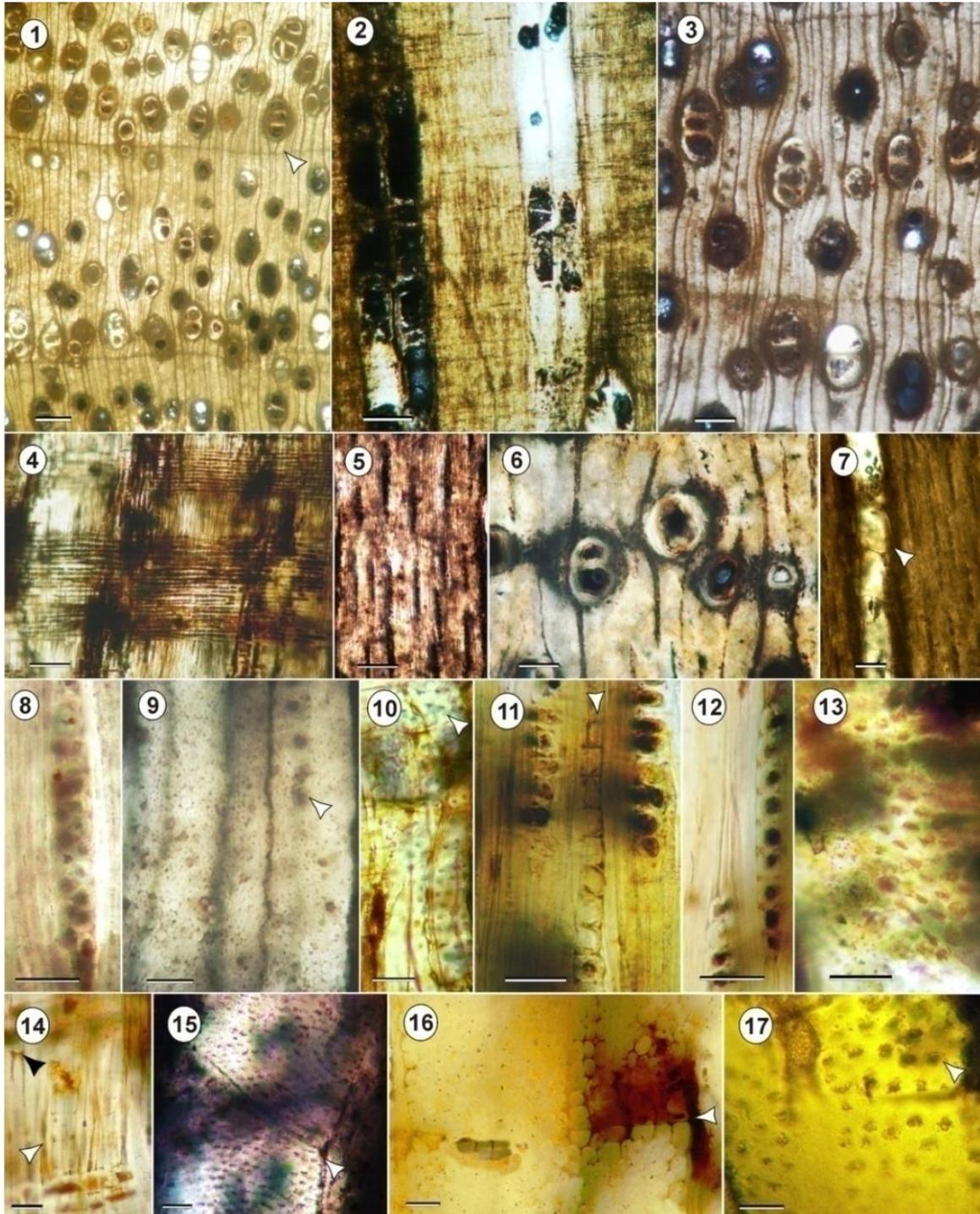
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Subfamilia Caesalpinioideae, tiene una marcada afinidad con el género actual *Peltophorum* (Vog.) Benth., a nivel específico comparte un gran número de caracteres con *Peltophorum dubium* (Spreng.) Taub.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por células de parénquima axial en bandas marginales (Fig. IV.54. 1). Porosidad difusa, predominan los vasos solitarios (50%) y en series múltiples radiales de 2–4 elementos (46%) y agrupados (4%), de contorno circular a oval medianos a pequeños (Fig. IV.54. 1, 5; IV.55. 1, 4), diámetro tangencial promedio de 127 (76–190)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 130 (57–190)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 11 (7–15)  $\mu\text{m}$ , siendo delgadas. Densidad promedio de vasos de 15 (12–18) por  $\text{mm}^2$ . Se observan partículas y depósitos oscuros (gomas o mucilagos?) y/o tilosis en el lumen de los vasos (Fig. IV.55. 4–6). Radios numerosos, de 15 (13–18) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico completo e incompleto aliforme y escaso, en ocasiones confluyente formando pequeñas bandas discontinuas uniendo dos o tres elementos de vaso (Fig. IV.54. 5, 8; IV.55. 4, 6), parénquima axial apotraqueal difuso y escaso (Fig. IV.39. 1, 6). Fibras dispuestas irregular (Fig. IV.54. 6), diámetro promedio de 12 (8–15)  $\mu\text{m}$ , espesor promedio de la pared 4 (2–5)  $\mu\text{m}$ , son gruesas.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso. Placas de perforación simples con tabiques horizontales y unos pocos apenas oblicuos (Fig. IV.54. 4, 10; IV.55. 3, 5), sin apéndices, con una longitud promedio de 205 (101–266)  $\mu\text{m}$ , siendo relativamente cortos. Puntuaciones intervasculares alternas, ornadas y pequeñas con un diámetro promedio de 6 (4–8)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.54. 10; 55. 10, 12). Radios homogéneo del tipo II de Kribs, predominan los biseriados (70%) y uniseriados (30%), muy delgados con un ancho promedio de 17 (10–25)  $\mu\text{m}$ , son relativamente bajos, altura promedio de 210 (140–305)  $\mu\text{m}$  y de 18 (10–26) expresada en número de células (Fig. IV.54. 2, 3, 9; IV.55. 3, 7–9, 11). Fibras no septadas y septadas, estas últimas muy escasas (Fig. IV.54. 13, 15). Presenta parénquima axial septado conformado con hasta 4 células con cristales prismáticos, uno por cada célula (Fig. IV.54. 7, 11; IV.55. 8, 11).

En corte longitud radial, los radios son homocelulares constituido exclusivamente por células procumbentes (Fig. IV.54. 4), que en su interior presentan elementos de naturaleza dudosas posiblemente cristales diminutos amorfos y contenidos oscuros (Fig. IV.55. 2, 9).



**FIGURA IV.54.** *Peltophoroxylon uruguayensis* Ramos, Brea y Pardo (CIDPALBO-MEG 111). **1**, vista general donde se observan los anillos de crecimientos demarcado por parénquima axial terminal (flecha) y disposición y tipos de vasos; **2**, vista general de elementos de vasos con tilosis y placa de perforación simple; **3**, detalle de vasos solitarios y en serie múltiples radiales; **4**, detalle de radios homocelulares compuestos exclusivamente por células procumbentes; **5**, vista general de radios uniseriados y biseriados; **6**, detalle de parénquima axial confluyente y vasicéntrico, vasos solitarios y múltiples radiales cortos; **7**, elemento de vasos cortos con tabique rectos a levemente oblicuos; **8**, detalle de radio biseriado con depósitos; **9**, detalle de fibras no septadas y parénquima axial difuso (flecha); **10**, detalle de puntuaciones radiovasculares similares a las puntuaciones intervasculares pero de menor tamaño; **11**, detalle de radios con depósitos oscuros y parénquima axial seriados con un cristal en cada célula (flecha); **12**, detalle de radio uniseriado con depósitos; **13**, puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ornadas; **14**, detalle de fibras no septadas (flecha negra) y septadas, y parénquima septado (flecha blanca); **15**,

puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, tabiques de vaso levemente oblicua (flecha); **16**, detalle de parénquima axial marginal (flecha) y disposición de fibras; **17**, detalle de puntuaciones intervasculares. Corte transversal: 1, 3, 6, 9, 16; Corte longitudinal tangencial: 5, 7, 8, 11-13, 15, 17; Corte longitudinal radial: 2, 4, 10, 14. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu$ m; 1, 3 = 200  $\mu$ m; 4, 5, 6 y 7 = 100  $\mu$ m; 8-12, 14-16 = 20  $\mu$ m; 13, 17 = 10  $\mu$ m.



**FIGURA IV.55. *Peltophoroxylon uruguayensis* (CIDPALBO-MEG 148).** 1, vista general donde se observan la disposición de los vasos, el parénquima axial y los anillos de crecimiento (flecha); 2, detalle de radios homocelulares constituidos por células procumbentes; 3, vista general del trayecto de los elementos de vasos y la disposición de los radios; 4, detalle de radios solitarios y vasos múltiples radiales con tilosis en su interior; 5, punteaduras intervasculares y tabiques oblicuos; 6, detalle de parénquima axial aliforme y confluyente; 7, predominio de radios uniseriados y parénquima septado; 8, detalle de radios uniseriados y parénquima septado con cristal prismático (flecha); 9, detalle de radio biseriado con depósitos oscuros; 10, detalle de puntuaciones

intervasculares areoladas y alternas; **11**, detalle de parénquima septado con más de 8 septos (flecha); **12**, detalle de tabique y puntuaciones intervasculares areoladas y alternas. Corte transversal: 1, 4, 6; Corte longitudinal tangencial: 3, 5, 7--12; Corte longitudinal radial: 2. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 3, 4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2, 5–7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8–12 = 20  $\mu\text{m}$ .

El material CIDPALBO-MEG 111 y CIDPALBO-MEG 148 poseen características anatómicas casi idénticas. Por este motivo fueron asignados al mismo taxón. Las pequeñas diferencias encontradas son en la cantidad de septos en el parénquima, siendo hasta 16 en la muestra CIDPALBO-MEG 148 y hasta 8 en CIDPALBO-MEG 111. Estas pequeñas diferencias fueron consideradas como variaciones intraespecíficas.

### Comparación con especies actuales

Para determinar la relación con el pariente actual más cercano, los materiales fósiles fueron comparados con géneros de Caesalpinioideae de la región Neotropical de América del Sur y en regiones continentales que constituían el antiguo supercontinente Gondwana.

Los principales caracteres diagnóstico del material fósil son radios uni y biseriados predominantes, el parénquima axial aliforme, vasicéntrico, confluyente y escaso, el parénquima seriado constituido por numerosas células y la presencia de cristales en células del parénquima axial.

La base de datos *InsideWood* fue utilizada para buscar y obtener una lista de las especies actuales del Nuevo Mundo con la siguiente combinación de características que se producen en la madera fósil: 5p 6a 7a 8a 9a 10a 11a 12a 14a 13p 22p 29p 30p 24a 27a 79p 80p 83p 89p 97p 92p 104p 118a 120a 136p 142p 164a 168a 171a 175a 178a 181a con 0 de error permitido (ver codificación en *IAWA Committee*, 1989). Según los resultados de esta búsqueda, las maderas fósiles se compararon con los siguientes taxones: *Albizia* spp. se diferencia en el tamaño de las punteaduras intervasculares, el espesor de la pared de las fibras, el número de células por serie de parénquima y el ancho de los radios; *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb. tiene cristales en las fibras (Evans *et al.*, 2006); *Inga rubiginosa* (Rich.) DC. e *Inga splendens* Willd. Por tener fibras exclusivamente septadas (Evans *et al.*, 2006); *Leucaena canescens* Benth. tiene vasos de dos clases distintas de diámetro, con tendencia a la disposición en bandas tangenciales y fibras septadas; *Marmaroxylon* spp. y *Senna galeottiana* H.S. Irwin y Barneby, por el tamaño de las punteaduras intervasculares y el tipo de parénquima axial; *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan tiene radios heterocelulares y/o homocelulares; *Prosopis juliflora* (Sw.) DC. tiene radios más grandes comúnmente de 4 a 10-seriados; *Dicymbe bernardii* R.S. Cowan tiene radios homocelulares y heterocelulares con cristales prismáticos en células de los radios erectas y/o cuadradas; *Melanoxylon* Brauna Schott tiene estratificación parcial en parénquima axial y/o vasos y/o en los radios.

Además, tres especies de *Caesalpinia* americanas (Detienne & Jacquet, 1983) fueron comparadas con el material fósil: *C. echinata* Lam, *C. cacalaco* Humb. et Bonpl. y *C. pulcherrima* (L.) Sw.

mostraron algunas similitudes con el fósil estudiado. *Peltophoroxylon uruguayensis* difiere de *Caesalpinia echinata* porque en esta especie existentes radios generalmente estratificados y cristales prismáticos en células procumbentes de los radios (Detienne & Jacquet 1983). *Caesalpinia cacalaco* difiere porque tiene cristales prismáticos en las células erectas marginales de los radios, en el número de vasos por mm<sup>2</sup>, y en la longitud de los elementos de vaso (>350 m) (Gasson *et al.* 2009; *InsideWood* 2004-en adelante). *Caesalpinia pulcherrima* tiene vasos en serie múltiples radiales con  $\geq 4$  elementos, elemento de vaso con longitudes  $\geq 350$  m, y radios heterocelulares (Gasson *et al.* 2009).

*Peltophorum* es el género más afín por compartir muchos caracteres anatómicos con *Peltophorum dubium* descrito por Tortorelli (1956), Kribs (1968), Detienne & Jacquet (1983), Nardi Berti & Edlmann Abbate (1992), *InsideWood* (2004-en adelante) y Pardo (2012). La lista de los caracteres compartidos son los siguientes: porosidad difusa, vasos solitarios y en múltiples radiales, depósitos oscuro en muchos vasos, punteaduras intervasculares pequeñas y medianas, alternas, ornamentadas, con aberturas lenticulares, puntuaciones radio-vasculares similares a las puntuaciones intervasculares, placas de perforación exclusivamente simple, parénquima axial vasicéntrico, aliforme, confluyente y marginal, presencia aunque rara de parénquima axial apotraqueal, parénquima septado con 3–4 células, radios principalmente biseriados y rara vez uniseriados, homocelulares y cristales prismáticos en cámaras del parénquima axial.

## Comparación con especies fósiles

El material fósil fue comparado con 11 géneros fósiles de la subfamilia Caesalpinioideae: *Caesalpinioxylon* (19 especies; Schenk 1888); *Cynometroxylon* (14 especies; Chowdhury y Ghosh 1946); *Zollernioxylon* (2 especies, Sur América, Pleistoceno; Mussa 1959); *Pahudioxylon* (22 especies; Chowdhury *et al.* 1960); *Afzelioxylon* (5 especies; Louvet 1965); *Copaiferoxylon* (8 especies; Müller-Stoll y Mädél 1967); *Pterogynoxylon* (1 especie, Sur de India, Cenozoico; Müller-Stoll y Mädél 1967); *Cassinium* (16 especies; Prakash 1973); *Acrocarpoxylon* (2 especies, Asia Central, Mioceno; Gottwald 1994); cf. *Hymenolobium* (1 especie, Sur América, Mioceno; Pons y Franceschi 2007) y *Peltophoroxylon* (6 especies; Müller-Stoll y Mädél 1967).

*Caesalpinioxylon* Schenk 1889 – África, Europa, Mioceno - se distingue por tener vasos medianos a cortos, vasos principalmente solitarios, parénquima axial vasicéntrico, aliforme, confluyente y bandeado, radios generalmente uniseriados y heterocelulares, con estructura estratificada en los radios (Schenk, 1890; Müller-Stoll & Mädél, 1967). *Cynometroxylon* Chowdhury y Ghosh 1946 tiene radios 1 a 3 seriados y heterocelulares usualmente estratificado (Chowdhury & Ghosh, 1946). *Zollernioxylon* difiere por presentar parénquima axial bandeado y estructura estratificada en radios y en parénquima axial (Mussa, 1959). *Pahudioxylon* difiere por presentar vasos en serie múltiples de  $\leq 10$  elementos, y radios predominantemente biseriados o triseriados (Chowdhury *et al.* 1960). *Afzelioxylon* tiene fibras septadas y

estratificación en los radios, parénquima axial y elementos de vasos (Louvet, 1965). *Copaiferoxylon* difiere con el leño fósil en estudio por presentar canales axiales. *Pterogynoxylon* presenta cristales en radios y estructura estratificada en el parénquima axial, características no observadas en el material descrito aquí (Ramanujam, 1960) (Müller-Stoll & Mädler, 1967).

En contraste, *Cassinium* presenta radios de 1-4 (generalmente 3-4) seriados, homocelulares y levemente heterocelulares y ocasionalmente presentan estratificación (Prakash, 1973).

*Acrocarpoxylon* presenta radios heterocelulares y cristales prismáticos en células verticales radios y parénquima axial (Gottwald, 1994). cf. *Hymenolobium* básicamente se diferencia en presentar cristales en fibras y parénquima axial bandeado (Pons & Franceschi, 2007).

La estructura de la madera fósil coincide con los caracteres del género *Peltophoroxyton* (Ramanujam, 1960; Müller-Stoll & Mädler, 1967). Los caracteres diagnósticos de este género son: vasos solitarios y múltiples radiales, de diámetro mediano en sección transversal y cortos, placas de perforación simples, parénquima axial vasicéntrico, aliforme ocasionalmente confluyente y en bandas marginales, radios homocelulares y raramente heterocelulares con una hilera de células verticales marginales, 1-5 seriados, parcialmente estratificado y fibras septadas (Ramanujam, 1960; Müller-Stoll & Mädler, 1967).

Se comparó con seis especies fósiles descritas de *Peltophoroxyton* con el material en análisis, y difiere de los previamente descritos:

*Peltophoroxyton indicum* (Central Asia del Sur, Mioceno, Müller-Stoll y Mädler 1967) y *Peltophoroxyton embergeri* (África tropical continental, Mioceno; Lemoigne 1978) tienen radios multiseriados comúnmente más de 4-seriado. Los radios relativamente anchos en los fósiles de Asia y África podrían indicar que no pertenecen a *Peltophoroxyton*. *Peltophoroxyton variegatum* (Central Asia del Sur, Mioceno, Müller-Stoll y Mädler 1967) y *Peltophoroxyton parenchymatosum* (Sudeste de Asia y el Pacífico, Mioceno; Kramer 1974) tienen radios heterocelulares y estratificados. La última especie es un sinónimo de *Cassinium parenchymatosum* (Kramer, 1974; Guleria *et al.*, 2001).

*Peltophoroxyton cassioides* (Central Asia del Sur, Mioceno, Prakash y Awasthi 1969) tiene radios 1-3 seriados y ausencia de parénquima axial marginal. *Peltophoroxyton ferrugineoides* (Central Asia del Sur, del Mioceno; Bande y Prakash 1980) tiene radios exclusivamente uniseriados y fibras septadas.

## Discusión

La Subfamilia Caesalpinioideae (Leguminosae) presenta aproximadamente 2.800 especies incluidas en 154 géneros (Lewis *et al.*, 2005; Bortoluzzi *et al.*, 2007). Se trata de un grupo pantropical que ocupa el más variado de los hábitats gracias a sus estructuras tanto anatómicas como vegetativas (Biondo *et al.*, 2005). Tiene la particularidad de presentar una gran variabilidad intergenérica, inter e intraespecífica caracterizados por sus números cromosómicos. Bortoluzzi *et al.* (2007) sugiere que la poliploidía fue tal vez un evento importante en la diversificación temprana del grupo, y que el

surgimiento de diploidías resulta ser un mecanismo precursor para la variación del número de cromosomas (Fougère-Danezan *et al.*, 2009).

*Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. y *Xilotipo* 13 gen. nov. y sp. nov. que fueron asignados a la tribu Detarieae, la más rica en número de géneros y especies constituida por 84 géneros la mayoría nativos de África y en menor número presentes en América del Sur y Asia. Una de las características distintivas de esta tribu, respecto a la estructura anatómica del xilema secundario, en comparación con la tribu Cassieae, es la presencia de puntuaciones intervasculares ornadas, ausente en esta última en los géneros *Cercis* L., *Griffollia* Baill., *Baullinia* L., *Brenierea* Humbert, entre otros caracteres diagnósticos (Quirk & Miller, 1985). Melandri & Espinoza de Pernía (2009) compararon las tribus Detarieae con Caesalpinieae de Venezuela, describiendo a las primeras con canales intercelulares axiales, radios heterocelulares predominantemente uniseriados, cristales prismáticos comunes en células de los radios coincidiendo con las características encontradas en los leños fósiles analizados.

Dentro de la Subtribu Detariina (Tribu Detarieae *s. l.*) existen 5 clados formado por *Daniellia*, *Prioria*, *Hymenaea*, *Eperua* y *Detarium* (Fougère-Danezan *et al.*, 2010).

El grupo *Prioria*, fue reunido por compartir caracteres vegetativos y reproductivos tales como ausencia de almidón en cotiledones, flores apétalas, ovario uniovular y canales axiales difusos en las maderas (Léonard, 1999; Bruneau *et al.*, 2001; Banks, 2003; Gasson *et al.*, 2003; Fougère-Danezan *et al.*, 2009, 2010). Según Fougère-Danezan *et al.* (2007, 2010) se distribuye casi en su totalidad en áreas reducidas en África.

No obstante, dentro de las especies que integran la subfamilia Caesalpinioideae los géneros *Copaifera* L., *Brandzeia* Baillon, *Daniellia* Benth., *Detarium* Jussieu, *Eperua* Aublet, *Gossweilerodendron* Harms, *Kingiodendron* Harms, *Oxystigma* Harms, *Prioria* Griseb., *Pseudosindora* Symington, *Sindoropsis* Jean Léonard y *Sindora* Miquel (tribu Detarieae *s.l.* sensu Fougère-Danezan *et al.*, 2010) presenta canales axiales en su estructura xilemática.

Los géneros *Prioria*, *Daniellia*, *Oxystigma*, *Gossweilerodendron* y *Kingiodendron* tiene canales axiales con distribución difusa (Banks & Gasson, 2000). De este grupo *Oxystigma* y *Gossweilerodendron* son los géneros más afines con las especies fósiles descritas en este trabajo. Además ambas poseen una estructura anatómica comparable una de la otra (Baretta-Kuipers, 1981; Léonard, 1950a, 1950b, 1999).

Características destacables como tamaño y tipo de puntuaciones intervasculares, tipo de radios, presencia y disposición de canales axiales, disposición y tipo de parénquima axial, cristales prismáticos en radios parénquima axial como la presencia de parénquima axial septados son características que delimitan *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 106) comparable al género actual *Oxystigma* descrito por Banks & Gasson (2000) constituidos por especies nativas del sector norte y oeste de África.

No hay registros de *Peltophoroxydon* para América del Sur, aunque si en la franja pantropical del mundo, como *P. borooahi* (Prakash) Prakash y Awasthi 1969 – correspondiente al Centro-Sur de Asia, del Mioceno. *P. cassioides* Prakash y Awasthi – del Centro-Sur de Asia, Neógeno. *P. ferrugineoides*

Bande y Prakash 1980 - correspondiente al Centro-Sur de Asia, del Mioceno. *P. indicum* (Ramanujam)  
 Muller-Stoll y Madel 1967 - Centro-Sur de Asia, del Mioceno-Plioceno. *P. parenchymatosum* Kramer  
 1974 - Centro-Sur de Asia, del Mioceno-Plioceno. *P. variegatum* (Ramanujam) Muller-Stoll y Madel  
 1967 - Centro-Sur de Asia, del Mioceno-Plioceno. *P. embergeri* Lemoigne 1978 – correspondiente a las  
 áreas tropicales de África. Al realizar el análisis comparativo entre estas y el material en análisis se  
 encontraron diferencias significativas.

#### SUBFAMILIA PAPILIONOIDEAE Juss. o FABOIDEAE Rudd.

Papilionoideae o Faboideae es la subfamilia más amplia en números de especies de las Fabaceae, y se extiende por todos los continentes excepto las regiones árticas (Lewis *et al.*, 2005).

Este grupo se caracteriza por poseer anillos de crecimiento generalmente demarcados, a menudo los vasos presentan engrosamientos helicoidal y la porosidad circular es más frecuente que en las otras subfamilia. Los radios generalmente son uni a triseriados y heterocelulares, predominan en la mayoría de sus especies parénquima axial terminal. Es frecuente el parénquima fusiforme y cadenas cristalíferas con hasta 11 células, fibras raramente septadas y estructuras estratificadas completas e incompletas (Cozzo, 1951, Baretta-Kuipers, 1981).

Género *Holocalyxylon* Brea, Zucol y Patterer 2010

**Especie tipo** *Holocalyxylon cozzoi* Brea, Zucol y Patterer 2010

*Holocalyxylon cozzoi* Brea, Zucol y Patterer 2010

#### Figura IV.56. 1-17

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 150, CIDPALBO-MIC 1573 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

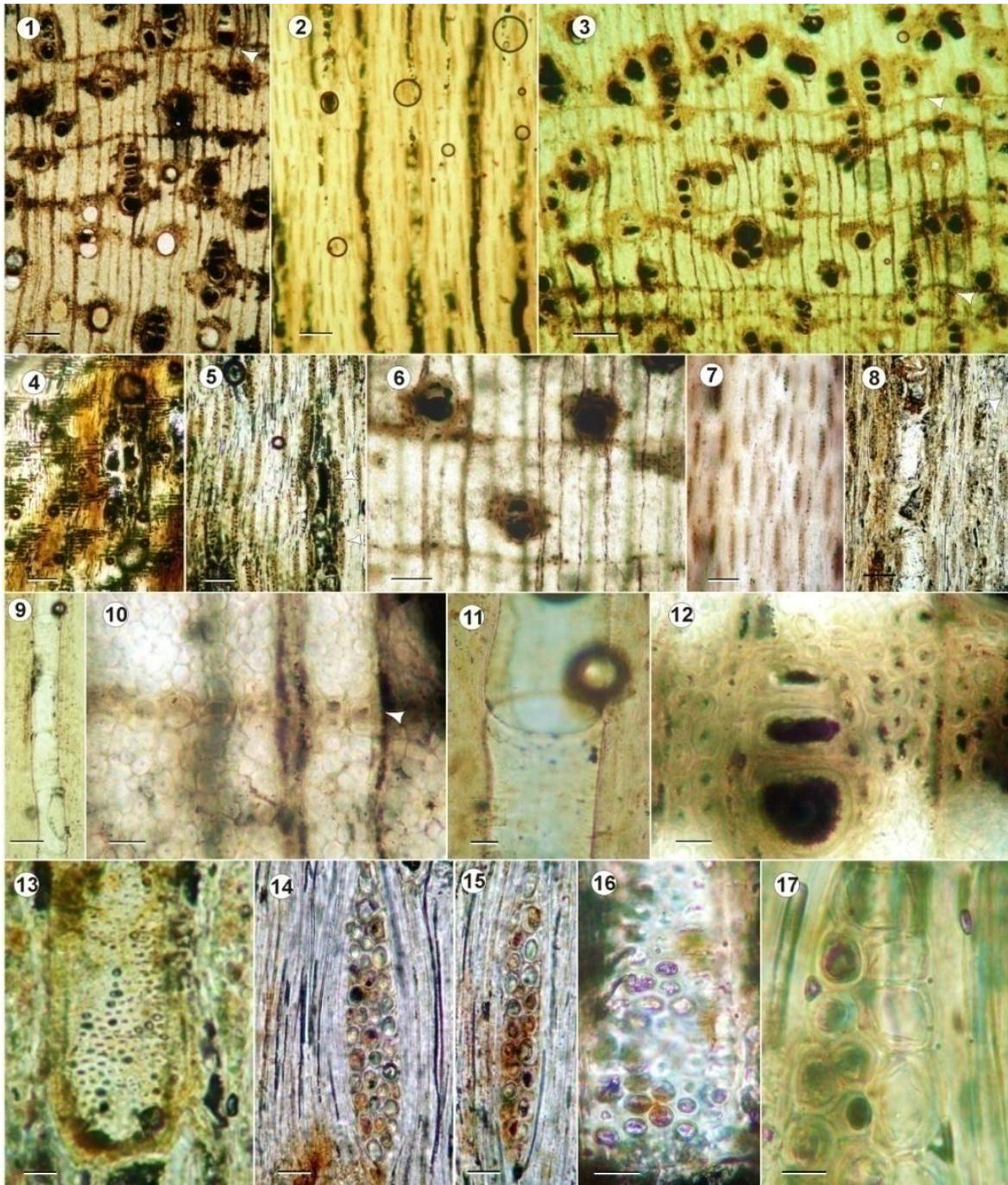
**Afinidad botánica.** Afín a *Holocalyx* Micheli.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento levemente demarcados por parénquima axial marginal, porosidad difusa, vasos sin patrón de distribución a levemente diagonal, predominan los solitarios (71%) de contorno oval a circular, y en serie múltiples radiales de 2 (9%) de 3 (15%) y escasos de más de 4 elementos y agrupados (3%) (Fig. IV.56. 1, 3). Diámetro tangencial promedio de 83 (53–101)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 82 (38–127)  $\mu\text{m}$ , espesor de pared promedio de 7–11  $\mu\text{m}$ , relativamente delgadas. Densidad promedio de vasos de 16 (12–23) por  $\text{mm}^2$ . Vasos con depósitos oscuros (Fig. IV.56. 2, 4). Radios numerosos, de 13 (10–16) por  $\text{mm}$  lineal. Fibras poligonales a ovales, con disposición irregular, diámetro promedio de 15 (10–18)  $\mu\text{m}$ , paredes muy gruesas (Fig. IV.56. 4, 7).

Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico completo e incompleto, aliforme y confluyente a bandeados y apotraqueal marginal formado por bandas delgadas que no superan las 7 células de espesor (Fig. IV.56. 1, 3, 4, 7).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con trayecto levemente sinuoso, longitud promedio de 178 (150–200)  $\mu\text{m}$ , cortos. Placas de perforación simples con tabiques levemente oblicuos a rectos (Fig. IV.56. 8, 9, 11, 13). Puntuaciones intervasculares ovals y alternas, diámetro promedio de 4–8  $\mu\text{m}$ , pequeñas (Fig. IV.56. 10). Radios homogéneo, predominan los biseriados (60%), escasos los triseriados (30%) y raros los uniseriados (10%), altura promedio de 168 (55–241)  $\mu\text{m}$  y de 11 (5–17) expresada en número de células, ancho promedio de 28 (15–43)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.56. 6, 8, 9). Puntuaciones radio-vasculares similares a las puntuaciones intervasculares. Fibras no septadas. Cámaras cristalíferas en células de parénquima radial (Fig. IV.56. 9). Se observa estratificación en radios y elemento de vasos, probablemente el parénquima axial podría estar estratificación (Fig. 56. 2, 7).

En corte longitudinal radial se observan radios homocelulares constituidos exclusivamente por células procumbentes (Fig. IV.56. 2, 5, 10).



**FIGURA IV.56.** *Holocalyxylon cozzoi* Brea, Zucol y Patterer (CIDPALBO-MEG 150). **1**, vista general mostrando parénquima axial, anillos de crecimiento y porosidad difusa; **2**, vista general de trayecto de vasos y disposición de radios; **3**, detalle de agrupamiento de vasos y parénquima axial marginal delimitando los anillos de crecimiento (flecha); **4**, detalle de radios homocelulares formados por células procumbentes y vasos con depósitos oscuros; **5**, vista general de disposición estratificada de radios y elementos de vasos; **6**, detalle de disposición de vasos y anillos de crecimiento; **7**, detalle de radios delgados y cortos; **8**, detalle de radios e hilera de cristales prismáticos en parénquima axial; **9**, detalle de elemento de vasos con placas de perforación simples y tabiques levemente oblicuos; **10**, detalle de parénquima axial marginal (flecha) y fibras con paredes gruesas; **11**, detalle de placa de perforación simple y tabique recto; **12**, detalle de vasos múltiple radiales de 3 elementos y parénquima axial vasicéntrico; **13**, disposición alternas de puntuaciones intervasculares; **14** y **15**, detalle de radios tri y biseriados; **16**, detalle de puntuaciones intervasculares ornadas?; **17**, detalle de cristales prismáticos en parénquima. Corte transversal: 1, 3, 6, 10, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 7--9, 11, 13--17; Corte longitudinal radial: 4. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-9 = 100  $\mu\text{m}$ ; 10 - 15 = 20  $\mu\text{m}$ ; 16, 17 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

La anatomía particular del leño fósil de la Formación El Palmar es comparable a numerosas especies que se agrupan en la Tribu Swartzieae de las Papilionoideae, el grupo se caracteriza por estar constituido por vasos pequeños a medianos (48–274  $\mu\text{m}$ ), numerosos a muy numerosos por  $\text{mm}^2$ , puntuaciones intervasculares de pequeñas a grandes (4–10  $\mu\text{m}$ ), radios homocelulares a heterocelulares con 1–2 hileras de células erectas, con un ancho de 1 a 4 células en su mayoría 2–3 seriados; altura entre 160 a 617  $\mu\text{m}$ , número de radios por mm lineal generalmente de 6 a 16, radios con o sin estratificación, parénquima axial aliforme y apotraqueal con banda marginal o irregularmente bandeado con 1 a 2 células a más de 5 células de ancho y presencia de parénquima septado (Angyalossy-Alfonso & Miller, 2002; Espinoza de Pernía & León, 2002).

Según Angyalossy-Alfonso & Miller (2002), las características que destaca a la tribu son el tamaño de las puntuaciones intervasculares, las características del parénquima septado, ancho y frecuencia de radios, y tamaño de vasos.

Dentro de este grupo *Holocalyx* es el género que comparte muchas características con el material estudiado parénquima axial con bandas angostas interrumpidas, vasicéntricas confluentes; estructura parcialmente estratificada en radios y elementos de vasos, fibras no septadas con paredes gruesas, y radios homocelulares bi y triseriados (Cozzo, 1951; Müller-Stoll & Mädler, 1967; Martínez-Cabrera *et al.*, 2006).

En la tabla IV.22 se muestran las características anatómicas de la especie actual *Holocalyx balansae* P. Micheli descrita por Tortorelli (1956), la especie fósil *Holocalyxylon cazzoi* (Brea *et al.* 2010) y el ejemplar CIDPALBO-MEG 150 asignado en este trabajo a *Holocalyxylon cazzoi*.

		<i>Holocalyoxylon cozzoi</i> Brea et al., 2010	<i>Holocalyx balansae</i>	<i>Holocalyoxylon cozzoi</i> este trabajo
	<b>Anillo de crecimiento</b>	Demarcado, por parénquima marginal	Indistinto	Demarcado, por parénquima marginal
	<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Vasos</b>	Agrupación	Solitarios (47%), en serie múltiples 2–5 (48%) y agrupados (5%)	Solitarios (47%), en serie múltiples 2–5 (48%) y agrupados (5%)	Solitarios (70%), en serie múltiples 2–5 (27%) y agrupados (3%)
	DT	65 (72–110)	50–100	83 (53–101)
	DR	65 (41–151)		82 (38–127)
	Densidad	11 (7–17)	5–40	16 (12–23)
	Long	235 (136–300)	≤350	178 (150–200)
	PI	7 (5–10)	4–7	4–8
		Alternas, ornadas	Alternas, ornadas	Alternas, ornadas
<b>Fibras</b>	Tipo	No septadas	No septadas	No septadas
	Diametro	14 (9–17)		15 (10–18)
	<b>Parénquima axial</b>	Apotraqueal marginal, aliforme a confluyente, a bandeado	Paratraqueal unilateral, confluyente, en bandas con más de 3 células de ancho	Apotraqueal marginal, y vasicéntrico, aliforme y confluyente a bandeados formados por 1 a 7 células de ancho
<b>Radios</b>	Tipo	Ho	Ho	Ho
	Seriación	Biseriados (78%), tri (13%), uniseriado (9%)	1–3	Biseriados (60%), tri 30%, uniseriado 10%
	Densidad	10 (8–12)	≤16	13 (10–16)
	Ancho	31 (14–41)		28 (15–43)
	Altura	189 (102–286)		168 (55–241)
	Nº de Cel.	11 (4–20)		11 (5–17)
	<b>Estratificación</b>	En radios	En radios	En radios y elemento de vasos
	<b>Cristales</b>	En parénquima	En parénquima	En parénquima

**TABLA IV.22.** Comparación del espécimen fósil en análisis con *Holocalyoxylon cozzoi* y *Holocalyx balansae* (datos tomados de Tortorelli, 1956; Brea et al., 2010). Referencias DT = diámetro tangencial, DR = diámetro radial; PI = puntuaciones intervasculares.

## Comparación con especies fósiles

El material fósil fue comparado con géneros fósiles con cierta afinidad tanto anatómica como taxonómica con la finalidad de corroborar la asignación del leño fósil al género *Holocalyxylon*. Con *Swartzioxylon* del Mioceno del Mediterráneo y norte de África, se diferencia principalmente en las fibras

septadas y en los radios que son predominantemente uniseriados (Delteil-Desneux, 1981), *Andiroxylon* del Mioceno de México y América Central, se diferencia en la presencia de radios heterocelulares (Martínez-Cabrera *et al.*, 2006) que frecuentemente son de 1 a 4 células de ancho como ocurre en *Andiroxylon cinnamomeus*. *Dalbergioxylon* Ramanujam del Mioceno de Asia, difiere en el tipo de radios y en la presencia de cristales radios (Ramanujam, 1960). *Zollernioxylon* Mussa (1959) del Plioceno-Pleistoceno de Brasil, se diferencia por tener vasos grandes, baja densidad de vasos por mm<sup>2</sup> y radios relativamente más bajos.

Según Brea *et al.* (2010) *Holocalyxylon cazzoi*, hallado en la Formación El Palmar en la localidad fosilífera Santa Ana, se caracteriza por presentar porosidad difusa, vasos frecuentemente solitarios, aunque también se observan múltiples radiales y raramente agrupados, de tamaño pequeño a medianos, puntuaciones intervasculares medianas a pequeñas, alternas y ornadas, radios con estructura estratificada, homocelulares, con predominio de biseriados, parénquima apotraqueal marginal, aliforme y confluyente a predominantemente bandeado, fibras no septadas y cristales prismáticos en el parénquima axial. Todos estos caracteres se ajustan a la descripción de CIDPALBO-MEG 150 (ver tabla IV.22).

## Discusión

El género *Holocalyx* pertenece a la tribu Swartzieae (Subfamilia Faboideae, Fabaceae) que reúne, junto a este, 24 géneros más. Se caracterizan principalmente, a nivel de la anatomía de madera, en poseer radios delgados y cortos, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico a confluyente y parénquima apotraqueal en bandas delgadas a anchas (Mabberley, 1990; Gasson & Webley, 1999; Angyalossy-Alfonso & Miller, 2002).

En el sentido de Polhill (1994) esta tribu es parafilético y con componentes de varios grupos (Ferguson & Schrire, 1994; Herendeen, 1995; Doyle *et al.*, 1997). Asimismo, estudios de morfología, biología y biogeografía muestran que las tribus Sophorae y Swartzieae no son monofiléticas y que su ubicación está entre las subfamilias Caesalpinioideae y Papilionoideae (Polhill & Raven, 1981; Stirton & Zarucchi, 1989; Sousa & Delgado, 1993; Polhill, 1994; Herendeen, 1995; Pennington *et al.* 2000, 2001).

*Holocalyx* se distribuye en el sur de Sudamérica (abarcando Brasil, Paraguay y Norte de Bolivia) en áreas de bosques húmedos y en galerías (Tortorelli, 1956; Prado, 2000), y estaba constituido tradicionalmente por 2 especies *H. balansae* y *H. glaziovii*. Recientemente, estudios taxonómicos desarrollados por Mansano & Vianna Filho (2004) sinonimizan ambas entidades taxonómicas y proponen a *H. balansae* como única especie del género.

Es de destacar que la diferencia principal que discrimina al espécimen en estudio y los géneros de la tribu Swartzieae (*Exostyles*, *Aldina*, *Lecointea*, *Zollernia*) son los radios 3-4 seriados o 1-2 seriados, mientras que en el fósil son fundamentalmente biseriados seguido en menor proporción por triseriados (Espinoza de Pernía & León, 2002).

Cozzo (1948) sostiene que la estratificación de los radios denota una estructura de leño más evolucionado.

Este fósil corresponde al segundo registro para la Formación El Palmar de un ejemplar afín a *Holocalyx*, y asignado a la especie fósil *Holocalyxylon cozzoi*.

## Comentarios finales sobre la familia Leguminosae o Fabaceae

Las Fabaceae tienen características en común en los caracteres anatómicos del xilema secundario con las familias Bignoneaceae y Combretaceae. Las Bignoneaceae se diferencian en el tipo de puntuaciones intervasculares, que son simples, y solo con Combretaceae se diferencian en que la mayoría de sus especies presentan estructura estratificada. Una distinción importante entre Combretaceae y Fabaceae es el parénquima axial aliforme y confluyente y el predominio casi constante de radios uniseriados en la primera con células más grandes (más de 10  $\mu\text{m}$  de ancho), y la presencia típica de cristales en las mismas y más raras en las Fabaceae (Metcalf & Chalk, 1950; Mussa, 1958).

Los géneros más primitivas de leguminosas, corresponden a los grupos tropicales *Gleditsia*, *Gymnocladus* y *Cercis*, ellos muestran buena afinidad a integrantes de Sapindaceae en caracteres como flores tetra o pentámeras y pequeñas, organización vegetativa (aparte de estípulas), en el desarrollo embriológico y la estructura de madera (Schembera, 2004).

En cuanto a su origen y evolución, las legumbres parecen haber diversificado durante el Cretácico superior (Herendeen, 1992). Numerosos autores (Raven & Axelrod, 1974; Raven & Polhill, 1981; Morley, 2000; Taylor *et al.*, 2009) sugieren que las leguminosas se originaron en un ambiente megatérmico ecuatorial húmedo hacia finales del Cretácico, dichas hipótesis son sustentadas gracias al extenso registro fósil de maderas, hojas y folíolos, flores, frutas y polen.

Ésta familia, se distribuye por casi todo el mundo, siendo una de las más ricas en la flora Argentina (Burkart, 1952). Dentro de las leguminosas y desde el Eoceno (Herendeen, 1992a, b) se reconocen tres subfamilias Mimosoideae, Caesalpinoideae y Papilionoideae (Wojciechowski *et al.*, 2004).

Las maderas fósiles de leguminosas actualmente llevan el número más elevado de leños descriptos en comparación a otras familias de plantas con flores (Selmeier, 2004; Pujana *et al.* 2011). Considerando los caracteres leñosos dentro de la familia, las Caesalpinoideae resultan ser más primitivas que Mimosoideae y Papilionoideae (Menéndez, 1962; Lewis *et al.*, 2005; Schrire *et al.*, 2005).

Como se señaló anteriormente, existe un notable registro de maderas fósiles de Leguminosa en América del Sur (Pujana *et al.*, 2011). Sin embargo, la determinación de las afinidades a niveles intrafamiliar suelen ser confusas debido principalmente a la gran diversidad y variabilidad de los tipos de leños ya que idénticos o muy similares combinaciones de caracteres anatómicos pueden ocurrir en más de un género, tribu o subfamilia.

No obstante, los leños descriptos en este trabajo constituyen en su mayoría el primer registro para la Formación El Palmar (Pleistoceno superior) sumándolas a la lista de las fabáceas ya registradas en estos

depósitos pleistocénicos: *Menendoxylon piptadiensis* (Lutz, 1987; Brea, 1999); *Menendoxylon areniense* (Lutz, 1979); *Menendoxylon mesopotamiense* (Lutz, 1979); *Mimosoxylon caccavariae* (Brea et al. 2010) y *Prosopisoxylon castroae* (Brea et al., 2010).

La subfamilia Mimosoideae es un grupo muy bien representado por numerosos géneros y especies en regiones tropicales o subtropicales de todos los continentes, pero están particularmente distribuidas en África y América del sur (Rundel, 1989; Crews, 1999). Comprenden 78 géneros y 3270 especies (Lewis et al., 2005). Los géneros con mayor número de especies son *Acacia sensu stricto* (960, comprende solamente a las especies antes incluidas en el subgénero *Phyllodinae*), *Mimosa* (480), *Inga* (350), *Calliandra* (200), *Vachellia* (161, previamente conocido como *Acacia* subgénero *Acacia*), *Senegalia* (85, previamente incluidas dentro de *Acacia* subgénero *Aculeiferum*), *Prosopis* (45), *Pithecellobium* (40). Según Evans et al. (2006) los leños de la subfamilia Mimosoideae, anatómicamente son más homogéneos y claramente diferenciables en comparación con las otras dos subfamilias.

Los caracteres claramente diferenciables en Mimosoideae (este trabajo) son: disposición de los vasos (porosidad difusa a semicircular con tendencia a circular), placa de perforación simple, puntuaciones areoladas alternas y elementos vasculares cortos. La tesis doctoral proporciona cinco taxones fósiles afines a numerosos géneros dentro de la tribu Mimoseae y cuatro géneros afines a la tribu Ingeae.

El registro fósil de la subfamilia Caesalpinioideae se conoce desde el Paleógeno, siendo desde sus inicios un grupo rico en diversidad de especies dentro de las Leguminosas (Saadawi et al., 2011). En particular para la tribu Detarieae, se ha señalado una gran dispersión en áreas tropicales, áridas y semiáridas en el continente africano, Eurasia y el Nuevo Mundo, seguida por una rápida radiación por sectores circundante de la vía marítima Thetis. El estudio fósil previo también detectó una reducción de sus áreas de Noreste a Centro Sur oeste de aquel continente durante el Mioceno tardío (Wheeler & Baas, 1992; Mackinder, 2005; Schrire et al., 2005a, b; Bruneau et al., 2008; Pan et al., 2010).

Tanto *Xilotipo 12* gen. nov. sp. nov. como *Xilotipo 13* gen. nov. sp. nov. constituyen el único registro para el Pleistoceno superior en la Argentina con afinidad a los géneros actuales *Oxytigma* y *Gossweilerondendron* respectivamente.

*Peltophoroxylon uruguayensis* (Ramos et al., 2014) compone el primer registro del grupo en América del Sur. Los registros actuales más australes de *Peltophorum dubium* están dados para el sitio Ramsar Jaaukanigás, Departamento de General Obligado, noreste de la provincia de Santa Fe (Marino & Pensiero, 2006; Giraud, 2008) y en los Departamentos de Federación y Concordia en la provincia de Entre Ríos (GBIF Data Portal, 2012). La comparación con el pariente actual más cercano y su área de distribución permite inferir que representantes fósiles afines a *Peltophorum dubium* (Fabaceae) ya existían al menos desde el Pleistoceno Tardío en el área de estudio.

La subfamilia Papilionoideae se encuentra ampliamente distribuida en áreas tropicales y en regiones templadas. Conformada por 31 tribus y 13.900 especies (Lewis et al. 2005). Este grupo se caracteriza, según Espinoza de Pernía & León (2002) por tener una estructura anatómica homogénea, donde un

número importante de especies que lo integran presentan estructura estratificada total o parcial. *Holocalyxylon cozzoi* (este trabajo) integra el segundo registro para la Formación El Palmar. Actualmente, *Holocalyx* forma un conjunto de individuos que se distribuye en el sur de Sudamérica (abarcando Brasil, Paraguay y Norte de Bolivia) en áreas de bosques húmedos y en galerías (Tortorelli, 1956; Prado, 2000). El hallazgo avala las inferencias propuestas por Brea *et al.* (2010), respecto a la presencia de la especie en el Cuaternario de la Mesopotamia Argentina.

Orden MYRTALES Reichenbach 1828

Familia COMBRETACEAE R. Brown 1810

Género *Terminalioxylon* Schönfeld 1947

**Especies tipo** *Terminalioxylon naranjo* Schönfeld 1947

*Terminalioxylon lajaum* Ramos, Brea y Kröhling 2012

#### Figura IV.57. 1–12

**Material tipo.** CIDPALBO-MEG 10, CIDPALBO-MIC 164 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

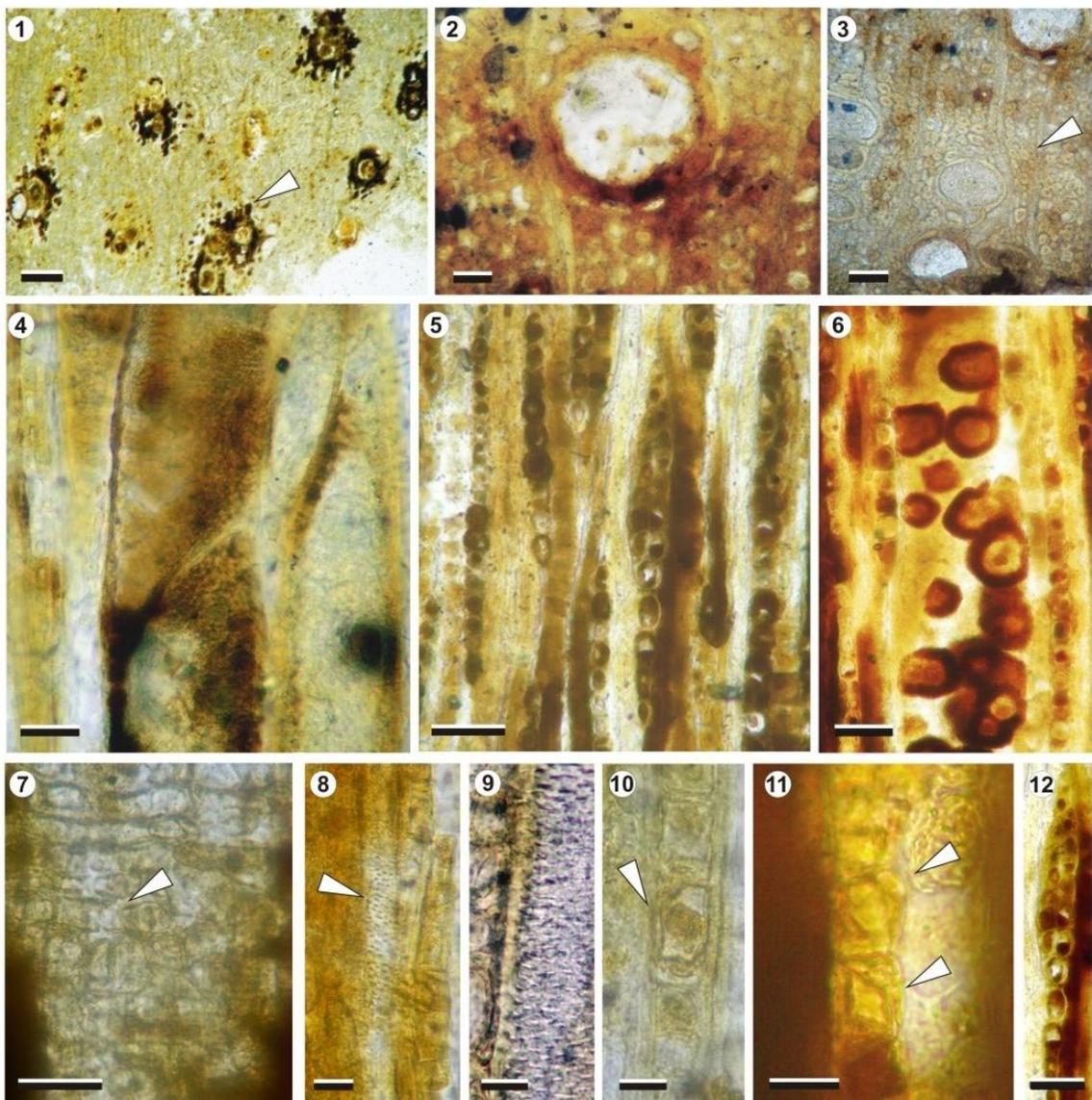
**Afinidad botánica.** El material fósil presenta una estrecha afinidad con el género actual *Terminalia* L., específicamente comparte muchos de sus caracteres diagnósticos con la especie actual *Terminalia australis* Cambess.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento ausentes, porosidad difusa con tendencia a una disposición tangencial. Predominan los vasos múltiples radiales de 2 (25%), 3 (31%), 4 (23%) o más (5%) elementos, solitarios (17%) y esporádicamente agrupados (8%) (Fig. IV.57. 1, 3), todos de contorno oval a circular. Diámetro tangencial promedio de 80 (30–100)  $\mu\text{m}$  y el diámetro radial promedio de 62 (20–110)  $\mu\text{m}$ . Espesor de la pared de los elementos vasales de 9 (5–18)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.57. 2, 3), densidad de 14 (6–20) por  $\text{mm}^2$ . En algunos vasos se observa tilosis en formación (Fig. IV.57. 6). Radios numerosos, con un promedio de 17 (14–20) por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial vasicéntrico, confluyente a veces bandeado, formando bandas con disposición tangencial estrecha continua y discontinua entre los vasos (Fig. IV.57. 1–3). Fibras dispuestas radialmente (Fig. IV.57. 3), de contorno oval a circular (Fig. IV.57. 3) con un diámetro medio de 16 (10–40)  $\mu\text{m}$ , de paredes gruesas con un espesor medio de 5 (3–8)  $\mu\text{m}$  y septadas.

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos cortos y de trayecto rectilíneo, con una longitud de 313 (175–475)  $\mu\text{m}$ . Placas de perforación simples con tabiques horizontales y oblicuos ( $\geq 45^\circ$ ) (Fig. IV.57. 4). Puntuaciones intervasculares pequeñas, alternas y de contorno redondeadas (Fig. IV.57.

8, 9). Radios uniseriados y parcialmente biseriados con células agregadas (Fig. IV.57. 5, 12), altura media de 295 (225–380)  $\mu\text{m}$ , expresada en número de células de 20 (12–27). El parénquima axial septado presenta un cristal por cámara (Fig. IV.57. 11) y ocasionalmente se observan cristales en las células de los radios y depósitos oscuros (Fig. IV.57. 10).

En corte longitudinal radial, radios homocelulares compuestos exclusivamente por células procumbentes (Fig. IV.57. 7).



**FIGURA IV.57.** *Terminalioxylon lajaum* (CIDPALBO-MEG 10). 1, disposición de los vasos y parénquima axial vasicéntrico (flecha); 2, detalle de vaso solitario; 3, disposición de las fibras (flecha), vasos solitarios y vasos múltiples radiales; 4, detalle de un elemento de vaso con tabiques oblicuos; 5, radios uniseriados y parcialmente biseriados; 6, tilosis en formación; 7, detalle de células procumbentes (flecha); 8, 9, detalle de las puntuaciones intervasculares (flecha); 10, detalle de depósitos oscuros en radios uniseriados (flecha); 11, detalle de cristales prismáticos en cámaras del parénquima axial (flechas); 12, detalle de un radio uniseriado con células agregadas. Corte transversal: 1, 2, 3; Corte longitudinal tangencial: 4, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12; Corte longitudinal radial: 7. Escalas gráficas: 1 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2–8, 11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 9–12 = 10  $\mu\text{m}$ .

*Terminalioxylon* nov. sp.**Figura IV.58. 1–12**

**Material tipo.** CIDPALBO-MEG 154, CIDPALBO-MIC 1577 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

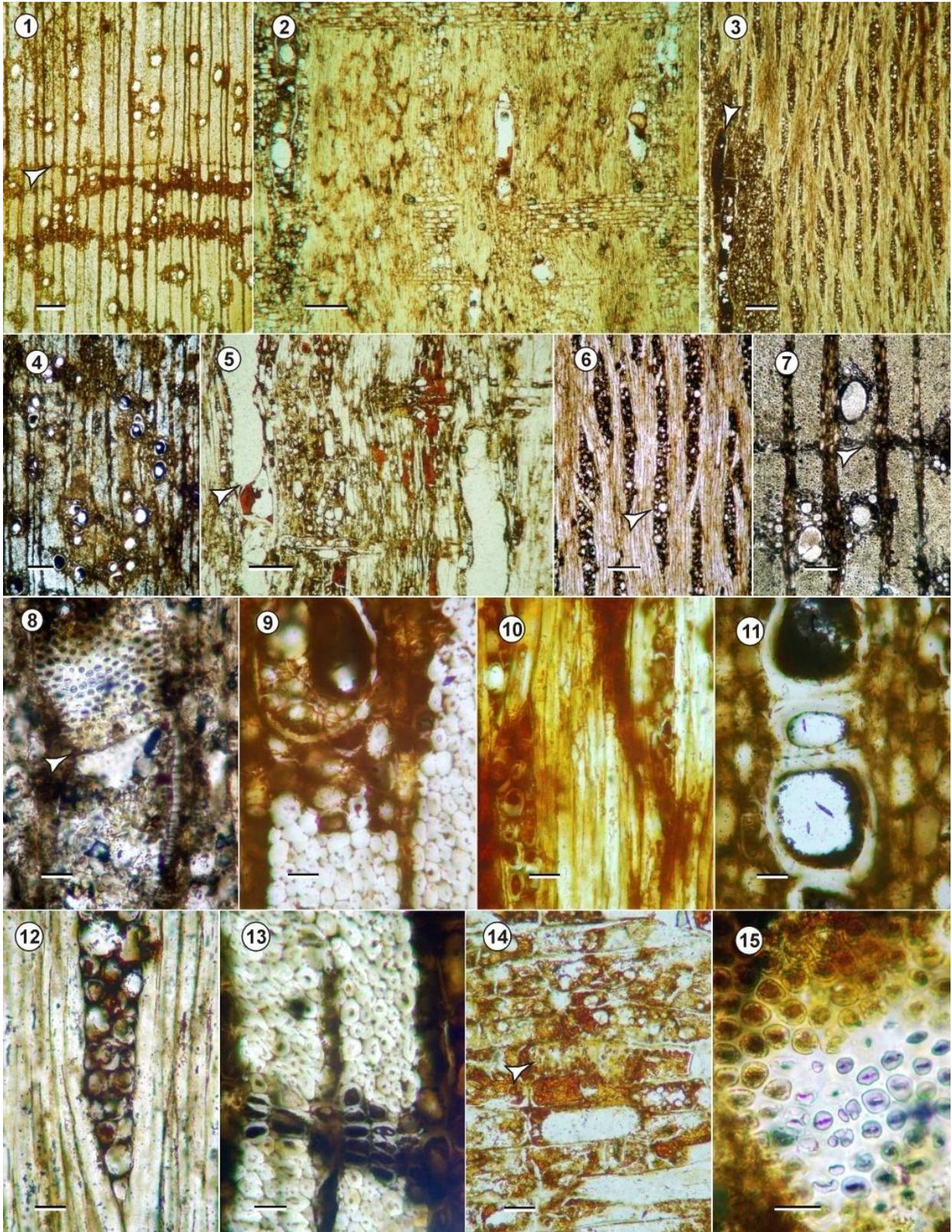
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** El material fósil presenta una estrecha afinidad con el género actual *Terminalia* L., específicamente comparte muchos de sus caracteres diagnósticos con la especie actual *Terminalia virens* (Spruce ex Eichler) Alwan & Stace.

**Descripción.** En corte transversal los anillos de crecimiento están demarcados por parénquima marginal disposición y tamaño de vasos y adelgazamiento y compresión de paredes de las fibras, porosidad difusa, sin un patrón de distribución (Fig. IV.58. 1, 7, 13). Vasos solitarios (73%), múltiples radiales de 2 elementos (16%), de 3 (10%) y presentes en menos proporción hasta 5 elementos, diámetro tangencial promedio de 78 (45–142)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 90 (33–147)  $\mu\text{m}$  siendo generalmente pequeños, de paredes con un espesor promedio de 10 (8–15)  $\mu\text{m}$ , muy delgadas, densidad de vasos promedio de 15 (12–21) por  $\text{mm}^2$ . Generalmente vasos con depósitos oscuros (Fig. IV.58. 1, 4, 9, 11). Radios numerosos, 11 (9–15) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y confluyente, apotraqueal marginal con hasta 5 células de espesor (Fig. IV.58. 1, 4, 7, 9, 13). Fibras generalmente dispuestas irregularmente, de contorno oval y menos frecuente circular hasta angular en algunos sectores poligonales bastante variable en tamaño, diámetro promedio de 16 (7–20)  $\mu\text{m}$  y son de paredes gruesas a muy gruesas, dicho carácter se mostro desde el leño temprano al tardío, esta estructura se mostro difícilmente medible por la escasas de lumen (Fig. IV.58. 7, 13).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 210 (113–250)  $\mu\text{m}$ , con tabiques oblicuos. Placas de perforación simples (Fig. IV.58. 2, 3, 5, 8). Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas, ovals a poligonales, principalmente medianas, el diámetro oscila entre 6–9  $\mu\text{m}$  con aberturas alargadas (Fig. IV.58. 8, 15). Radios heterogéneos, predominan los bi y triseriadas incompletas (90%) generalmente altos, menos frecuentes uniseriados estos últimos homocelulares y homogéneos generalmente muy cortos. Altura promedio 401 (153–749)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 15 (2–40). Poseen un ancho promedio de 42 (26–51)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.58. 3, 6, 12). Fibras no septadas (Fig. IV.58. 10, 12).

En corte longitudinal radial se observa radios heterocelulares, pequeñas células procumbentes (Fig. IV.58. 2, 6) y células cubicas, las puntuaciones radiovasculares son similares a las puntuaciones intervasculares aunque algo pequeñas entre 3 y 5  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.58. 5, 14).



**FIGURA IV.58.** *Terminalioxylon* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 154). **1**, vista general de la disposición de vasos en leño temprano y tardío, parénquima marginal y confluyente, anillo de crecimiento (flecha); **2**, elemento de vaso de trayecto rectilíneo, radios heterocelulares; **3**, vista general de disposición de radios, elemento de vasos con depósitos oscuros en su interior (flecha) bordeado por parénquima axial; **4**, presencia de vasos en serie múltiples y solitarios con y sin depósitos; **5**, detalle de elemento de vasos con placa de perforación simple y tabique oblicuos (flecha) y parénquima axial paratraqueal; **6**, detalle de radios multiseriados, heterogéneos y altos (flecha); **7**, vasos

sin depósitos, radios anchos, parénquima confluyente y marginal (flecha); **8**, detalle de elemento de vaso con tabique medianamente oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovals; **9**, detalle de vaso con depósito, parénquima axial vasicéntrico; **10**, detalle de radios y de fibras no septadas; **11-12**, detalle de vasos en series múltiples con paredes poco delgadas; **13**, detalle de fibras con paredes gruesas dispuestas desordenadas y anillo de crecimiento formado por compresión de fibras y parénquima; **14**, detalle de puntuaciones radio-vasculares (flechas) y radios heterocelulares; **15**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas areoladas, ovals y poligonales. Corte transversal: 1, 4, 7, 9, 11, 13; Corte longitudinal tangencial: 3, 6, 10, 12, 15; Corte longitudinal radial: 2, 5, 14. Escala gráfica. 1=300  $\mu\text{m}$ ; 2, 4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 5-7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8-14 = 20  $\mu\text{m}$ ; 15 = 10  $\mu\text{m}$ .

Género *Xilotipo* 14 gen. nov.

**Especie tipo** *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov.

*Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov.

### Figura IV.59. 1-12

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 21, CIDPALBO-MIC 497 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar.

**Edad.** Pleistoceno tardío.

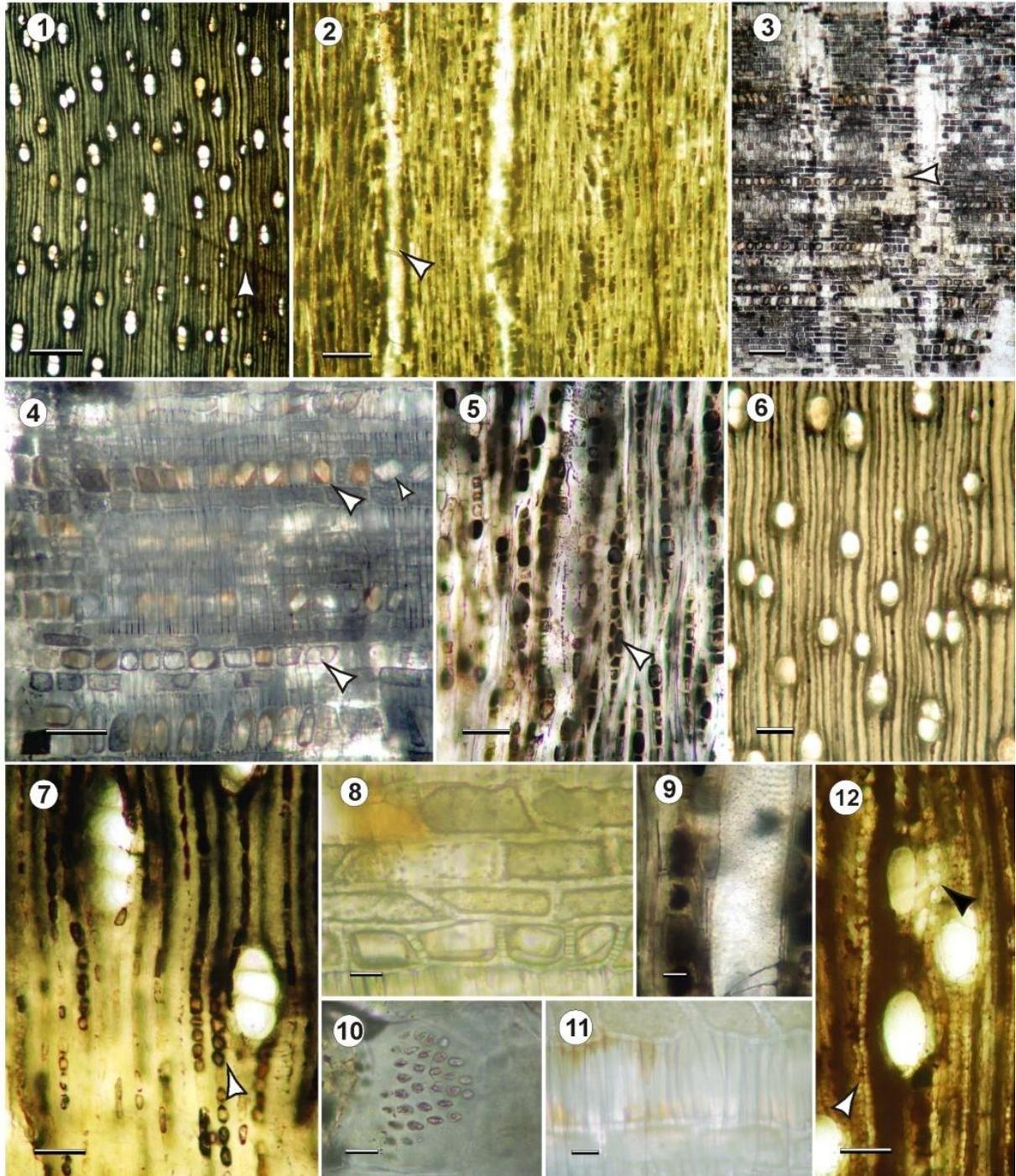
**Afinidad botánica.** Familia Combretaceae, tiene afinidad marcada con el género actual *Conocarpus* L., a nivel específico comparte un número importante de caracteres con *Conocarpus erectus* L.

**Descripción.** En corte transversal los anillos de crecimiento están demarcados debilmente por la disposición de las fibras, leve compresión y engrosamiento de sus paredes, y por parénquima axial marginal (Fig. IV.59. 1). Porosidad difusa con una tendencia a la disposición diagonal, predominan los vasos solitarios (53%), múltiples radiales de 2 elementos (32%), de 3 (11%) y de 4 elementos (2%), de contorno oval. Diámetro medio tangencial de 88 (60–110)  $\mu\text{m}$ , y radial de 126 (75–175)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos, paredes delgadas con un espesor promedio de 5 (4–8)  $\mu\text{m}$ . Densidad promedio de vasos en el leño tardío de 10 (6–14) por  $\text{mm}^2$ , no presentan depósitos ni tilosis (Fig. IV.59. 1, 6, 7). Radios numerosos, hasta 17 por mm lineal y de trayecto rectilíneo. Fibras dispuestas radialmente, con un diámetro promedio de 13 (8–18)  $\mu\text{m}$ , con un espesor promedio de las paredes de 4 (2–5)  $\mu\text{m}$ , gruesa. Las fibras presenta hileras de 2 a 6 entre radios se observa claramente la alta densidad de radios en este corte (Fig. IV.59. 6, 7), las hileras de fibras adyacentes a los radios presentan los diámetros mayores, siendo de 12– a 18  $\mu\text{m}$ , presentan contorno oval con compresión tangencial (Fig. IV.59. 6). Parénquima axial escaso paratraqueal, vasicéntrico, apotraqueal difuso, escaso a imperceptible. Las células del parénquima axial que envuelven los vasos miden entre 12–25  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. IV.59. 6, 12).

En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto rectilíneo, longitud promedio de 398 (270–550)  $\mu\text{m}$ , siendo relativamente cortos a moderados (Fig. IV.59. 2, 9). Placas de perforación simples con tabiques oblicuos. Puntuaciones intervasculares medianas, ornadas y alternas poligonales con un diámetro promedio de 9 (8–10)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.59. 9). Radios heterogéneo del tipo II

según Kribs, uniseriados (80%), numerosos con células agregadas formando entonces biseriados incompletos (20%), altura media de 545 (200–1200)  $\mu\text{m}$ , y de 11 (4–20) en número de células, relativamente altos y finos a moderados con una promedio de ancho de 33 (15–60)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.59. 2, 5), siendo los más finos correspondientes a las células procumbentes y con talla mayor a las células cúbicas. Fibras no septadas (Fig. IV.59. 11).

En corte longitud radial, puntuaciones radiovasculares similares a las intervasculares en forma no así en tamaño pues son pequeñas (3–5  $\mu\text{m}$ ), alternas ovales a poligonales (Fig. IV.59. 10). Radios heterocelulares constituido por células procumbentes, una a varias hileras de células cúbicas y cuadradas o erectas entremezcladas en el cuerpo. En su interior presentan contenidos oscuros, las células cúbicas y erectas presentan cristales romboidales, rectangulares estos últimos miden entre 30–38  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.59. 3, 4, 8).



**FIGURA IV.59.** *Xilotipo 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21)*. **1**, porosidad, vasos solitarios y en series múltiples y anillos de crecimiento (flecha); **2**, vista general de elementos de vaso sin depósitos y con tabiques oblicuos (flecha) y radios uniseriados; **3**, vista general de radios heterocelulares constituidos por células procumbentes, cúbicas y erectas y presencia de cristales (flecha); **4**, detalle de cristales en células cúbicas de los radios (flecha); **5**, detalle de radios uniseriados con células agregadas (flecha) y heterocelulares; **6**, detalles de vasos solitarios y de series múltiples radiales; **7**, vista general de radios con trayecto rectilíneo donde se observan cristales (flecha); **8**, detalle de células procumbentes y cúbicas; **9**, detalle de puntuaciones intervasculares; **10**, detalle de puntuaciones radiovasculares; **11**, detalle de fibras no septadas; **12**, detalle de vaso solitario, en múltiples radiales de 2 elementos y células del parénquima axial (flecha negra) y fibras (flecha blanca). Corte transversal: 1, 6, 7, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 9; Corte longitudinal radial: 3, 4, 8, 10, 11. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4–7–12 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8, 9, 11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 10 = 10  $\mu\text{m}$

Género *Xilotipo 15* gen. nov.Especie tipo *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov.*Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov.

## Figura IV.60. 1-14

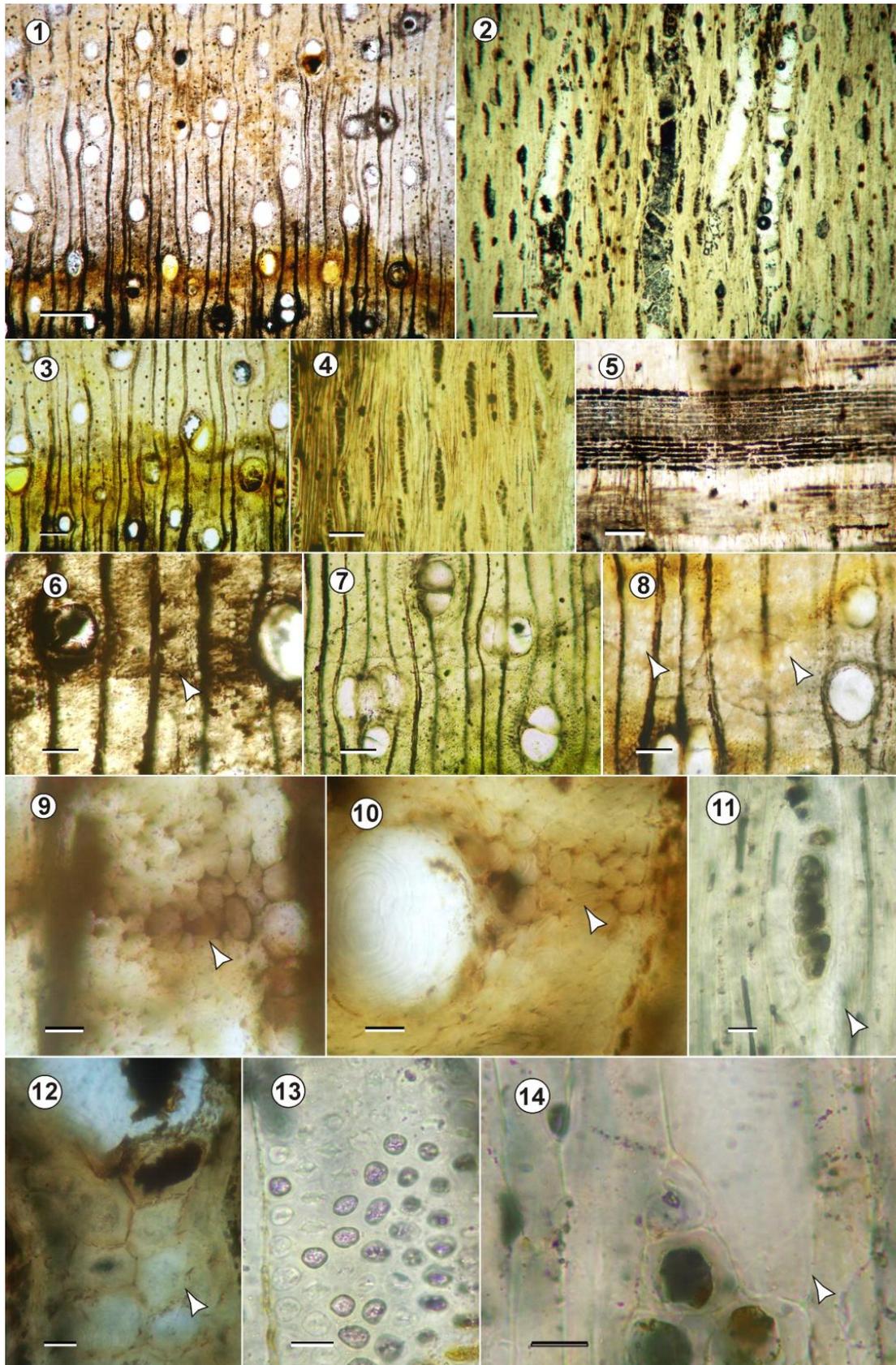
**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 151, CIDPALBO-MIC 1574 (tres preparados microscópicos).**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).**Afinidad botánica.** Afín al género *Buchenavia* Eichler

**Descripción.** En corte transversal anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal y por disposición de vasos, porosidad semicircular a difusa. Vasos solitarios (70%), múltiples radiales de 2 (28%), de 3 y 4 elementos (2%) (Fig. IV.60. 1), diámetro tangencial promedio de 128 (76–191)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 156 (89–241)  $\mu\text{m}$  siendo medianos a pequeños, las paredes de los vasos muy poco preservadas, son muy delgadas con un espesor promedio de 10 (8–14)  $\mu\text{m}$ , densidad de vasos promedio de 7 (5–10) por  $\text{mm}^2$ . Muy pocos vasos poseen depósitos oscuros (Fig. IV.60. 2, 6). Radios numerosos, 9 (8–12) radios por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme, ocasionalmente confluyente y terminal, parénquima axial apotraqueal difuso (Fig. IV.60. 6, 8-10, 12). Fibras con disposición irregular, de contorno poligonal, angular a oval bastante variable en tamaño diámetro promedio de 13 (10–18)  $\mu\text{m}$ , la poca preservación impidió medir las paredes aunque las preservadas son muy gruesas (Fig. IV.60. 9).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 190 (125–230)  $\mu\text{m}$ , con tabiques oblicuos. Placas de perforación simples. Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ornadas?, ovals, principalmente medianas, el diámetro oscila entre 6–8  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.60. 13). Radios heterogéneos, predominan los radios uniseriados con células agregadas (80%) y biseriados y escasos también con células agregadas (20%). Altura promedio de 190 (60–318)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 14 (3–18). Poseen un ancho promedio de 28 (20–40)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.60. 4, 11,14). Fibras no septadas, muy raros con septos.

Parénquima septado con  $\geq 8$  septos, se observó parénquima cristalífero rodeando los radios (Fig. IV.60. 11).

En corte longitudinal radial, radios homocelulares compuestos por células procumbentes y una o más líneas de células cubicas en el cuerpo (Fig. IV.60. 5).



**FIGURA IV.60.** *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151). **1**, porosidad, vasos solitarios y en series múltiples y anillos de crecimiento; **2**, vista general de elementos de vaso sin depósitos y sistema radial formado por radios cortos; **3 y 7**, vasos solitarios y en serie de 3 elementos; **4**, radios uniseriados y con células agregadas; **5**, detalle de radios constituidos por células procumbentes; **6**, detalles anillo de crecimiento (flecha); **8**, detalle de

parénquima axial difuso (flechas); **9**, detalle de anillo de crecimiento demarcado por parénquima axial marginal (flecha); **10**, detalle de parénquima aliforme (flecha); **11**, detalle de radio uniseriado y rodeado por parénquima (flecha); **12**, detalle de vaso solitario bordeado por grandes células de parénquima axial (flecha); **13**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas areoladas ovales; **14**, detalle de parénquima septado rodeando a un radios uniseriado con células agregadas (flecha). Corte transversal: 1, 3, 6-10, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 11, 13, 14; Corte longitudinal radial: 5. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 9-12 = 20  $\mu\text{m}$ ; 13, 14 = 10  $\mu\text{m}$

## Comparación con especies actuales

El material estudiado comparte caracteres anatómicos con varias familias entre ellas, Myrtaceae, Meliaceae, Dipterocarpaceae y Combretaceae (Tortorelli, 1956; Metcalfe & Chalk, 1950a, 1950b; Van Vliet & Baas, 1984; InsideWood, 2004), y es con esta última donde fueron halladas las mayores similitudes (Tabla IV.23).

	Myrtaceae	Meliaceae	Combretaceae	Dipterocarpaceae
<b>Vasos</b>	Comúnmente pequeños, solitarios a múltiples seriados	Pequeños-medianos, Múltiples radiales de 2-4 elementos	Medianos, solitarios o múltiples radiales de 4 elementos	Medianos, solitarios o múltiples radiales de 2-3 elementos
<b>Placa de perforación</b>	Simple, escalariiforme en algunas especies	Simple	Simple	Simple
<b>Puntuaciones intervasculares</b>	Diminutas y alternas	Diminutas	Pequeñas a grandes, alternas	Alternas
<b>Parénquima axial</b>	Apotraqueal abundante difuso y Aliforme difuso o difuso agregado estrechos y escasos	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente	Aliforme confluyente/vasicéntrico, bandeado y difuso	Abundante paratraqueal aliforme
<b>Radios</b>	Uniseriados/bi o triseriados	Uniseriados/ bi o triseriados	Uniseriados/bi a pentaseriado	4-8 seriados. Uniseriados en <i>Marquesia</i>
<b>Cristales</b>	Presentes/ausentes, Algunas especies presentan cristales agrupados y drusas	Presentes	Presentes/ausentes. Algunas especies presentan cristales agrupados y drusas	Ausentes
<b>Fibras</b>	Ocasionalmente septadas, presencia de fibro-traqueidas con o sin septos	Septadas en numerosos géneros y pocas no septadas	Septadas, no septadas, fibrotraqueidas poco común	Simples
<b>Canales intervasculares</b>	Presentes	Esporádicamente	Ocasional/presentes	Característicos de todos los géneros
<b>Traqueidas</b>	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes

**TABLA IV.23.** Caracteres diagnósticos de las familias más afines a *Terminalioxylon lajaum*, *Terminalioxylon* sp. nov., *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. y *Xilotipo* 15 gen. nov. y sp. nov. (datos tomados de Tortorelli, 1956; Metcalfe & Chalk, 1950a, 1950b; Van Vliet & Baas, 1984; InsideWood, 2004).

Combretaceae se dividen en dos subfamilias: Combretoideae y Phonematoideae (Van Vliet & Baas, 1984), los materiales en estudio tiene una relación estrecha con Combretoideae por poseer: porosidad difusa (raramente circular o semicircular) con patrón de distribución radial, vasos solitarios y/o múltiples radiales, vasos con diámetros entre 45 a 280  $\mu\text{m}$ , y una longitud de 200 a 650  $\mu\text{m}$ , placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, radios generalmente uniseriados, a veces 2-3 seriados, heterogéneos a homogéneos, parénquima axial paratraqueal escaso, en algunos géneros aliforme, confluyente o bandeado y raramente marginal y difuso, fibras septadas y no septadas, cristales de forma variable tanto en células de los radios como en el parénquima axial, siendo raros en las fibras.

La familia Combretaceae está integrada por 20 géneros. *Terminalia* L. es el género más relacionado con *Terminalioxylon lajaum* (CIDPALBO-MEG 10) y con el ejemplar *Terminalioxylon* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 154), caracterizado por presentar: porosidad difusa, vasos en su mayoría de tamaño medianos y pequeños, radios exclusivamente uniseriados aunque pueden observarse en pocas especies de 2-5 seriados, como es el caso de CIDPALBO-MEG 154, homocelulares y heterocelulares, cristales comúnmente presentes, fibras de longitud media y usualmente no septadas y ocasionalmente presencia de canales traumáticos en algunas especies (Metcalf & Chalk, 1950). La localización y tipo de cristales son de importancia diagnóstica en *Terminalia* (Détienne & Jacquet, 1983; León, 2007). Este carácter junto al tipo de agrupación de vasos, el tipo de radios y la presencia de cristales determinaron la afinidad de CIDPALBO-MEG 10 con el género actual *Terminalia* y la asignación a la especie *Terminalioxylon lajaum* (Ramos *et al.*, 2012).

*Terminalioxylon lajaum* comparte mayor similitud con *Terminalia obovata* (Ruiz y Pav.) Steud., *T. triflora* (Griseb.) Lillo y *T. australis* Cambess. Con *T. obovata* comparte características como anillos de crecimientos indistintos, vasos solitarios y múltiples radiales de 2-3 elementos, radios predominantemente homocelulares constituidos por células procumbentes y fibras septadas, pero difiere en el tipo de parénquima axial que es apotraqueal abundante y paratraqueal vasicéntrico, y radios ocasionalmente heterocelulares con serie de células marginales. Con *T. triflora*, las semejanzas se dan en los vasos de contorno oval a circular, con diámetro tangencial dentro de los rangos, fibras dispuestas radialmente y septadas, numerosos radios por mm lineal, uniseriados y muy raros uniseriados con células agregadas, del tipo homogéneos III de Kribs constituidos por células procumbentes, medidas de altura de radios próximos al ejemplar, cristales en células del parénquima y en las células de los radios. No obstante posee una serie de diferencias a destacar pues se tratan de caracteres que definen la especie, ellos son: vasos predominantemente solitarios, de tamaño pequeño a mediano y muy largos, numerosos vasos por  $\text{mm}^2$  (15-30) y parénquima axial abundante.

*Terminalia australis* posee características tanto cualitativas como cuantitativas similares a *T. lajaum*, tales como: diámetro tangencial de vasos y longitud de vasos, radios uniseriados, homogéneos III de Kribs, parénquima axial escaso bandeado en algunos sectores, fibras septadas dispuestas radialmente y cristales en células de radios. En tanto que difiere en el predominio de vasos solitarios, y en las magnitudes de los mismos como la densidad de vasos, que es abundante (30-60) por  $\text{mm}^2$ , el espesor de

la pared de las fibras (7–10  $\mu\text{m}$ ), pocos radios por mm lineal y un carácter diagnóstico importante, que es la presencia de cristales en las fibras. Los caracteres anatómicos más afines con el material fósil estudiado corresponden a la especie actual *Terminalia australis* y en menor medida con *T. triflora* y *T. obovata*.

Del mismo modo se discriminaron las características particulares de *Terminalioxylon* sp. nov. (constituido con un 73% de vasos solitarios, parénquima axial vasicéntrico, confluyente, radios bi a triseriados altos y heterogéneos) concluyendo una clara coincidencia con las características diagnósticas de la especie actual *Terminalia virens*. Hace unas décadas la especie *T. virens*, en conjunto con *Terminalia argentea*, pertenecía al género *Ramatuella* Kunth. actualmente disuelto (Alwan & Stace, 1989). Las diferencias entre ambas especies son bastantes claras, principalmente en los radios, en la abundancia de parénquima axial, y en la agrupación de los vasos. La presencia de fibras gelatinosas más irregular en *T. virens* versus dispuestas comunmente en los anillos de crecimientos en *T. argentea* se suma a las diferencias entre una y otra especie (Van Vliet, 1979).

Si bien el ejemplar *Terminalioxylon* sp. nov. se asignó afín a *T. virens*, se hace un breve mención de especies estrechamente emparentadas según las características del xilema secundario, entre ellas: *T. tetrandra* (P. Danguy ex Lecomte) Capuron que se diferencia en las puntuaciones radiovasculares similares en forma y tamaño a las puntuaciones intervasculares, en la especie fósil solo la forma es comparable, la especie actual es originaria de África; *T. catappa* originaria de Asia, se diferencia del material por poseer drusas en el interior de las células parenquimáticas axiales y presencia canales intercelulares axiales de origen traumáticos según Kribs (1968), Leon (2007) en su estudio de maderas no menciona este carácter en esa especie.

Las características particulares del *Xilotipo* 15 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151) como es la presencia de parénquima axial difuso, el tipo y arreglo de las células de los radios y el tamaño de puntuaciones intervasculares pequeñas a medianas sugieren su pertenencia al género actual *Buchenavia* (Van Vliet, 1979).

*Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) se caracteriza por tener vasos medianos solitarios y múltiples radiales de 2 a 4 elementos, placa de perforación simple, puntuaciones intervasculares medianas, ornadas y alternas, radios heterogéneos uniseriados con células agregadas heterocelulares constituido por células mixtas, presencia evidente de cristales en el lumen de las células cuadradas y erectas de los radios, fibras no septadas con paredes gruesas, parénquima axial paratraqueal vasicéntrico y apotraqueal escaso. Este ejemplar se diferencia de *Terminalia* por la presencia de radios exclusivamente uniseriados y homocelulares, fibras de longitud media y usualmente septadas y en la presencia de canales traumáticos en algunas especies, y de *Combretum* Loefl. se diferencia por el predominio de radios con más de una célula de ancho y cristales en el parénquima axial (Metcalf & Chalk, 1957). El material fósil, sin embargo, se complementa bastante bien a los caracteres de *Conocarpus* y *Anogeissus* (Tabla IV.24).

	CIDPALBO- MEG 21 Este trabajo	<i>Anogeissus</i> (Wall.) Guill.y Perr.	<i>Conocarpus</i> L.	
<b>Anillos de crecimientos</b>	D	L D a D	D, A en <i>C. lancifolius</i>	
<b>Porosidad</b>	Difusa a diagonal	Difusa, pocas a oblicuas	Difusa	
<b>Vasos</b>	DT	66–110	19–160	38–120
	DR	175	240	135
	Densidad	6–14	7–109	10–33
	Tipo	53% Solitarios, 32% series múltiples	Solitarios y en serie múltiples, 25% agrupados	Solitarios, y en serie múltiples 20 a 24%
	Pared	4–8	3–6	
	Elemento de vasos	270–550	160–680	150–770
<b>PP</b>	Simple	Simple	Simple	
<b>PI</b>	Alternas, ornadas, pequeñas a medianos, 8–10	Alternas, circulares a poligonales, 4-7	Alternas, circulares a poligonales, 5– 8	
<b>CC</b>	R	R, pa	A	
<b>Fibras</b>	Tipo	No septadas	No septada*	Comúnmente no septadas**
	Paredes	Gruesas	Gruesas a muy gruesas	Delgadas a gruesas
<b>Parénquima axial</b>	V, A, D, M	V, A, C, M, D	V, D	
<b>Radios</b>	Tipo	He	He	He
	Seriación	1 (2)	1 (2)	1 (2)
	Densidad	17	9–17	5–14
	Altura	4–20		2–24
<b>Cristales</b>	R	R	R, PA	
<b>PS</b>	P	P	P	
<b>Canales axiales</b>	A	A, P	A	

**TABLA IV.24.** Comparación del *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) con los géneros más afines de Combretaceae (datos tomados de Prakasa Rao, 1972; Van Vliet, 1979). Referencias D = demarcados, LD = levemente demarcados, A = ausentes; Vasos DT = diámetro tangencial, DR = diámetro radial; PP = placa de perforación; PI = puntuaciones intervasculares; CC = contenido celular; Parénquima axial V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, M = marginal, D = difusión; R = radios; He = heterogéneos; Cristales presentes en R = radios, PA = parénquima axial; PS = parénquima septado, P = presentes.

El resultado del análisis comparativo muestra la estrecha relación de los géneros *Anogeissus* y *Conocarpus* con *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21), coincidiendo asimismo con los resultados filogenéticos de estos dos géneros llevados a cabo por Tan *et al.* (2002).

Los caracteres diagnóstico como canales axiales en algunas especies de *Anogeissus* (*Anogeissus sericea* Brandis, *Anogeissus acuminata* Pearson y Brown, y *Anogeissus latifolia* (Roxb. ex DC.) Wall. ex

Guill. y Perr.), y el predominio de radios biseriados incompletos diferencian al material fósil analizado de éste género. La comparación con el género *Conocarpus* dio como resultado la mejor afinidad cuali y cuantitativos con el ejemplar CIDPALBO-MEG 21, principalmente en los elementos de vasos, diámetros de las puntuaciones intervasculares y en el tipo de radios.

A continuación se realiza un análisis comparativo en la tabla IV.25 con el fin de comparar entre las especies que mostraron más afinidad con el fósil. El material es estrechamente afín a *Conocarpus*, sin embargo se destaca la homogeneidad que se da entre especies del género *Anogeissus*. Es por esto, que se incluyen dos integrantes de *Anogeissus* y dos de *Conocarpus* en la siguiente tabla.

		<i>Anogeissus acuminata</i>	<i>Anogeissus leiocarpus</i> (DC.) Guill. y Perr.	<i>Conocarpus lancifolius</i> Engl. Ex Engl.	<i>Conocarpus erectus</i> .	Xilotipo 14 gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21)
<b>Anillos de crecimientos</b>		D a l	l a A	l	D	D
<b>Porosidad</b>		Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa a diagonal
<b>Vasos</b>	DT	85–160	50–100	45–123	67–100	66–110
	DR	240	150	135	113	175
	Densidad	7–46	21–89	10–14	17–33	6–14
	Agrupación	50–70% Solitarios	50% Solitario	75% Solitarios	75% Solitarios	53% Solitarios, 32% series múltiples
	Long.	240–570	160–470	150–530	180–480	270–550
<b>PP</b>		Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
<b>PI</b>		Alternas, ornadas, poligonales, 4-7	Alternas, ornadas, poligonales, 4-8	Alternas, ornadas, poligonales, 4-10	Alternas, ornadas, poligonales, 4-11	Alternas, ornadas, pequeñas, 8-10
<b>Fibras</b>	Tipo	No septadas, raras septadas	Septadas y no septadas	No septadas	Frecuentemente septadas y no septada	no septadas
	Paredes	Delgadas a muy gruesas	Delgadas a muy gruesas	Delgadas a gruesas	Delgadas a muy gruesas	Gruesas
<b>Parénquima axial</b>		A, V, C, M, D	V, C, U	A, C, D	C, B	V, A, D, M
<b>Radios</b>	Tipo	He, mixto	He mixto	He	He	He
	Seriación	(1) a 3 seriados	(1) a 3 seriados	Uniseriados con pequeñas porciones biseriadas	Uniseriados con pequeñas porciones biseriadas	Uniseriados, frecuentes con células agregadas
	Densidad	≥12	≥12	7–14	5–9	17
<b>Cristales</b>		R	R	R, PA	R	R
<b>PS</b>		3–8	3–9	3–4	3–8	3–9
<b>Canales axiales</b>		P	A		A	A

TABLA IV.25. Comparación entre *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) con las especies actuales más afines (datos tomados de Van Vliet, 1979, León, 2001c). Referencias D = demarcados, LD = levemente

demarcados, A = ausentes; PP = placa de perforación; PI = puntuaciones intervasculares; Parénquima axial V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, B = bandeado, D = difuso, M = marginal, U = unilateral; Radios He = heterogéneos; PS = parénquima septado; Cristales en, R = radios, PA = parénquima axial; PS = parénquima septado n° de septos; Canales axiales P = presentes, A = ausentes.

Se utilizó el mayor número de caracteres disponibles con el fin de tener mejor precisión para definir a la especie fósil (Tabla IV.25). Las diferencias se acentúan en la demarcación de anillos de crecimiento, en la densidad de vasos, en disposición levemente variables entre una y otra, en los radios y posición de los cristales. En efecto, estas últimas se tomaron como determinantes en la asignación entre las especies de *Conocarpus* con el material fósil estudiado. Tanto en *C. lancifolius* como *C. erectus* predominan los radios uniseriados heterogéneos con células mixtas y escasa uniseriadas con células agregadas, en el caso de las especies de *Anogeissus* predominan los radios biseriados incompletos. En cuanto a la disposición de los cristales solo en *Conocarpus* se encuentran en células de radios destacando a *C. erectus* la disposición exclusiva de los mismos en células cúbicas y erectas coincidiendo con el *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21). Con respecto al parénquima axial el material en análisis se asemeja a *C. lancifolius*, destacando otras coincidencias importantes como tipo de fibras y puntuaciones intervasculares, las diferencias halladas fueron escasas como son la presencia de cristales en parénquima axial y parénquima septado con hasta 4 septos. El análisis permite concluir que el material fósil proveniente del Parque Nacional El Palmar tiene una gran afinidad al género actual *Conocarpus* y que posee una estructura anatómica de su madera intermedia entre *C. erectus* y *C. lancifolius*.

La presencia de puntuaciones intervasculares alternas areoladas, pequeñas y parénquima axial difuso definen a *Xilotipo* 15 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151) afín al género actual *Buchenavia* (van Vliet, 1979; Angyallossy Alfonso & Richter, 1991).

Se comparó el *Xilotipo* 15 gen. nov. y sp. nov. con las especies estudiadas por Angyallossy Alfonso & Richter (1991). *Buchenavia ochroprumna* y *Xilotipo* 15 poseen porosidad semicircular a difusa. En tanto que *Buchenavia oxycarpa* coincide en la presencia de depósitos oscuros en las paredes de numerosos vasos. Casi todas las especies estudiadas por los autores antes mencionados poseen parénquima axial similar al material fósil a excepción de *Buchenavia capitata* que no posee parénquima axial difuso. La presencia de cristales es dudosamente ausente en *Xilotipo* 15 lo que lo hace comparable con las especies *Buchenavia capitata*, *Buchenavia oxycarpa*, *B. seriocarpa* y *B. viridiflora*. Angyallossy Alfonso & Richter (1991) encontraron granos de sílice y canales axiales en *B. capitata*, ausentes en el material bajo análisis. Beltran Gutierrez & Valencia Ramos (2012) encontraron que *Buchenavia amazonia* Alwan y Stace posee una demarcación débil de los anillos de crecimiento definido por parénquima axial marginal que lo asemeja al leño fósil.

Como síntesis se elaboró una tabla con las especies más afines con el material fósil estudiado.

	<i>Xilotipo 15</i> gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO- MEG 151)	<i>Buchenavia</i> <i>tetraphylla</i>	<i>B. grandis</i>	<i>B. kleinii</i>
<b>A</b>	D	I	I	D, I
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
<b>Vasos</b>	Agrupación	Solitarios 70%, en series múltiples 30%	Solitarios, pocos en múltiples radiales	Solitarios, pocos en múltiples radiales
	D.T.	128 (76-191)	50-200	100-200
	Densidad	5-10	5-20	5-20
	CC	raro		escaso
	Long	125-230	?	?
	PI	5-8	≤10	≤10
<b>Fibras</b>		Alternas, ornadas No septadas, raras septadas	Alternas, ornadas No septadas y septadas	Alternas, ornadas Septadas y no septadas
<b>Parénquima axial</b>		Difuso, vasicéntrico, aliforme, confluente, marginal	Difuso, vasicéntrico, aliforme, confluente, marginal	Vasicéntrico, aliforme, confluente, marginal
<b>Radios</b>	Tipo	He	Ho	He
	Alt.	13 (4-20)	≤20	?
	Seriación	90% 1, 10% 2	1	1(2)
<b>Cristal</b>	A	P	PS	PS
<b>Parénquima septados</b>	8 septos	8 septos	9 septos	8 septos
<b>Canales traumáticos</b>	A	P	A	P

**TABLA IV.26.** Comparación de las especies más afines de *Buchenavia* con *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151) (datos tomados de Kribs, 1968; Detienne & Jacquet, 1983; Angyallosy Alfonso & Richter, 1991) Referencia Cristales A = ausentes, P = presentes, PS = parénquima septado; Canales traumáticos A = ausentes, P = presentes.

Un carácter que se repite desde el nivel familia es la presencia de radios heterocelulares con una o más hileras de células cúbicas. Para el caso de *B. grandis* se destaca la presencia de radios uniseriados con células agregados resultando entonces biseriados incompletos.

*Buchenavia tetraphylla* (Aubl.) R.A. Howard presenta parénquima axial difuso, aunque posee canales intercelulares traumáticos (Kribs, 1968).

*Buchenavia grandis* Ducke y *B. kleinii* difieren en la ausencia de parénquima axial difuso, los vasos poseen depósitos oscuros y diámetro tangencial menor en comparación *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. (Detienne & Jacquet, 1983).

La combinación de los caracteres anatómicos del material fósil la relaciona estrechamente con *Buchenavia* y se propone en este trabajo una nueva entidad específica para el *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov.

## Comparación con especies fósiles

El género fósil *Terminalioxylon* descrito inicialmente por Schönfeld 1947 se caracteriza por presentar vasos de tamaño mediano a pequeños, con porosidad difusa, placas de perforación simples, puntuaciones intervasculares alternas, parénquima axial usualmente paratraqueal y aliforme, ocasionalmente formando bandas, fibras libriformes y a menudo septadas, radios generalmente uniseriados, presentan diferentes tipos de cristales tanto en el parénquima axial, en células cuadradas de los radios y en células alargadas. Todos estos caracteres también están presentes en CIDPALBO-MEG 10 y que ha sido denominado *Terminalioxylon lajaum* (Ramos *et al.*, 2012a). No obstante, un grupo reducido de *Terminalioxylon* al igual que especies actuales *Terminalia* tienen la particularidad de poseer comúnmente dos o tres células de ancho constituyendo los radios, en muy pocas excepciones llegan hasta cinco células de ancho, entre ellas se mencionan a *T. desinporosum*, *T. doubingeri* y *T. intermedium*, estos ejemplares fueron comparados con CIDPALBO-MEG 154.

En la Tabla IV.27 se observan las similitudes y diferencias de la muestra fósil con las especies más afines de *Terminalioxylon*: *T. naranjo* Schönfeld 1947 del Mioceno de Colombia; *T. porosum* Schönfeld 1947 del Mioceno de Brasil; *T. erichsenii* Mussa 1958 del Plioceno de Brasil; *T. portae* Mirioni 1965 del Plioceno de Colombia; *T. concordensis* Brea y Zucol 2001 del Pleistoceno Tardío de Argentina; *Terminalia* sp. en Pons y Franceschi 2007 del Mioceno de la Formación Pebas en Perú y *T. panotlensis* Castañeda-Posadas, Calvillo-Canadell y Cevallos-Ferriz 2009 del Mioceno de México; *T. densiporosum* Kramer 1974 especie del Mio-Plioceno de Asia; *T. doubingeri* Lemoigne 1978 especie de Mioceno del Valle Omo en Etiopía; *T. intermedium* Mädel y Müller-Stoll 1973 especie del Mioceno que tuvo su distribución en el Norte y centro de África (ver Tabla IV.27).

	<i>T. lajaum</i>	<i>T. naranjo</i>	<i>T. sp</i>	<i>T. erichsenii</i>	<i>T. porosum</i>	<i>T. portae</i>	<i>T. concordiensis</i>	<i>T. panotlensis</i>	<i>Xilotipo 22 sp. nov.</i>	<i>T. densiporosum</i>	<i>T. doubingeri</i>	<i>T. intermedium</i>
<b>AC</b>	I	I	I	I	I	I o D	D	D	D	D	D	D
<b>Porosidad</b>	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D	D
<b>Agrupación de vasos</b>	MR 2–3 o 4 y S (17%)			S y MR 2–4	MR o A		S, a veces MR 2–3	S (90%), MR 2–3	S (73%)	S, MR	S, MR	S, MR
<b>DT <math>\mu\text{m}</math></b>	80 (30–100)	100– $\geq$ 200	100–200	$\geq$ 200	100–200	100–200	180 (104–224)	110 (90–135)	45–142	$\geq$ 200	$\geq$ 200	50–200
<b>Densidad por <math>\text{mm}^2</math></b>	6–20	5–20	$\leq$ 5	$\leq$ 5	$\leq$ 5	$\leq$ 5	9 ( 5–16)	13 (9–14)	12–21	5 –20	$\leq$ 20	5–20
<b>L <math>\mu\text{m}</math></b>	312 (175–475)	350–800	350–800	170–600	350–800	$\leq$ 350	176–560	300 (80–440)	113–250	350	350	350–800
<b>Tilosis</b>	PC	C	---	PC a C	C	?	---	A	P	----	P	P
<b>Fibras</b>	S	---	S	NS	---	---	S	S	NS	S	S	NS
<b>Parénquima axial</b>	V,C,B	V,A,C	V,A,C	A,C	V,A,C	V,A,C,B	D,V,A	V,D,M	V, C, M	V, M	V, A, C, M	V, A, C
<b>Radios, Tipo</b>	Ho	Ho	He	Ho y He	Ho	Ho y He	Ho y He	Ho	He	He	Ho	He
<b>Radios, seriación</b>	1	1–3	1	1–2	1	1–3	1–2	1	2–3	1–3	1–3	1–3
<b>Radios por mm lineal</b>	17 (14–20)	4–12	4–12	$\geq$ 12	$\geq$ 12	$\geq$ 12	4–8	10 (7–12)	11 (9–15)	12	12	4–12
<b>Cristales</b>	PA y R	R	R	R	R	R	PA y R	---	----	R, PA	----	R
<b>Canales intercelulares</b>	---	---	---	---	---	---	P	---	----	---	----	----

**TABLA IV.27.** Comparación de *Terminalioxylon lajaum* (CIDPALBO-MEG 10) y *Xilotipo 22 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 154) con las especies fósiles más afines de *Terminalioxylon* (datos tomados de Schönfeld, 1947; Mussa, 1958; Mirioni, 1965; Prakash & Awasthi, 1969; Mädler-Angeljeva & Müller-Stoll, 1973; Lemoigne, 1978; Brea & Zucol, 2001; Pons & Franceschi, 2007; Castañeda-Posadas *et al.*, 2009; Ramos *et al.*, 2012a). Referencias AC = Anillos de crecimiento I = indistinguibles, D = distinguibles; Porosidad D = difusa, SC = semi-circular; Agrupación de vaso S = solitarios, MR = múltiples radiales, A = agrupados; DT = Diámetro tangencial en  $\mu\text{m}$ ; L = Longitud en  $\mu\text{m}$  Fibras S = septadas, NS = no septadas; Tilosis P = poco común, C = común, A = abundante; Parénquima axial V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, B = bandeado, D = difuso, M = marginal; Radios, tipo Ho = homogéneos, He = heterogéneos; Cristales PA = en parénquima axial, R = en radios; Canales intercelulares P = presentes.

Es importante señalar que se encontró cierta similitud de *T. lajaum* con el ejemplar descrito por Wheeler *et al.* (2007) para el Mioceno de la Formación Bakate, Fejej, Etiopía, definido como *Group IV Wood Type 6* y asignado con dudas a las familias Combretaceae? y/o Caesalpinoideae?. Las diferencias encontradas son la presencia de anillos de crecimiento demarcado, parénquima axial con bandas marginales y la presencia de canales traumáticos, estas últimas permitieron descartarlas.

*Terminalioxylon lajaum* tiene una estrecha relación con *Terminalioxylon erichsenii*, y en menor medida con *T. porosum* y *T. panotlensis* (Tabla IV.27). Con el último se diferencia en el tipo de agrupación de los vasos y en el tipo de parénquima axial. La presencia de cristales estrictamente en radios en *T. erichsenii* y *T. porosum*, además del tipo de fibras y la abundancia de parénquima axial.

Dentro de las especies fósiles con más de una célula de ancho en radios se encuentra *T. densiporosum*, *T. doubingeri*, *T. intermedium* y *Terminalioxylon tunesense* de Dupéron-Laudoueneix, si bien es una característica compartida con el ejemplar CIDPALBO-MEG 154 difieren principalmente en la presencia de fibras septadas y cristales en radios y/o parénquima axial y puntuaciones radiovasculares. Se suma a la lista de analogías el contexto tempoespacial, todas las especies *Terminalioxylon* mencionadas corresponden a períodos Mio-pliocénicos y al viejo continente.

Las características particulares del material sugieren proponer una nueva especie *Xilotipo 22* sp. nov. principalmente por la presencia de radios bi y treseriados heterogéneos y parénquima axial marginal con bandas delgadas frecuentes. Se analizó en conjunto a *Xilotipo 14* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21) y el *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151). En la tabla IV.28 se incluyeron los géneros *Anogeissoxylon* Prakash 1979, *Anogeissus* Sakala 2000, *Anogeissusoxylon* Navale 1964 y *Anogeissuxylon* Louvet 1964 los cuales mostraron más afinidad con *Xilotipo 14* gen. nov. y sp. nov. Coinciden en el diámetro de vasos desde pequeños a medianos, en la longitud de los elementos de vasos, radios heterocelulares uniseriados.

Solo *Anogeissoxylon*, *Anogeissusoxylon* y *Anogeissuxylon* presentan parénquima axial comparable con el leño en estudio y cristales en células de radios, aunque la diferencia en este punto radica en el predominio de cristales tanto en células procumbentes como cubicas y/o erectas, en el fósil en estudio solo se los observo en las células cubicas y erectas. El género fósil *Anogeissus* no presenta cristales, y Sakara (2000) la describe con un parénquima axial bandeado. Las diferencias importantes y que impide la asignación del material en análisis a alguna de ellas son las fibras septadas, posición y ausencia de cristales, razón por la cual se propone una nueva entidad taxonómica para el material *Xilotipo 14* gen. nov. y sp. nov.

En tanto que *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151) se diferencia de *Terminalioxylon* Schönfeld 1947 por presentar radios uniseriados con células agregadas parénquima axial bandeado, mientras que con *Combretoxylon* Beauchamp *et al.* 1973 se diferencia por la presencia de puntuaciones intervasculares diminutas, elementos de vasos hasta 800 µm y predominio de fibras septadas, todas esas diferencias llevan a sugerir una nueva entidad genérica y específica para el *Xilotipo 15* gen. nov. y sp. nov. que está estrechamente relacionado con el género actual *Buchenavia*.

	<i>Anogeisoxylon</i>	<i>Anogeissus</i>	<i>Anogeissusoxylon</i>	<i>Anogeissuxylon</i>	<i>Combretoxylon</i>	<i>Terminalioxylon</i>	<i>Xilotipo 14 gen. nov. y sp. nov. CIDPALBO-MEG 21</i>	<i>Xilotipo 15 gen. nov. y sp. nov. CIDPALBO-MEG 151</i>	
	Terciario - Centro-sur de Asia	Eoceno - Europa	Mioceno/Plioceno - Centro-Sur de Asia	Eoceno/Oligoceno - Norte de África	Mioceno - África Tropical	Paleógeno - América del Sur	Pleistoceno-Argentina	Pleistoceno-Argentina	
<b>Anillos de crecimientos</b>	D	D	I	I	D		D	D	
<b>Porosidad</b>				Difusa		Difusa	Difusa a diagonal	Difusa	
<b>Vasos</b>	Diámetro	Pequeños	Pequeños	Pequeños	Medianos-pequeños	Medianos-pequeños	Medianos-pequeños	Pequeños-medianos	Pequeños-medianos
	Densidad	5-40	5-40	5-40	5-40	5-20	6-14	5-10	
	Tilosis			P		P	A, raro P	Raro P	
	Elemento de vasos	350-800	≥350	≥350	350-800	350-800	270-550	125-230	
<b>PP</b>					Simple, escalariforme	Simple	Simple	Simple	
<b>PI</b>					Alternas, diminutas	Simples, alternas	Alternas, ornadas, pequeñas	Alternas, ornadas, pequeñas y medianas	
<b>Fibras</b>	Tipo		Septadas	Septadas		Septadas	No septadas, a menudo septadas	No septadas, septadas raras	
<b>Parénquima axial</b>	P, V, M	B	V, A, C	V, A, C, B	A, C	A, B	V, A, D, M	D, V, A, C, M	
<b>Radio</b>	Tipo	He	He	He	He	Ho y He	He	He, Ho	
	Seriación	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriado (2-3)	Uni-triseriadas	Uniseriados	Uniseriados (2)	Uniseriados y biseriados
	Densidad	12	12	4-12	12		17	9 (8-12)	
<b>Cristales</b>	R	A	R	R	PA	PA, R	R	PA	
<b>Canales axiales</b>				P			A	A	

**TABLA IV.28.** Análisis comparativo entre géneros fósiles de Combretaceae con *Xilotipo 14 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 21)* y *Xilotipo 15 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 151)* de la Formación El Palmar (datos tomados de Schönfeld, 1947; Louvet, 1964; Navale, 1964; Beauchamp *et al.*, 1973; Prakash, 1979, 1981; Sakara, 2000). Referencias Anillos de crecimiento, D: demarcados, I: indiferenciado; Tilosis P = presente, A = ausente; PP = placa de perforación; PI = puntuaciones intervasculares; Parénquima axial V = vasicéntrico, A = aliforme, C = confluyente, B = bandeado, D = difuso, M = marginal; Radios He = heterogéneos.

## Discusión

La familia Combretaceae de acuerdo a Cronquist (1988), Contí *et al.* (1997) y APG II (2003), pertenece al orden Myrtales en la subclase Rosidae. Este grupo taxonómico comprende 20 géneros y 500 especies con distribución geográfica dentro de la franja Pantropical (Stevens, 2001). *Combretum* y *Terminalia* son circuntropicales y en la Argentina están representados por 6 especies (Guaglianone, 1999); otros géneros se encuentran confinados en Asia, África, Madagascar y Australia. *Conocarpus* y *Laguncularia* habitan África y de la franja tropical en América mientras que *Buchenavia* Eichler, *Bucida* L., *Ramatuela* y *Thiloa* Eichler, son exclusivos de América. *Lumnitzera* y *Laguncularia* son componentes comunes de manglares.

*Terminalia* tiene unas 500 especies descriptas, aunque solo 56 aceptadas, constituido por la primer especie *T. catappa* descrita por Linneo en 1767. La distribución total se da en región tropical del mundo, comprendiendo Asia, norte de Australia, Polinesia, África, así como América Central y América del Sur donde está representado por cerca de 30 especies (Gentry, 1996; Contí *et al.*, 1997; Forzza, 2010).

En cuanto a la anatomía del leño, es variable, lo que lleva muchas veces a realizar amplios análisis de caracterización. Al respecto, van Vliet (1979) realizó una clasificación en la cual segrega en cinco grupos a las *Terminalia* en función de la disponibilidad de humedad y examina la inestabilidad en las características cuantitativas de elementos de vasos (diámetro, densidad, longitud). En aquel estudio el autor interpreta claramente la variabilidad y amplia gama (en cuanto a las características anatómicas) de los elementos conductores que se pueden encontrar en los leños, por consiguiente la diversidad de especies dentro del género reducida a estos cinco grupos influenciados por el medio donde crecen.

El material *Terminalioxylon lajaum* (CIDPALBO-MEG 10) descrito por Ramos *et al.* (2012a) fue comparado con la especie actual *Terminalia australis*, especie arbórea nativa distribuida por numerosas provincias de Argentina entre ellas Misiones, Salta, Santa Fe, Tucumán, etc. (Tortorelli, 1956; IBD, 2011). Las diferencias claramente marcadas entre la especie actual y fósil son el tipo de parénquima axial y la disposición de los vasos. Détienne & Jacquet (1983) encontraron que la localización y tipo de cristales son de importancia diagnóstica en *Terminalia*, en este trabajo es un carácter que junto a otros determina la afinidad de los materiales en estudio.

Al desarrollar el análisis comparativo entre especies *Terminalia* de América y África se halló una característica que muestra ser común de esta última región, “radios multiseriados”, dentro del género esta característica pareciera ser más común en las especies africanas en comparación a las especies Americanas donde predominan especies *Terminalia* con radios generalmente uniseriados. Algunos autores como Barghoorn (1941), Frost (1930), Kribs (1935), Silva *et al.* (1989), entre otros, aportaron evidencia corroborativa de modificación progresiva que se podían reconocer en los detalles estructurales y organización del xilema secundario. Pero principalmente Kribs y Barghoorn llegaron a dar explicaciones evolutivas de los radios medulares, concluyendo que la tendencia de los radios a especializarse se ve reflejado por la pérdida de su heterogeneidad (entendiéndose por ello a la presencia

de células erectas, células cúbicas y procumbentes en un mismos radio), dando lugar a la homogeneidad (células procumbentes solamente o células erectas solamente). Siguiendo este criterio se podría sugerir una presencia de especies terminalias más primitivas en el viejo continente, no descartando así su posible origen o centro de dispersión al continente Africano.

Desde un punto de vista genético, resultados de investigaciones de secuencias de ADN de ribosoma nuclear interno de espaciador transcrito regional (ITS), genes de plástidos *rbcL* y el espaciador intergénico entre los genes *psaA* y *ycf3* sugieren relaciones filogenéticas entre los integrantes de la subfamilia Combretaceae dando como resultado la relación de grupo hermano entre *Anogeissus* y *Conocarpus* (Tan *et al.*, 2002), la vinculación entre ambos grupos se refleja también en la estructura del xilema secundario.

Yáñez-Espinosa *et al.* (2009) sugieren que algunas especies de Combretaceae como *Laguncularia racemosa* son susceptibles a los cambios ecológicos en su entorno, desencadenando modificación de su estructura en respuesta a ello. Para el caso de *Conocarpus*, van Vliet (1979) afirma que la anatomía de madera es avanzada y las características están relacionadas directamente con el clima. Schmitz *et al.* (2006) interpretan que los vasos numerosos favorecen la protección contra la cavitación en ambientes versátiles de mangles por ejemplo, siguiendo esta postura el leño en análisis *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. no posee una densidad importante de vasos por lo que podríamos pensar que no estuvo expuesto a un ambiente estresado con respecto a ello, más bien la densidad de vasos es moderadamente numerosa (*sensu* Chattaway, 1932). Las descripciones de *Conocarpus* aportadas por León (2001c) para los mangles de Venezuela concuerdan con las conclusiones de Schmitz *et al.* (2006). Una diferencia no menor y que contrasta con las descripciones de van Vliet (1979) son las fibras septadas, en el material en análisis no se las observaron coincidiendo entonces con la madera descrita por León (2001c).

Miembros cercanos filogenéticamente a *C. erectus*, como es *C. lancifolius* en condiciones semiáridas y suelos arenosos es un buen productor de biomasa, en particular en verano y tiene la particularidad de ser sensible ligeramente a las heladas, este último es un aporte importante en el estudio evolutivo-biogeográfico y la ausencia actual de integrantes de *Conocarpus* en las áreas más cálidas y húmedas de Argentina.

La presencia abundante de cristales y su disposición en la anatomía de madera es una característica del *Xilotipo* 14 gen. nov. y sp. nov. que, entre otros, lo hacen afín al género *Conocarpus*. Los cristales son comunes en las especies de mangles, ya que las concentraciones altas de iones calcio facilitan la asimilación por parte de la planta. No obstante, este carácter es diagnóstico de la familia Combretaceae, y dentro de este grupo las especies de *Conocarpus* y algunas *Anogeissus* presentan cristales exclusivamente en células cúbicas y/o erectas (van Vliet, 1979; León, 2001c).

*Buchenavia* Eichl. fue establecido en 1866 por Eichler (1839-1887) (Exell & Stace 1963) el cual inicialmente propuso ocho especies para el género. Sin embargo, Alwan & Stace (1985) en su estudio de las Combretaceae Neotropicales establecen 21 especies válidas.

Dicho género es parte de la tribu Terminalieae de la familia Combretaceae y más estrechamente relacionada con *Terminalia* (Exell & Stace 1963). Stace (com. pers., 1989) sostiene que no existen diferencias vegetativas absolutas entre *Buchenavia* y *Terminalia* mientras que las diferencias en la flor y la fruta son siempre muy demarcadas.

En este trabajo la familia Combretaceae en la Formación El Palmar están representadas por *Terminalioxylon lajaum* (Ramos *et al.*, 2012a) y tres nuevas entidades taxonómicas *Xilotipo 22* sp. nov. afín a la especie actual *Terminalia virens*, *Xilotipo 14* gen. nov. y sp. nov. con una afinidad estrecha a *Conocarpus* y el *Xilotipo 16* gen. nov. y sp. nov. vinculado con *Buchenavia*.

Orden SAPINDALES Berchtold y J. Presl 1820

Familia ANACARDIACEAE R. Brown 1818

Género *Astroniumxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001

**Especie tipo** *Astroniumxylon portmannii* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001

***Astroniumxylon 16* sp. nov.**

**Figura IV.61. 1–14; Figura IV.62. 1–9; Figura IV.63. 1–12**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 19, CIDPALBO-MIC 495. (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana. Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 130, CIDPALBO-MIC 1553 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Chajarí. Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 146, CIDPALBO-MIC 1569. (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho. Entre Ríos, Argentina

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

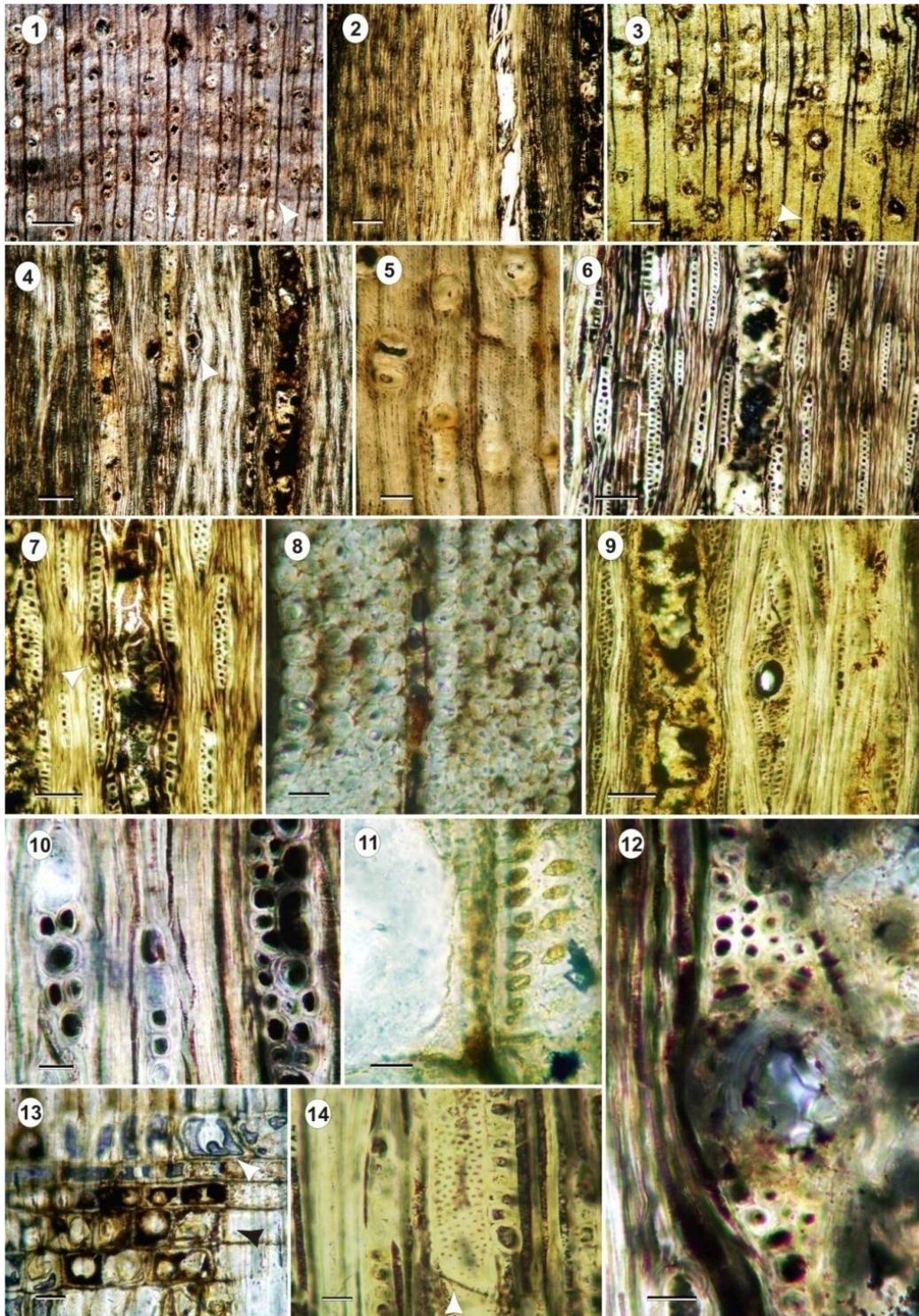
**Afinidad botánica.** Afín a la Familia Anacardiaceae y al género *Astronium* Jacq.

**Descripción.** En corte transversal, se observan anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal en bandas delgadas de 3 células de ancho (Fig. IV.62. 1) y por disminución del diámetro radial de las fibras (Fig. IV.61. 1, 3). Porosidad difusa, sin patrón de distribución (Fig. IV.63. 1, 3). Vasos solitarios (75%), múltiples radiales de 2 y 3 (20%), y de más elementos (5%), de contorno circular a levemente oval (Fig. IV.61. 1, 5). Diámetro tangencial promedio de 68 (35–127)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 77 (20–134)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared 7 (5–10)  $\mu\text{m}$ , son delgadas. Presentan tilosis abundante y depósitos oscuros en el lumen de los vasos (Fig. IV.63. 7, 12). Densidad de 19 (14–26) por  $\text{mm}^2$ , moderadamente numerosos a numerosos. Radios numerosos, de 15 (11–19) por  $\text{mm}$  lineal (Fig. IV.63. 1, 5). Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme a confluyente, y apotraqueal constituido por bandas delgadas (Fig. IV.61. 1, 3; IV.63. 3, 12). Fibras

angulares a ovales, distribuidas radialmente, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$ , paredes gruesas con un espesor promedio de 4 (2–5)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.61. 8; IV.63. 7, 12).

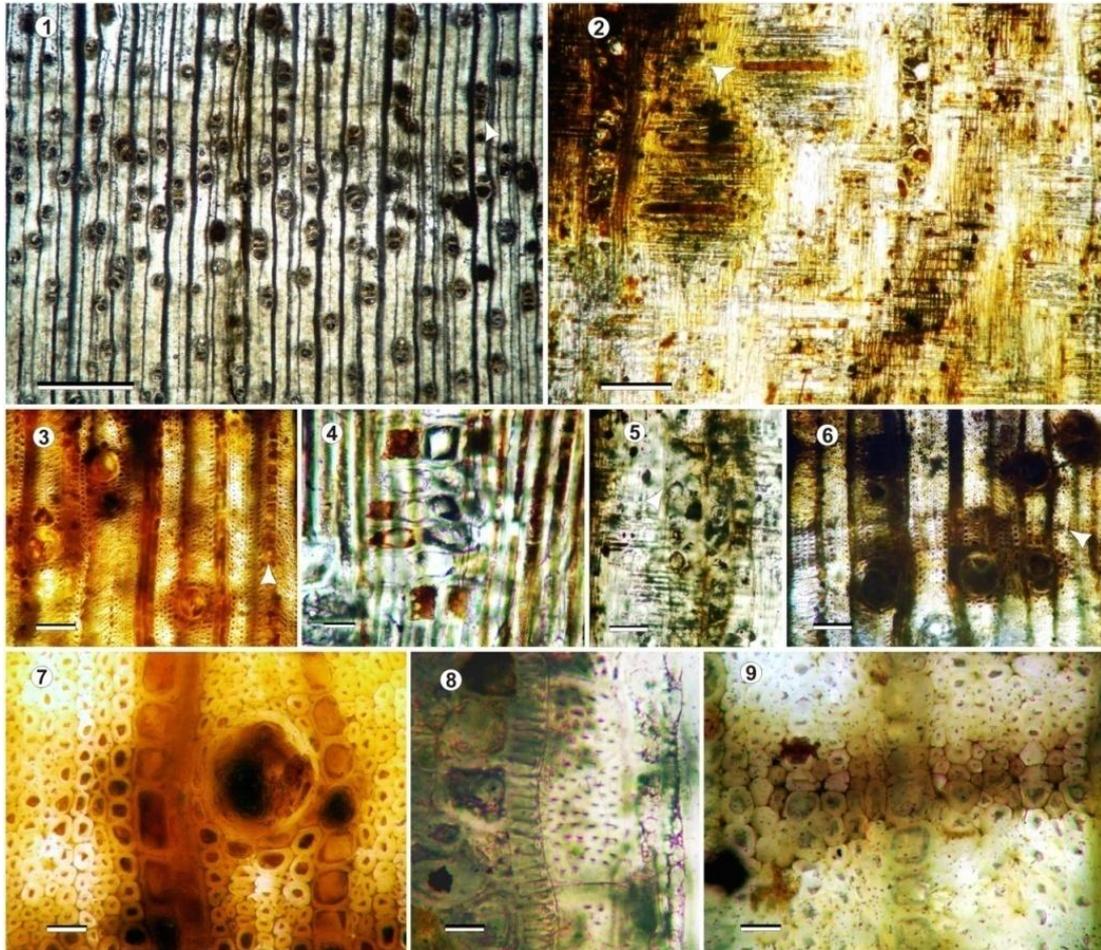
En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto recto a levemente sinuoso, longitud promedio de 225 (125–275)  $\mu\text{m}$ , cortos. Puntuaciones intervasculares ovales a circulares, pequeñas a medianas y alternas, diámetro promedio de 5 (3–8)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.61. 11, 14; IV.62. 10; IV.63. 9). Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos (Fig. IV.60. 2, 14). Radios heterogéneos y heterocelulares (Fig. IV.61. 10, 13), predominan los uniseriados (52%), biseriados (38%) y en menor proporción los triseriados (10%) (Fig. IV.61. 6, 7, 9, 10). Muchos de los radios multiseriados (5–6), presentan canales intercelulares esquizógenos con contenidos oscuros, en número de uno (1) por radio. Los canales presentan un diámetro promedio de 55 (45–70)  $\mu\text{m}$ . (Fig. IV.61. 4, 9, 12; IV.62. 5; IV.63. 2, 4, 8, 11). Los radios sin canales son delgados con un promedio de 37 (15–66)  $\mu\text{m}$ , son bajos con una altura promedio de 300 (80–500)  $\mu\text{m}$ , y de 22 (3–47) expresados en número de células (Fig. IV.61. 6, 7, 9; IV.63. 4). Las fibras son principalmente no septadas (Fig. IV.61. 7, 8; IV.63. 8).

En corte longitudinal radial, los radios son heterocelulares constituidos por células procumbentes en el cuerpo y células erectas marginales. Se observan cristales y depósitos oscuros en su lumen (Fig. IV.61. 13; IV.62. 4, 5, 9; IV.63. 6, 10).

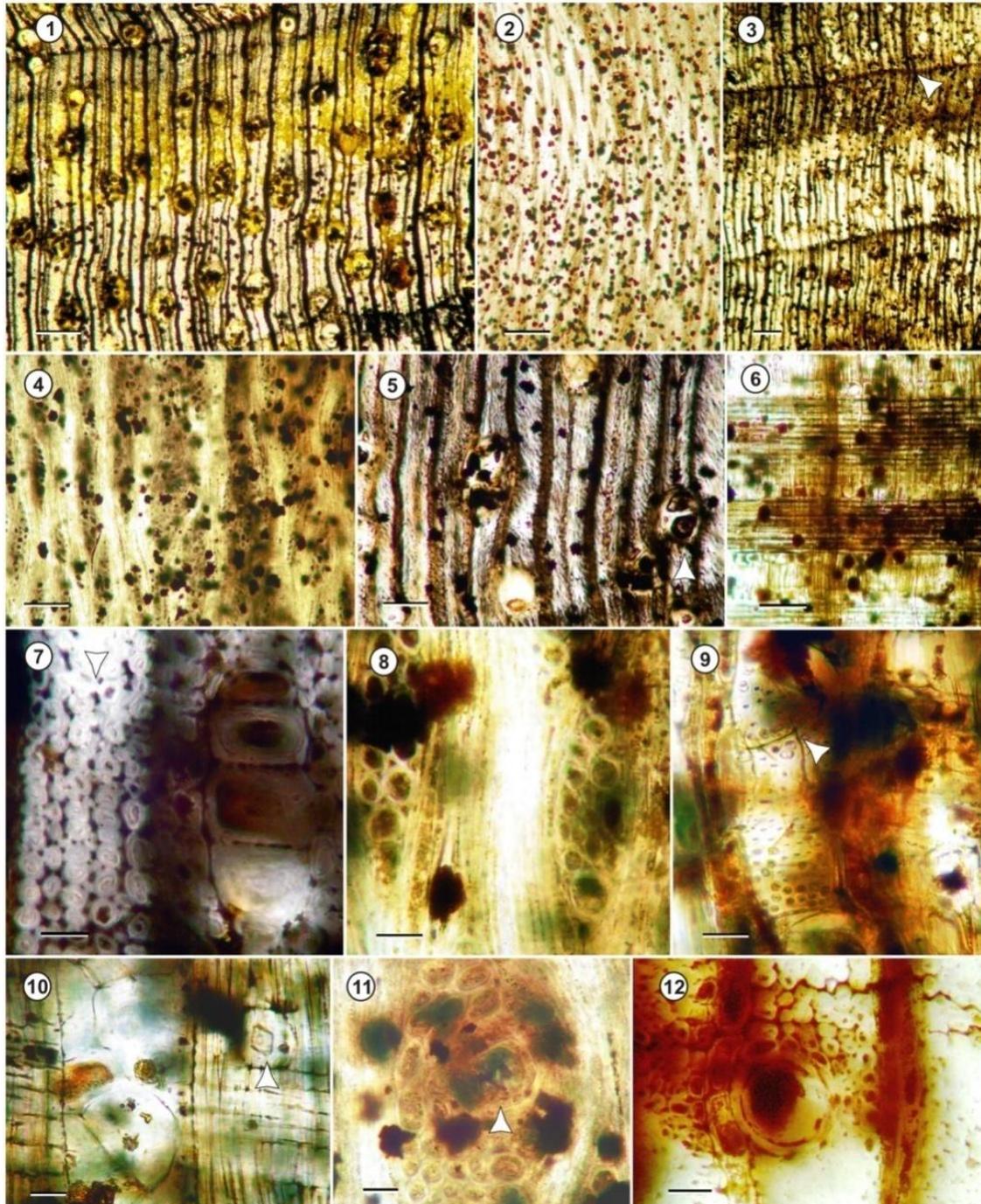


**FIGURA IV.61.** *Astroniumxylon 16 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 19). **1**, distribución de los vasos y presencia de anillo de crecimiento (flecha), **2**, vista general de los radios y los elementos de vasos; **3**, vista general de los vasos, el parénquima axial vasicéntrico (flecha) y el trayecto rectilíneo de los radios; **4**, radios multiseriados con canales secretores (flecha) y elementos de vasos con depósitos oscuros; **5**, detalle de vasos solitarios y múltiples radiales; **6**, **7**, detalle de radios uniseriados y uniseriados con células agregadas y cristales presentes en las células de los extremos (flecha); **8**, detalle de fibras con paredes gruesas con tendencia a la disposición rectilínea; **9**, detalle de un radio multiseriado con un canal secretor con contorno circular; **10**, detalle de radios heterogéneos; **11**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y ovales; **12**, detalle de canal radial esquizógeno; **13**, detalle de radios heterocelulares constituidos por células procumbentes (flecha negra) y cuadradas (flecha blanca); **14**, vista

general de un vaso con puntuaciones intervasculares y tabique oblicuo (flecha). Corte transversal: 1, 5, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 6, 7; 9, 10, 12, 14; Corte longitudinal radial: 3, 11, 13. Escalas gráficas: 1-4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 5-8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 9, 10, 12-14 = 20  $\mu\text{m}$ ; 11 = 10  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.62.** *Astroniumxylon 16 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 130). **1**, vista general donde se observa la porosidad difusa, los anillo de crecimiento (flecha) y el parénquima axial vasicéntrico escaso; **2**, vista general de radios heterocelulares con canales intercelulares esquizógenos con contenidos oscuros (flecha), elemento de vasos con trayecto rectilíneo con depósitos oscuros; **3**, detalle de vasos solitarios, disposición de fibras con paredes gruesas y radios multiseriados, donde se observan las células cúbicas de los radios con cristales (flecha); **4**, detalle de radios heterocelulares con cristales prismáticos en su interior y fibras no septadas; **5**, detalle de elemento de vasos con tilosis abundante y tabiques oblicuos (flecha); **6**, detalle de vasos en series múltiples radiales de 2 elementos con parénquima axial confluyente y en bandas delgadas (flecha); **7**, detalle de vaso solitario de paredes delgadas con tilosis, rodeado de parénquima axial vasicéntrico; **8**, puntuaciones intervasculares pequeñas, ovals y alternas; **9**, detalle de parénquima axial terminal o en banda delgadas. Corte transversal: 1, 3, 6, 7, 9; Corte longitudinal radial: 2, 4, 5, 8. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3, 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 4, 5, 7 - 9 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.63.** *Astroniumxylon 16* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 146). **1**, vista general donde se observa la porosidad difusa, la alta frecuencia de radios por mm lineal y el parénquima axial escaso; **2**, vista general de los radios; **3**, vista general de la disposición del parénquima axial apotraqueal formando los anillos de crecimiento (flecha); **4**, detalle de la disposición de los radios multiseriados con canales esquizógenos y radios delgados sin canales; **5**, detalle de los radios anchos y delgados, de vasos solitarios y múltiples radiales, algunos con tilosis (flecha); **6**, detalle de radios heterocelulares constituidos por células procumbentes en el cuerpo y cuadradas en los extremos marginales; **7**, detalle de vasos en serie múltiples radiales de 4 elementos y disposición radial de las fibras gruesas con paredes gruesas; **8**, detalle de radios biseriados y triseriados y de las fibras no septadas; **9**, detalle de elementos de vasos cortos con tabiques levemente oblicuo (flecha) y puntuaciones intervasculares alternas; **10**, detalle de células cuadradas de radios con un cristal prismático en su interior; **11**, detalle de radio multiseriado con un canal intercelular esquizógeno con contenidos oscuros (flecha); **12**, detalle de vaso solitario pequeño rodeado por parénquima axial vasicéntrico. Corte transversal: 1, 3, 5, 7, 12; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 8, 9, 11; Corte longitudinal radial: 6, 10. Escalas gráficas: 3 = 250µm; 1, 2 = 200µm; 4-6 = 100µm; 7-12 = 20µm.

*Astroniumxylon 17 sp. nov.***Figura IV.64. 1–11; Figura IV.65. 1–10**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 2, CIDPALBO-MIC 156 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 157, CIDPALBO-MIC 1580 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

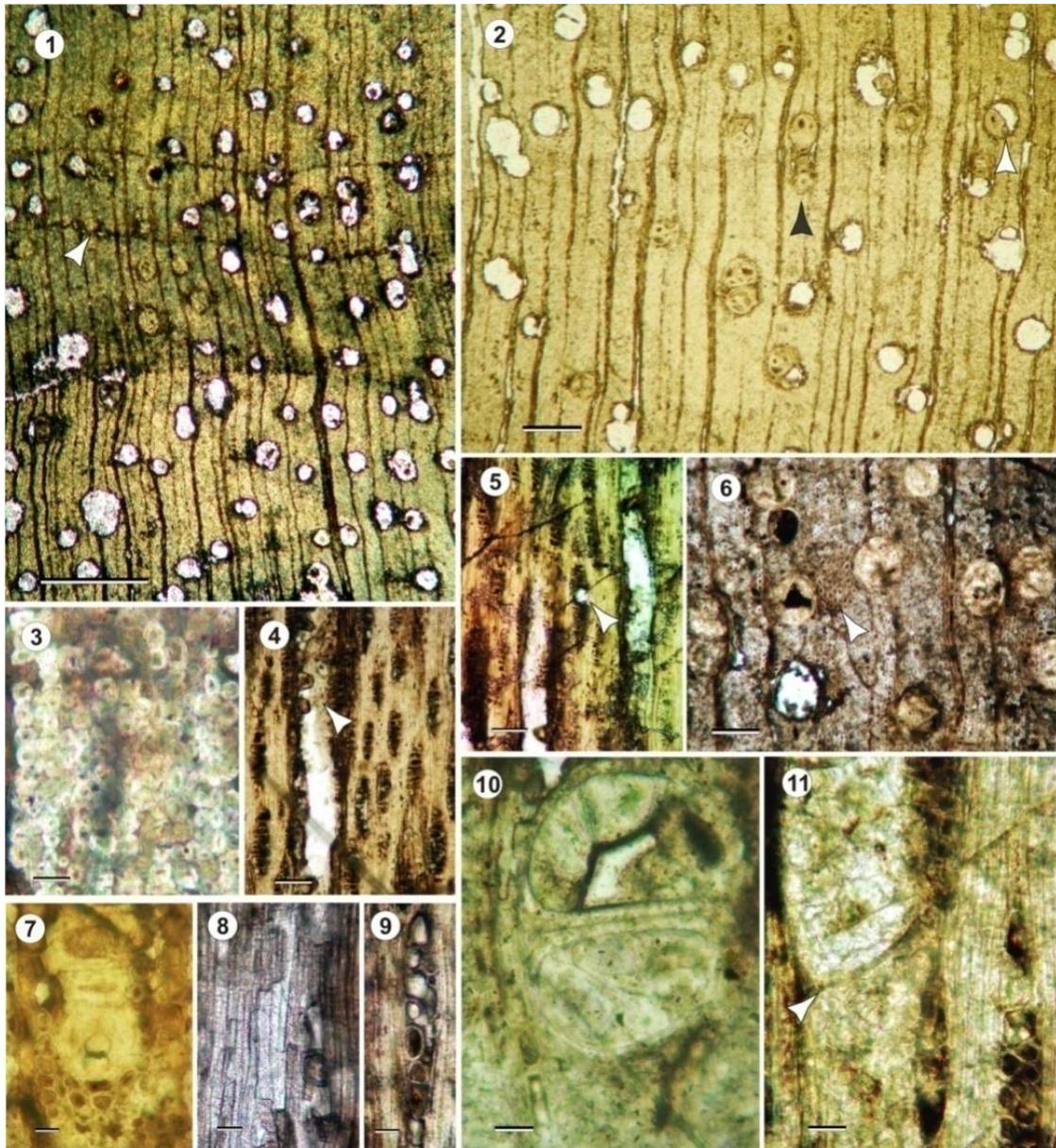
**Afinidad botánica.** Anacardiaceae. *Astronium* Jacq.

**Sinónimos:** 2005 *Schinopsixylon* sp. Zucol *et al.* 2005, Journal of South American Earth Sciences 20: 33–43, 36, fig. 4. A–C (CIDPALBO-MEG 2).

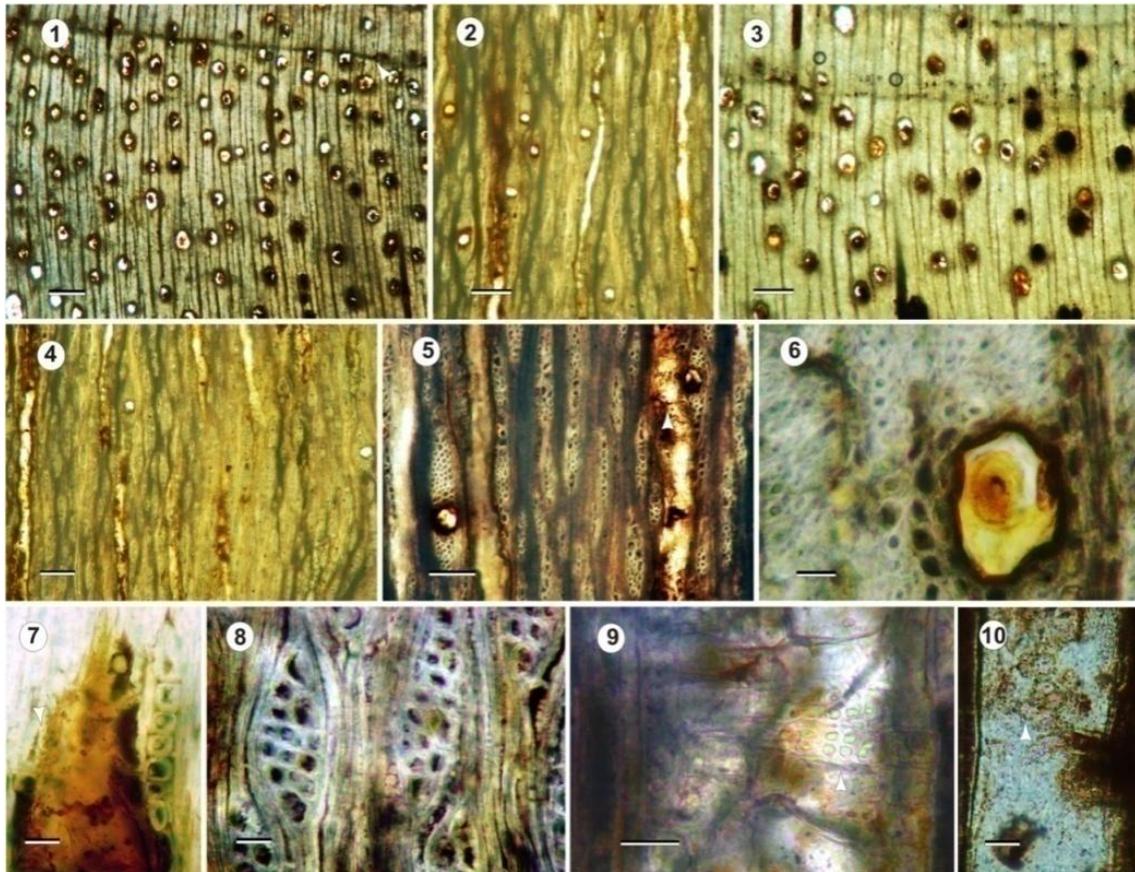
**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal en bandas de 3 células de ancho (Fig. IV.64. 1; 5. 1). Porosidad difusa a levemente semicircular, con tendencia a la disposición en patrones diagonales. Vasos solitarios (73%), en series múltiples radiales de 2 (16%), 3 (3%) y de más elementos (5%), son circulares y levemente ovals (Fig. IV.64. 1, 2, 6; IV.65. 1, 3, 6). Diámetro tangencial promedio de 62 (25–85)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 83 (43–119)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared de 8 (5–10)  $\mu\text{m}$ , son delgadas (Fig. IV.64. 10). Tilosis presente. Densidad promedio de vasos de 18 (14–22) por  $\text{mm}^2$ , son moderadamente numerosos (Fig. IV.65. 3, 6). Radios numerosos, de 12 (11–14) radios por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico, aliforme a confluyente y apotraqueal constituido por bandas delgadas y/o marginales (Fig. IV.64. 1, 2, 6, 7). Fibras con disposición en hileras radiales comprimidas y de tamaño poco variable, diámetro promedio de 14 (7–18)  $\mu\text{m}$ , de contorno oval a angular, espesor promedio de sus paredes de 6 (2–8)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.64. 3; IV.65. 6).

En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto recto a levemente sinuoso, longitud promedio de 331 (100–457)  $\mu\text{m}$ , son cortos (Fig. IV.64. 2, 4, 5). Puntuaciones intervasculares areoladas, medianas y alternas, miden entre 8–10  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. IV.65. 10). Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos (Fig. IV.64. 4, 5, 11; IV.65. 5). Radios heterogéneos, heterocelulares constituidos por células procumbentes y células erectas en el cuerpo, estas últimas con cristales prismáticos (Fig. IV.64. 4, 5, 9, 11), predominan los bi y triseriados (80%), uniseriados (18%) y en muy baja proporción hasta 7 células de ancho (2%) (Fig. IV.64. 9). Los radios multiseriados presentan canales intercelulares esquizógenos que miden entre 30 y 100  $\mu\text{m}$  de diámetro, uno por radio. Los radios multiseriados miden entre 40 y 120  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. IV.64. 5; IV.65. 5, 7, 8). Los radios sin canales miden 26 (13–41)  $\mu\text{m}$  de ancho, son bajos con una altura promedio de 214 (100–394)  $\mu\text{m}$ , y de 18 (6–30) expresados en número de células (Fig. IV.64. 4). Puntuaciones radiovasculares con un diámetro de

10–12  $\mu\text{m}$  ovales y aparentemente simples (Fig. IV.65. 9). Se observaron fibras no septadas, aunque son escasas las fibras septadas (Fig. IV.64. 8).



**FIGURA IV.64.** *Astroniumxylon* 17 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 2). **1**, vista general donde se observa los anillos de crecimiento (flecha), la porosidad difusa y la tendencia a la disposición en patrones diagonales; **2**, vista general donde se observa el trayecto de los radios multiseriados, vasos solitarios (flecha blanca) y en series múltiples radiales con depósitos (flecha negra); **3**, detalle de las fibras con tendencia a la disposición en hileras radiales; **4**, detalle de radios multiseriados y elementos de vasos con tilosis (flecha); **5**, detalle de radios multiseriados con canales esquizógenos (flecha) y tabiques oblicuos; **6**, detalle de vasos solitarios con contornos circulares y parénquima axial confluyente (flecha); **7**, detalle de vasos en series múltiples radiales y parénquima paratraqueal vasicéntrico; **8**, detalle de fibras septadas y no septadas; **9**, detalle de un radio heterogéneo y heterocelular; **10**, detalle de las paredes delgadas de vasos; **11**, detalle de un vaso con tabique oblicuo (flecha). Corte transversal: 1–3, 6, 7, 10; Corte longitudinal tangencial: 4; 5, 8; 9, 11. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4–6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 3, 7–11 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.65.** *Astroniumxylon 17 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 157). **1**, vista general donde se observan los anillos de crecimiento (flecha), la disposición de los vasos y el parénquima axial vasicéntrico escaso; **2**, vista general de los radios multiseriados, con y sin canales esquizógenos; **3**, detalle donde se observan la porosidad difusa, la disposición en patrones diagonales y los vasos predominantemente solitarios; **4**, vista general de los elementos de vasos con trayecto rectilíneo a sinuoso y alta frecuencia de radios multiseriados; **5**, detalle de radios con canales esquizógenos y elementos de vasos con tabiques oblicuos; **6**, detalle de vaso solitario rodeado de parénquima axial vasicéntrico; **7**, detalle de un radio uniseriado y vasos con abundante depósitos oscuros (flecha); **8**, detalle de radios multiseriados y heterocelulares; **9**, detalle de puntuaciones radiovasculares aparentemente simples (flecha); **10**, detalle de vasos con puntuaciones intervasculares areoladas con disposición alterna (flecha). Corte transversal: 1, 3, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 5, 7–10. Escalas gráficas: 1 = 250  $\mu\text{m}$ ; 2–4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6–10 = 20  $\mu\text{m}$ .

*Xilotipo 18* gen. nov. y sp. nov.

**Figura IV.66. 1–6; Figura IV.67. 1–9; Figura IV.68. 1–10**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 134, CIDPALBO-MIC 1557 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 136, CIDPALBO-MIC 1559 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Río Uruguay, Concordia, Entre Ríos, Argentina

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 155, CIDPALBO-MIC 1578 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Santa Ana, Entre Ríos, Argentina).

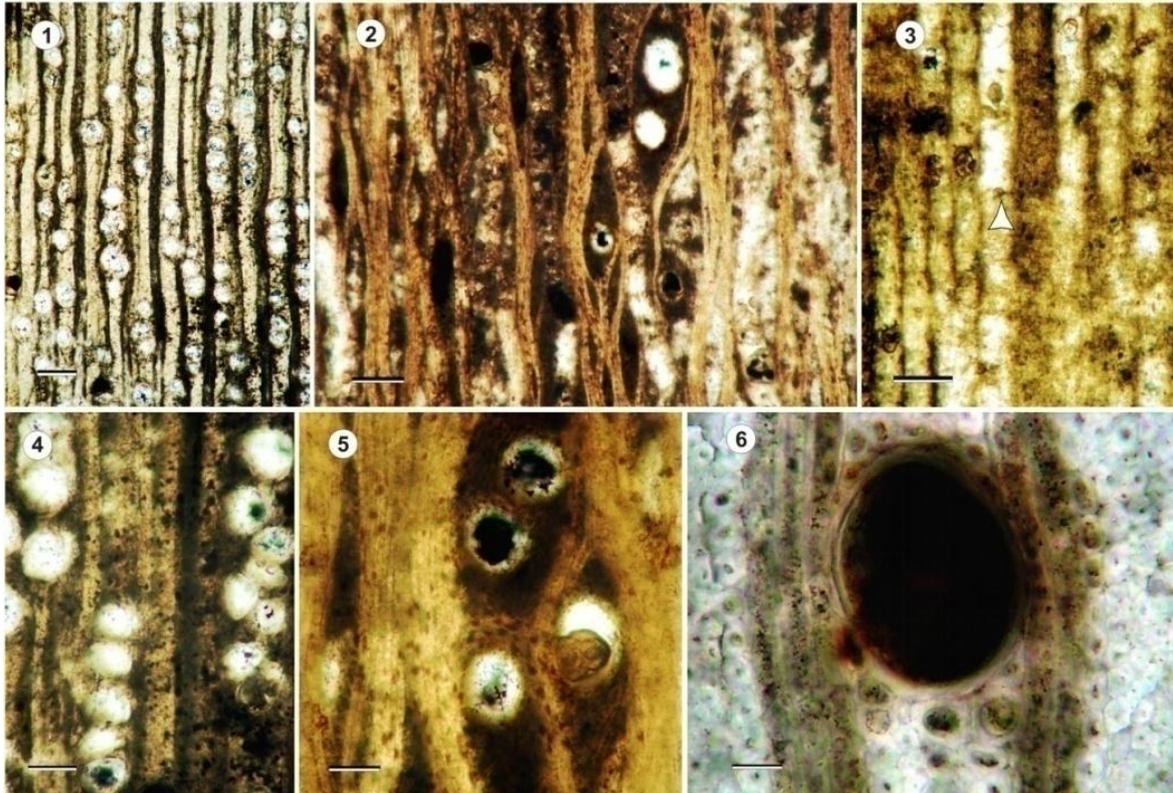
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

**Afinidad botánica.** Afín a la familia Anacardiaceae y al género *Loxopterygium* Griseb.

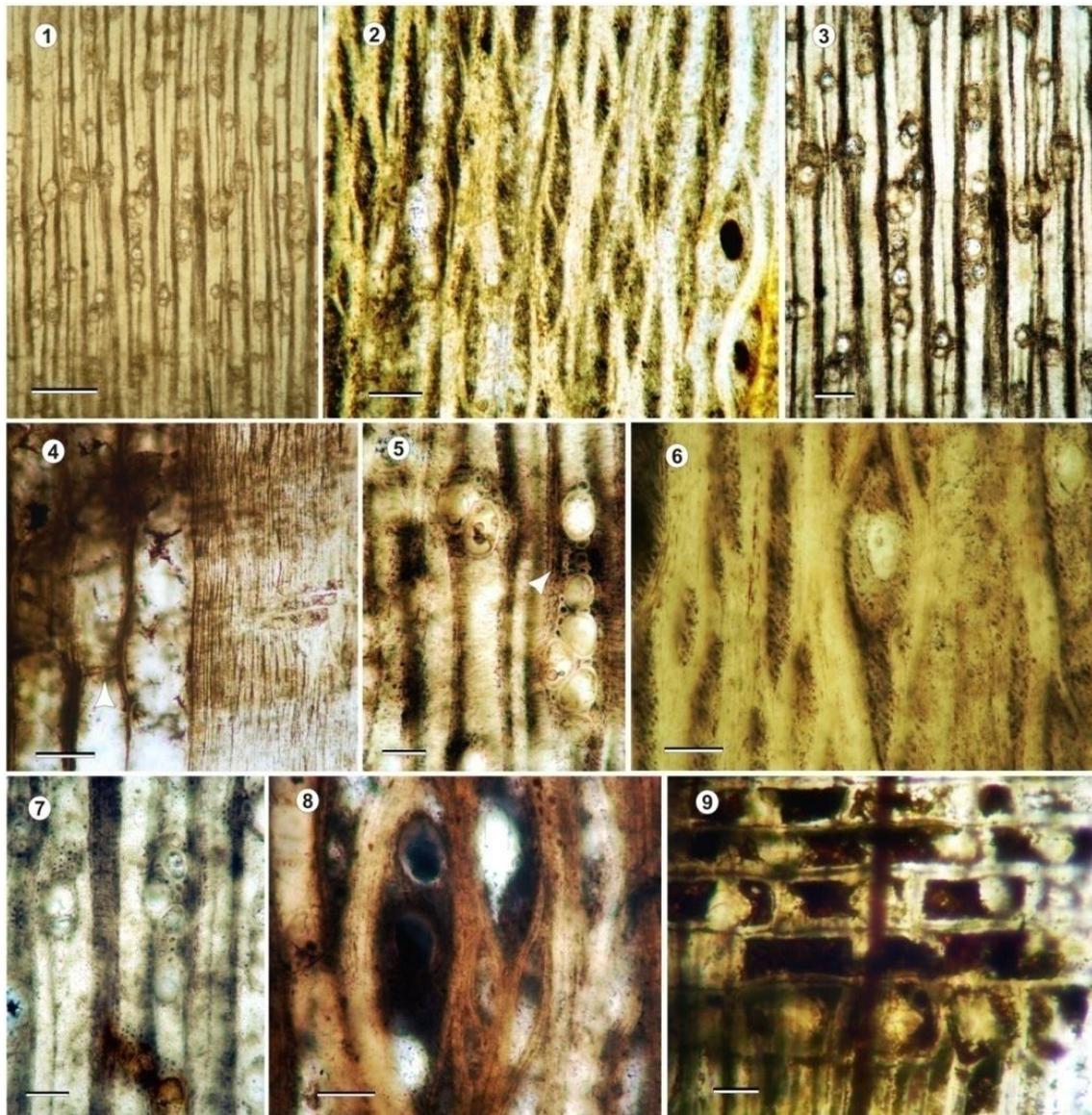
**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimientos indiferenciados, posiblemente demarcado levemente por parénquima axial en CIDPALBO-MEG 155 (Fig. IV.68. 1). Porosidad difusa y vasos con tendencia a la disposición radial, siendo rara la disposición diagonal en CIDPALBO-MEG 136. Predominan vasos dispuestos en series radiales de 2–4 elementos (64%), solitarios (31%), y agrupados (5%), de contorno circular a levemente oval (Fig. IV.66. 1, 4; IV.68. 1, 3, 5, 8). Diámetro tangencial promedio de 67 (46–101)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 72 (42–109)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared de 9 (7–12)  $\mu\text{m}$ , son delgadas (Fig. IV.66. 6; IV.67. 1, 3, 5; IV.68. 8). Los vasos presentan tilosis y depósitos oscuros en el lumen. Densidad promedio de vasos de 25 (19–31) por  $\text{mm}^2$ , numerosos. Radios numerosos, de 8 (7–10) radios por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico y confluyente al unir vasos dispuestos radialmente próximos uno del otro (Fig. IV.66. 6; IV.67. 3, 5; IV.68. 1, 3, 8). Fibras de contorno oval, menos frecuentes circular a angular, se distribuyen radialmente y de tamaño poco variable, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$ , paredes gruesas (Fig. IV.66. 6; IV.67. 5, 7).

En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto recto a levemente sinuoso, entre 310 (200–400)  $\mu\text{m}$  de longitud. La poca preservación del material en la muestra CIDPALBO-MEG 134 y CIDPALBO-MEG 136 impidió tomar medidas a las puntuaciones intervasculares sin embargo en CID-PALBO 155 se observan puntuaciones intervasculares ovales, alternas, pequeñas a medianas entre 6 y 10  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fig. IV.68. 9). Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos (Fig. IV.66. 3; IV.67. 4). Radios heterogéneos, heterocelulares constituidos por células procumbentes y células erectas en el cuerpo. Predominan los triseriados (58%), uniseriados y biseriados (36%), multiseriados de más de 4 células de ancho (20%). Los radios multiseriados (entre 110 y 200  $\mu\text{m}$  de ancho) presentan canales esquizógenos, un o dos canales por radio (Fig. IV.66. 2, 5; IV.67. 6, 8; IV.68. 4), tienen una altura entre los 350 y 825  $\mu\text{m}$ . Los canales radiales tiene un diámetro promedio de 93 (45–125)  $\mu\text{m}$ . Radios delgados y altos sin canales con 60 (30–90)  $\mu\text{m}$  de ancho, y con una altura promedio de 503 (110–900)  $\mu\text{m}$ , y de 20 (4–37) expresados en número de células (Fig. IV.68. 2, 4, 7). Las fibras no presentan buena preservación, sin embargo parecieran ser septadas (Fig. IV.66. 5).

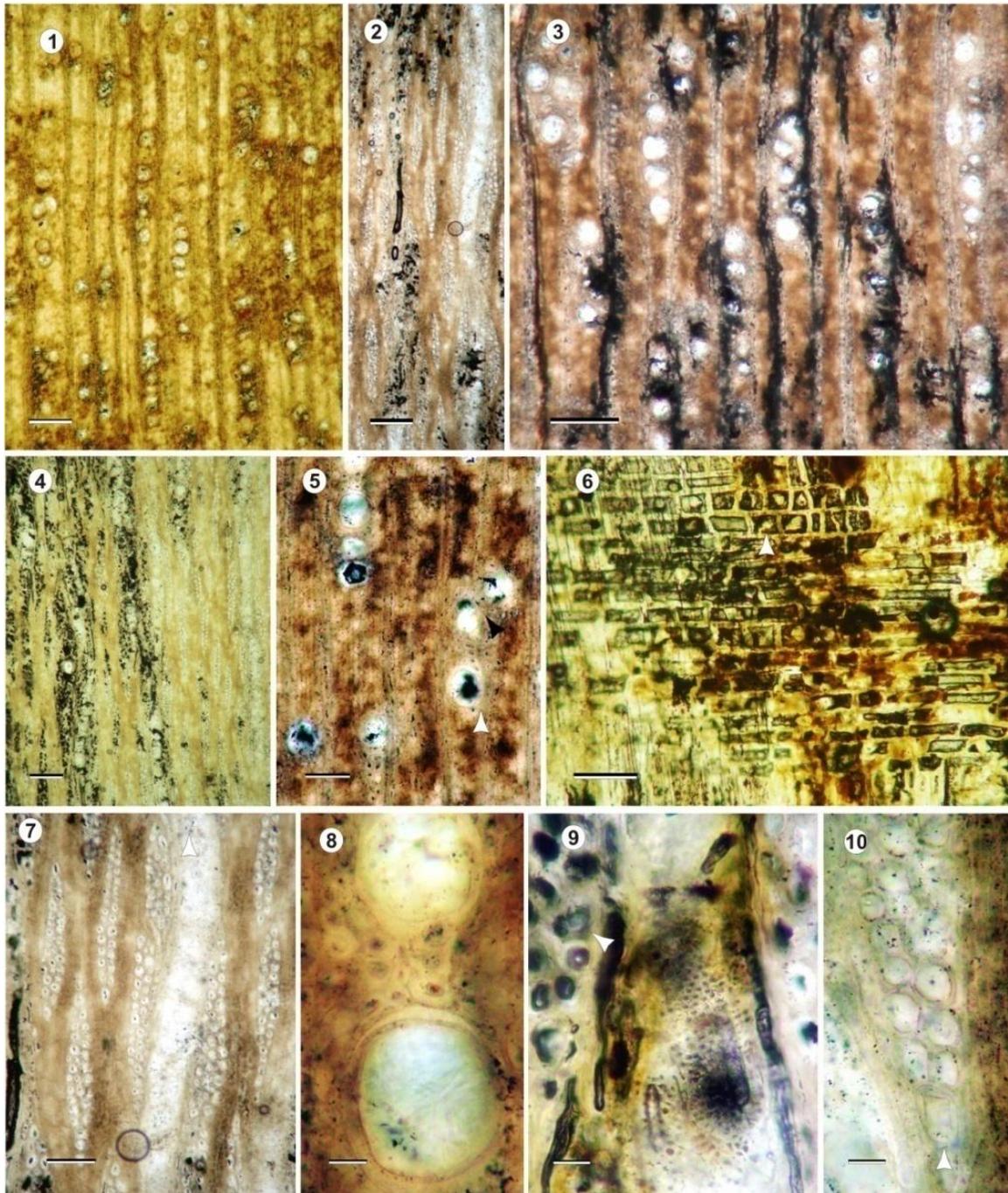
En corte longitudinal radial se observan las células procumbentes en el cuerpo de los radios y las células cuadradas en el cuerpo y en los extremos de las radios, estas últimas células generalmente presentan cristales prismáticos (Fig. IV.67. 2, 8, 9; IV.68. 6, 9, 10).



**FIGURA IV.66.** *Xilotipo 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 134)*. **1**, vista general de porosidad en patrones radiales de vasos, agrupamiento de los mismos y parénquima axial escaso; **2**, vista general de sistema de radios con y sin canales resiníferos; **3**, vasos agrupados y elementos de vasos vistos desde corte longitudinal radial, tabiques levemente oblicuos (flecha); **4**, detalle de vasos en serie múltiples de 2 y 4 elementos; **5**, detalle de radios con uno y dos canales cada uno; **6**, detalle de vaso solitario de paredes delgadas con parénquima axial vasicéntrico y disposición de fibras con paredes gruesas. Corte transversal: 1, 4, 6; Corte longitudinal tangencial: 2, 3, 5. Escalas gráficas: 1-3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4, 5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.67.** *Xilotipo 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 136)*. 1, vista general de la disposición de los vasos, parénquima escaso vasicéntrico y radios anchos; 2, vista general de radios multiseriados con y sin canales resiníferos; 3, vasos dispuestos en series múltiples, radios con trayecto rectilíneo; 4, elementos de vasos cortos, tabiques levemente oblicuos (flecha), fibras no septadas; 5, detalle de vasos solitarios y agrupados, células de parénquima axial confluentes (flecha); 6, detalle con poca preservación del material, muestra radios con alturas variables; 7, detalle de características y disposición de fibras, parénquima axial y radios; 8, detalle de vasos con tilosis, radio con dos canales resiníferos; 9, detalle de células cúbicas de los radios dispuestas en hileras marginales con vestigios de cristales prismáticos y células procumbentes en el cuerpo de los mismos. Corte transversal: 1, 3, 5, 7; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 8; Corte longitudinal radial: 4, 9. Escalas gráficas: 1= 500  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4 – 8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 9 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.68.** *Xilotipo 18 gen. nov. y sp. nov. (CIDPALBO-MEG 155)*. **1**, vista general de disposición de vasos, porosidad y radios anchos; **2**, sistema de radios y elemento de vasos delgados; **3**, vasos en serie múltiples, agrupados y solitarios, parénquima axial vasicéntrico a confluyente; **4**, vista general de radios múltiseriados con canales resiníferos; **5**, vasos solitarios (flecha blanca), parénquima axial confluyente (flecha negra); **6**, radios heterocelulares constituidos por células procumbentes en el cuerpo y células cuadradas en hileras marginales con vestigios de cristales prismáticos en su interior (flecha); **7**, radios tri y biseriados, elemento de vasos con tabique oblicuo (flecha); **8**, detalle de vasos con paredes delgadas; **9**, puntuaciones intervasculares ovales, alternas y células de radios con depósitos oscuros (flecha); **10**, detalle de células de radios, célula del extremo con cristal prismático (flecha). Corte transversal: 1, 3, 5, 8; Corte longitudinal tangencial: 2, 4, 7, 9, 10. Corte longitudinal radial: 6. Escalas gráficas: 1 = 500  $\mu\text{m}$ ; 2–4=200  $\mu\text{m}$ ; 5 – 7 = 100  $\mu\text{m}$ ; 8 – 10 = 20  $\mu\text{m}$ .

Género *Schinopsisylon* Lutz 1979  
**Especie tipo** *Schinopsisylon herbstii* Lutz 1979  
*Schinopsisylon herbstii* (este trabajo)

**Figura IV.69. 1-11**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 159, CIDPALBO-MIC 1568 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

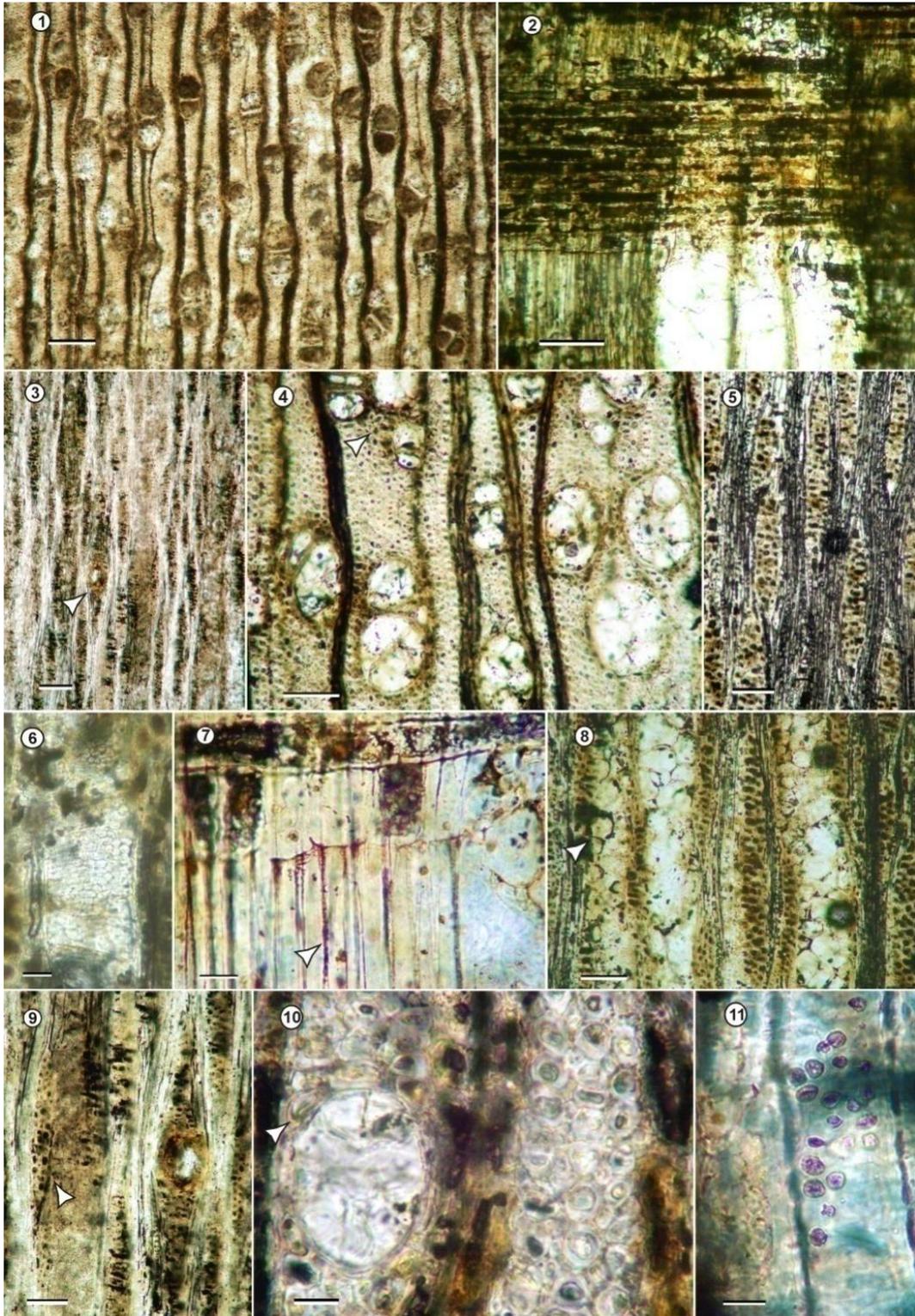
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

**Afinidad botánica.** Afín a la familia de Anacardiaceae y al género *Schinopsis* L.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimientos demarcados levemente por compresión radial de fibras, porosidad difusa (Fig. IV.69. 1). Predominan vasos solitarios 70 % y múltiples radiales de 2 elementos (20%), de más de 3 elementos (8%) y agrupados (2%), de contorno circular a levemente oval (Fig. IV.69. 1, 4, 10). Diámetro tangencial promedio de 87 (50–132)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 125 (25–187)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared de 10 (7–15)  $\mu\text{m}$ , son delgadas (Fig. IV.69. 10). Los vasos presentan tilosis y depósitos oscuros en el lumen. Densidad promedio de vasos de 35 (28–39) por  $\text{mm}^2$ , numerosos. Radios numerosos, de 9 (7–11) radios por  $\text{mm}$  lineal (Fig. IV.69. 1, 4). Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico a poco perceptible (Fig. IV.69. 1, 4). Fibras de contorno oval, menos frecuentes circular a angular, se distribuyen radialmente y de tamaño poco variable, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$ , paredes son medianamente gruesas a delgadas con depósitos en su interior (Fig. IV.69. 10).

En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto recto a levemente sinuoso, la abundancia de tilosis presente impidió tomar medidas de la longitud de los vasos. Puntuaciones intervasculares pequeñas a medianas miden entre 5–8  $\mu\text{m}$  de diámetro son ovales alternas y areoladas (Fig. IV.69. 6, 11). Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos (Fig. IV.69. 8). Radios heterogéneos, predominan los radios con tres y cuatro células de ancho (90%), (1–4) (7%), escasos a raros radios multiseriados de más de 4 células formado por un canal radial en su sector medio, ancho promedio de 38 (30–64)  $\mu\text{m}$ , tienen una altura entre los 682 (228–875)  $\mu\text{m}$ , de 30 (10–34) en número de células (Fig. IV.69. 3, 5, 8, 9). Fibras no septadas (Fig. IV.69. 7).

En corte longitudinal radial se observan radios heterocelulares constituidos principalmente por células procumbentes en el cuerpo y menos frecuentemente células cuadradas o erectas en los extremos terminales (Fig. 69. 2, 7).



**FIGURA IV.69.** *Schinopsisylon herbstii* (CIDPALBO-MEG 159). **1**, vista general de disposición de vasos, porosidad difusa a diagonal y radios anchos; **2**, radios constituidos por células procumbentes y elementos de vasos; **3**, sistema radial constituido por radios multiseriados y radio con canal resinífero (flecha); **4**, detalle de vasos en serie múltiples con paredes delgadas y parénquima paratraqueal escaso (flecha); **5**, detalle de radios multiseriados con 4 y 3 células de ancho; **6**, detalle de elemento de vasos con puntuaciones intervasculares alternas; **7**, detalle de células erectas en los extremos de radios y fibras no septadas (flecha); **8**, detalle de elemento de vasos con formación de tilosis en sus paredes (flecha), radios altos; **9**, detalle de radio con canal resinífero; **10**, detalle de células de parénquima asociado al vaso (flecha) y disposición de fibras; **11**, detalle de puntuaciones intervasculares ovales y

ornadas. Corte transversal: 1, 4, 10; Corte longitudinal tangencial: 3, 5, 6, 8, 9, 11. Corte longitudinal radial: 2, 7. Escalas gráficas: 1, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2, 4, 5, 8 = 100  $\mu\text{m}$ ; 6, 7, 9, 10 = 20  $\mu\text{m}$ ; 11 = 10  $\mu\text{m}$ .

**Espécie tipo** *Schinopsisylon herbstii* Lutz 1979

*Schinopsisylon* **19** sp. nov.

**Figura IV.70. 1-13**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 160, CIDPALBO-MIC 1569 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí, Entre Ríos, Argentina.

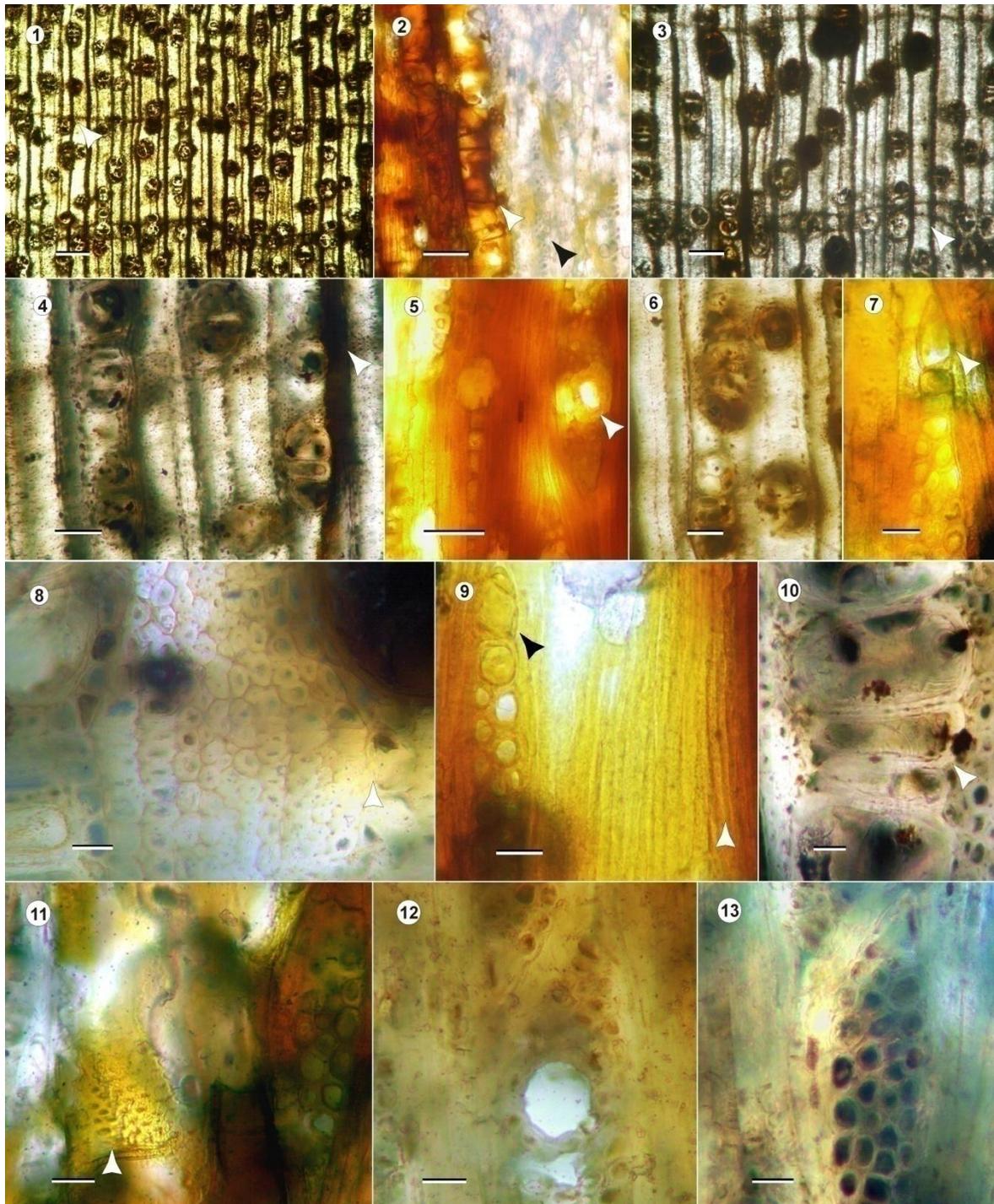
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

**Afinidad botánica.** Afín a la familia de Anacardiaceae y al género *Schinopsis* L.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimientos demarcados levemente por compresión radial de fibras y/o parénquima marginal, porosidad difusa (Fig. IV.70. 1, 3). Predominan los vasos solitarios (70 %) y en series radiales de 2 elementos (20%) y de más de 3 elementos (8%) y agrupados (2%), de contorno circular a levemente oval (Fig. IV.70. 3, 4, 6, 10). Diámetro tangencial promedio de 91 (38–127)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 99 (36–140)  $\mu\text{m}$ , pequeños a medianos. Espesor promedio de la pared de 10 (7–15)  $\mu\text{m}$ , son delgadas (Fig. IV.70. 8, 10). Los vasos presentan tilosis y depósitos oscuros en el lumen. Densidad promedio de vasos de 24 (17–30) por  $\text{mm}^2$ , numerosos. Radios numerosos, de 9 (8–13) radios por mm lineal (Fig. IV.70. 1, 3). Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico y poco perceptible, confluyente y bandeado con bandas delgadas (Fig. IV.70. 1, 3, 4, 8). Fibras de contorno oval, menos frecuentes circular a angular, se distribuyen radialmente y de tamaño poco variable, diámetro promedio de 12 (7–18)  $\mu\text{m}$ , las paredes son medianamente gruesas a delgadas con depósitos en su interior (Fig. IV.70. 3, 4, 6, 10).

En corte longitudinal tangencial, se observan elementos de vasos con trayecto recto a levemente sinuoso, la abundancia de tilosis presente impidió tomar medidas de la longitud. Puntuaciones intervasculares pequeñas a medianas miden entre 6–9  $\mu\text{m}$  de diámetro son ovales alternas y areoladas (Fig. IV.70. 11). Placas de perforación simples, con tabiques oblicuos (Fig. IV.70. 2). Radios heterogéneos, heterocelulares constituidos principalmente por células procumbentes en el cuerpo y menos frecuentemente células cuadradas o erectas en hileras marginales. Predominan los radios con tres y cuatro células de ancho (90%), radios con una y dos células de ancho (7%), frecuentes radios multiseriados de más de 4 células formado por un canal radial en su sector medio, ancho promedio de 45 (36–102)  $\mu\text{m}$ , tienen una altura promedio de 322 (152–584)  $\mu\text{m}$ , y expresada en número de células de 30 (10–34) (Fig. IV.70. 2, 5, 7, 9, 11-13). Fibras no septadas (Fig. IV.70. 9). Parénquima septado con más de 4 septos.

En corte longitudinal radial se observan las células procumbentes en el cuerpo de los radios y las células erectas en los extremos terminales (Fig. IV.70. 2, 7). Cristales prismáticos presentes en células erectas y cuadradas de radios (Fig. IV.70. 7, 9).



**FIGURA IV.70.** *Schinopsisylon 19 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 160). **1**, vista general de disposición de vasos, porosidad difusa y anillos de crecimiento (flecha); **2**, radios largos (flecha negra) y elementos de vasos (flecha); **3**, vasos con abundante depósitos oscuros y parénquima axial marginal (flecha); **4**, detalle de vasos en serie múltiples con paredes delgadas y parénquima paratraqueal escaso y marginal predominante (flecha); **5**, detalle de radios multiseriados con un canal resinífero en su centro (flecha); **6**, detalle de vasos obstruidos; **7**, detalle de células erectas en los extremos de radios y con cristales (flecha); **8**, detalle de paredes de vasos delgadas, disposición de

fibras y de parénquima axial vasicéntrico; **9**, detalle de radios heterocelulares con cristales (flecha negra), fibras no septadas; **10**, detalle de vasos en serie múltiples (flecha); **11**, detalle de puntuaciones intervasculares ovales alternas y ornadas (flecha); **12**, detalle de radios con canal; **13**, detalle de radios multiseriados sin canales. Corte transversal: 1, 3, 4, 6, 8, 10; Corte longitudinal tangencial: 2, 5, 7, 9, 11-13. Escalas gráficas: 1 = 500; 1, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 2, 4, 6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5, 7, -13 = 20  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

Los ejemplares CIDPALBO-MEG 2, 19, 130, 134, 136, 146, 155, 157, 159 y 160 se analizan aquí de manera integral por pertenecer todas a la familia Anacardiaceae.

Las familias Anacardiaceae y Burseraceae constituyen un grupo hermano (Weeks *et al.*, 2005; León, 2006). A nivel de la anatomía de la madera las Burseraceae se diferencian por tener predominio de fibras septadas, la presencia marcada de parénquima septado y radios poco variables y numerosos. Estas dos familia, se asemejan por la presencia de parénquima axial escaso y cristales en las células verticales o cuadradas de los radios (Metcalf & Chalk, 1950; León, 2003a).

Las Anacardiaceae presentan anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial terminal, siendo raros los demarcados por compresión y engrosamiento de las paredes de las fibras; los vasos son pequeños a medianos, solitarios y en series múltiples radiales, la mayoría con tilosis, las placa de perforación simples, con pocas excepciones, las puntuaciones intervasculares son alternas, medianas a grandes, siendo raras las pequeñas; parénquima axial escaso, vasicéntrico menos frecuente aliforme, confluyente y apotraqueal terminal y/o en bandas delgadas a muy delgadas. Los radios son heterogéneos y heterocelulares multiseriados con canales radiales y uniseriados (Metcalf & Chalk, 1950; Paula & Alves, 2007; Gupta & Agarwal, 2008; León, 2003a). También se presentan radios homocelulares en especies del género *Gluta* Linn. (Mehrotra *et al.*, 2010).

En esta Tesis Doctoral se reconocen dos nuevas especies del género *Astroniumxylon*. Los especímenes CIDPALBO-MEG 19, 130, 146 fueron asignados a *Astroniumxylon* 16 sp. nov. y las muestras CIDPALBO-MEG 2, 157 fueron asignadas a *Astroniumxylon* 17 sp. nov. Ambas especies tienen afinidad con el género actual *Astronium*. Asimismo, los especímenes CIDPALBO-MEG 134, 136, 155 son propuestos como nuevo género y especie fósil *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. que tiene gran afinidad con el género actual *Loxopterygium*. Finalmente se asigna la muestra CIDPALBO-MEG 159 y 160 a la especie fósil *Schinopsixylon herbstii* y *Schinopsixylon* 19 sp. nov., respectivamente, por su alta afinidad con el género actual *Schinopsis*.

Los ejemplares fósiles se compararon con numerosos géneros afines en estructura, entre ellos: *Anacardium* L. un género que se caracteriza por tener fibras no septadas y septadas, puntuaciones intervasculares grandes a medianas. Parénquima axial paratraqueal escaso vasicéntrico aliforme. Numerosas especies no presentan canales radiales ni parénquima axial apotraqueal. Estas características anatómicas (Hollick, 1924), diferencian notablemente a los fósiles hallados en la Formación El Palmar.

*Mauria* Kunth difiere por poseer especies con placa de perforación foraminadas, parénquima septados de cadenas largas y cristalíferas y en la ausencia de canales radiales (León, 2003a; Miller, 2007).

*Schinus* L. se caracteriza por poseer traqueidas vasculares, vasos con engrosamiento espiralados en numerosas especies, fibras septadas, vasos pequeños y muy numerosos (Pons, 1983), dichos caracteres difieren de los materiales bajo análisis; aunque se semejan en el tipo de radios y en la presencia de cristales en las células cubicas radiales (Martínez Millán, 2000; Roig & Videla, 2009).

*Lithraea* Miers ex Hook. y Arn. es un género más emparentado con *Schinus* en cuanto a la anatomía de madera, coincidiendo en las características de los vasos y en las puntuaciones intervasculares, se diferencia a los leños en análisis y al género mencionado en la ausencia de canales radiales (Martijena, 1987; Pujana, 2009).

Al compararlas con *Astronium* Jacq. se encontró coincidencia en los caracteres diagnósticos de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. y *Astroniumxylon* 17 sp. nov., en todas predominan los vasos solitarios y menos frecuente los vasos agrupados en serie múltiples radiales (Metcalf & Chalk, 1957). La densidad varía entre 2 a 25 mm<sup>2</sup>, las fibras generalmente son no septadas y pocas veces septadas, en casi todas las especies, las paredes son gruesas a muy gruesas. Coinciden en el tipo de parénquima axial que es paratraqueal escaso o vasicéntrico con bandas terminales mencionadas por Suguio & Mussa (1978) para especies de Brasil. Algunos autores mencionan la relación filogenética de este género con *Myracrodruon* (Martínez-Miller & Cevallos-Ferriz, 2005), especies de este género se distribuyen en Bolivia, Paraguay y sudoeste de Brasil. Las diferencias a nivel anatómico se da en la presencia de células de aceite y en el parénquima septado (Terrazas, 1994).

Los anillos de crecimiento, el predominio de vasos solitarios y menos frecuentes múltiples radiales, así como la presencia de parénquima axial marginal o bandas delgadas, radios, delgados y bajos y canales radiales, son caracteres que definen al género actual *Astronium*, todas esas características también son compartidas con las dos nuevas especies de Anacardiaceae asignadas en esta Tesis Doctoral. La Tabla IV.29 muestra las comparaciones de los ejemplares fósiles con las especies actuales más afines.

	<i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov.	<i>Astroniumxylon</i> 17 sp. nov.	<i>Astronium</i> <i>urundeura</i>	<i>Astronium ulei</i>	<i>Astronium</i> <i>obliquum</i>	<i>Astronium</i> <i>balansae</i>	<i>Astronium</i> <i>graveolens</i>	<i>Astronium</i> <i>fraxinifolium</i>	<i>Astronium</i> <i>graveolens</i>
	este trabajo	este trabajo	Tortorelli 1956	Miller y Détiennie 2001	León 2003	Tortorelli 1956	Pérez Olveda <i>et al.</i> 1980	León 2006	León 2003
<b>Anillos de crecimientos</b>	D	D	LD	D	D o I	I, LD	D	D	D (fibras)
DT	68 (35–127)	62 (25–85)	110 (80–180)	137 (90–165)	129 (90–200)	100 (70–120)	71 (55–140)	105 (70–149)	100 (85–140)
Densidad	19 (14–26)	18 (14–22)	10–20	14	7–9	5–15	10–18	17 (12–23)	30
<b>Vasos</b>	Tipo	73% Solitarios, 27% series múltiples radiales	77% Solitarios, 32% series múltiples radiales	Solitarios y en series múltiples radiales de 2-4		Solitarios, bi-tripartidos y en series múltiples radiales	Solitarios y en series múltiples radiales 2-5	Solitarios y en series múltiples radiales 2-6	Solitarios y en series múltiples radiales?
Longitud	225 (175–275)	331 (178–457)				279	284(160-525)	411(211–557)	308(210–385)
<b>PI</b>	Alternas, areoladas, pequeñas a medianas	Alternas, areoladas?, medianas	Alternas, areoladas, medianas-grandes	8–11	Alternas, circular, medianas	Alternas, areoladas, pequeñas a medianas	Alternas, areoladas, pequeñas a medianas	Alternas, areoladas, medianas	Alternas, circular a oval, medianas
<b>Fibras</b>	Tipo	No septada, raras septadas*	Septadas y no septadas	Septadas	Septada	Septadas y no septadas	Septadas y no septadas	Septadas	Septadas
Paredes	Gruesas	Gruesas	Gruesas	Gruesas	Mediana a gruesa	Gruesas	Gruesas	Gruesas	Gruesas
<b>Parénquima axial</b>	P, V, A, C, M, B	P, V, A, M	P	P, V,	P, V, A, C	P, M, B	P, V, A, Ap, M	P, V, A	V, A
<b>Radios</b>	Tipo	He	He	He	He	He	He	He	He
Seriación	Uni 52%, bi 38%, tri 10 %	Bi-triseriados 80%, uni 18%, multiseriados 2%	Uni 60%, bi 30%, escaso triseriados	Bi 60%, uni y triseriados 40%	3–4seriados 60%	Bi y tri 70%, uni y multiseriado 30%	Uni-triseriados	Uni-biseriados 70% y multiseriados 30%	Uni a triseriados
Densidad	15 (11–19)	12 (11–14)	5–8	3–6	3–8	5–8	5–8	5–10	8–12
Altura	300(80-500)	214(100-400)	230 (100–400)	319 (239–400)		200 (50–300)	269 (210-470)		
<b>Cristales</b>	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios	En radios
<b>Nº de Canales</b>	1	1	1–3	1	1	1	1	1	En radios

**TABLA IV.29.** Análisis comparativo de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. y *Astroniumxylon* 17 sp. nov. con especies seleccionadas de *Astronium* (Tortorelli, 1956; Paz Pérez Olveda *et al.*, 1980; Terrazas, 1994, Miller & Détiennie, 2001; León, 2003, 2006; Roth & Giménez, 2006) Referencias Anillos de crecimiento D = distinguibles, I = indistinguibles, LD = levemente distinguibles; Vasos DT = diámetro tangencial; PI = puntuaciones intervasculares; Radios He = heterogéneos, Ho = homogéneos.

Las diferencias entre *Astroniumxylon 16* sp. nov. y *Astroniumxylon 17* sp. nov. se dan en varias características anatómicas. En el primero, las bandas de parénquima axial son muy finas y definen los anillos de crecimiento, los elementos de vasos son más cortos, y los radios uniseriados son más frecuentes, en cuanto a la composición de células en los radios predominan las procumbentes en el cuerpo, puntuaciones intervasculares pueden ser de tamaño pequeños a grandes, mientras que en *Astroniumxylon 17* sp. nov. predominan los radios biseriados constituido principalmente por células cúbicas y en menor medida las células procumbentes, las puntuaciones intervasculares son medianas y el parénquima axial en bandas delgadas es poco evidentes. Es decir, los rasgos que diferencian a *Astroniumxylon 16* sp. nov. y *Astroniumxylon 17* sp. nov. se centran en las cualidades de los vasos, el parénquima axial y los radios.

En la tabla IV.29 se presentan las diferencias con las especies actuales: *Astronium ulei* Mattick se diferencia de *Astroniumxylon 16* y *Astroniumxylon 17* sp. nov. (1 y 2) principalmente en el tipo de fibras, en la ausencia de parénquima axial marginal y en la densidad baja de los radios por mm lineal siendo de 3 a 6. La especie *A. ulei* descrita por Miller & Détienne (2001) se diferencia en las características de los vasos (diámetro y predominio de vasos en serie múltiples radiales), en la presencia de parénquima septado y en la ausencia de parénquima apotraqueal.

*A. balansae* descrita por Roth & Giménez (2006) se diferencia en el predominio de vasos en serie múltiples radiales, con un 27% de vasos solitarios y en la presencia de cristales en el parénquima axial. Moglia & Giménez (1998) describen a individuos de la misma especie que habitan en el chaco seco con una densidad de vasos superior a 30 por mm<sup>2</sup> y presencia de traqueidas vasculares, ambos caracteres, no fueron observados en las muestras fósiles, estas diferencias posiblemente se deban a adaptaciones ambientales (Martínez Millán, 2000).

Tortorelli (1956) diferencia las especies *A. balansae* y *A. urundeuva* Engl. a nivel de los radios como más anchos y bajos en la primera. Si consideramos tal distinción *A. balansae* se acercaría a las muestras en análisis donde los radios son relativamente bajos. Sin embargo, el autor no observo canales radiales en la especie argentina.

Las especies fósiles se diferencian de *A. urundeuva* en el parénquima axial paratraqueal que es escaso, la especie llega a tener hasta 3 canales por radios, en los especímenes en estudio solo se observaron uno por radio (Metcalf & Chalk, 1950; Tortorelli, 1956).

En contraste, se puede observar una buena afinidad de *Astroniumxylon 16* sp. nov. con la especie actual *A. graveolens* descrita por Paz Pérez Olveda *et al.* (1980), diferenciándose principalmente en la ausencia de parénquima axial con bandas anchas, en cuanto a los radios las diferencias se dan en la densidad por mm lineal. La especie fósil se diferencia de *A. graveolens* descrita por León (2003a) en poseer solo puntuaciones intervasculares medianas, fibras septadas, no menciona la presencia de parénquima axial marginal, el autor no hace referencia a las características de radios. El fósil *Astroniumxylon 17* sp. nov. posee una combinación de caracteres coincidente con las especies *A. balansae* descrito por Tortorelli (1956), *A. graveolens* de León (2003a) y Paz Pérez Olveda *et al.*

(1980), ello da indicio de la pertenencia del espécimen al género pero con características específicas aisladas y particulares, razón por la cual se segregaría de las especies actuales mencionadas y del espécimen *Astroniumxylon* 16 sp. nov.

En relación a *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. se observó numerosas coincidencias relativamente compartidas con los géneros *Schinopsis* Engl. y *Loxopterygium* Hook., siendo con este último con el que comparte la mayor cantidad de características (Tabla IV.30), por coincidir en caracteres diagnósticos como predominio de radios bi y triseriados, fibras septadas, parénquima axial vasicéntrico escaso y presencia de más de un canal por radio. Existen unas pocas especies dentro de *Loxopterygium* que presentan cuerpos silíceos y parénquima septado con numerosas células (Terrazas, 1994; León, 2003a), en el material fósil analizado no se observaron estas características anatómicas probablemente debido a la preservación del material fósil.

En cuanto a la distribución de los vasos, *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. se asemeja notablemente a *Loxopterygium* donde hay un predominio de vasos agrupados en series múltiples radiales y en menor proporción solitarios. Además, se vinculan por la alta densidad de vasos por mm<sup>2</sup>; en la ausencia de parénquima axial marginal y por la presencia casi exclusiva de parénquima axial vasicéntrico (Tabla IV.30).

En la Tabla IV.30 se muestra las diferencias entre los géneros *Astronium*, *Schinopsis* y *Loxopterygium*, la misma sugieren que en *Schinopsis* hay predominio de radios multiseriados (con  $\geq 3$  células de ancho), vasos muy numerosos y parénquima axial vasicéntrico escaso, pudiendo ser aliforme hasta confluyente (Tortorelli, 1956; Moglia & Giménez, 1998) caracteres si comparables con *Schinopsisxylon herbstii* (este trabajo) y *Schinopsisxylon* 19 sp. nov. En *Loxopterygium* los radios son altos y más ancho en comparación a *Astronium*, son más notorios los radios uni a triseriados y escasos pero perceptibles multiseriados con más de un canal por radio y con diámetros mayores.

	<b>Astronium</b>	<b>Schinopsis</b>	<b>Loxopterygium</b>
Vasos	P a M, numerosos	P a M, muy numerosos	M, numerosos
Radios*	Uni-bi-triseriados	Multi-triseriados	Biseriados
Fibras	S y NS	S y NS	S
Parénquima axial	Vasicéntrico escaso, aliforme a confluyente, bandeado, terminal	Vasicéntrico escaso, aliforme alado, raro confluyente**. Marginal	Vasicéntrico escaso, unilateral
Canales x radio	1	1 o +	1 o +
PI	P a G	M	M

**TABLA IV.30.** Características y diferencias entre los géneros actuales más afines a los leños fósiles (datos tomados de Metcalfe & Chalk, 1950; Tortorelli, 1956; Richter & Dallwitz, 2000; Inside-wood, 2004-en adelante). Referencias, Vasos P = pequeños, M = medianos; Fibras S = septadas, NS = no septadas; PI = Puntuaciones intervasculares, G = grandes, M = medianas, P = pequeñas.

\*tipo de radios predominantes

\*\* Según Metcalfe & Chalk (1950)

A partir de la escasa bibliografía disponible se compararon las especies actuales de *Loxopterygium* con *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. (Tabla IV.31).

		<i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. y sp. nov.	<i>L. huasango</i>	<i>L. sagotii</i>
<b>Anillos de crecimientos</b>		I a LD	I	I
<b>Porosidad</b>		Difusa	Difusa	Difusa
<b>Vasos</b>	Disposición	Radial a diagonal	Radial	Radial
	DT	67 (35–101)	90–195	75–210
	DR	72 (38–109)		
	Densidad	25 (19–31)	520	10–13
	Tipo	Múltiples radiales de 2-4 (64%), solitarios (31%), y agrupados (5%)	Múltiples radiales de 2-5 (78%), solitarios	Múltiples radiales de 2-4 y solitarios
	Elemento de vasos	200–400	≤350	≤800
<b>PP</b>		Simple	Simple	Simple
<b>PI</b>		Alternas, pequeñas a medianas	Alternas, medianas	Alternas, medianas
<b>Fibras</b>	Tipo	Septadas y no septadas	Septadas	Septadas
	Paredes			Delgadas a gruesas
<b>Parénquima axial</b>		Paratraqueal escaso vasicéntrico, ≈confluente	Paratraqueal vasicéntrico	Vasicéntrico escaso, aliforme a confluyente
<b>Radio</b>	Tipo	He	He	He
	Seriación	Triseriados (58 %), uni-biseriados (36%), multiseriado	Uni-triseriados	(2) Uni-triseriados
	Densidad	8 (7–10)	4–12	3–8
	Ancho	57 (30-75); c/cl 170-200		
	Alt. N° cel	20 (4-37)		
	Altura	503 (110 – 900)		210–555
<b>Cristales</b>		En radios	En radios	En radios
<b>Canales radiales</b>	N°	1–2	1–2	1–2
	Diámetro	93 (45 – 125)		30–100

**TABLA IV.31.** Comparación de las especies de *Loxopterygium* con el material fósil en estudio (datos tomados de Tortorelli, 1956; Détienne & Jacquet. 1983; Martínez Millán, 2000; Miller & Détienne, 2001). Referencias Anillos de crecimiento: I = indistinguibles, LD = levemente distinguibles; Vasos DT = diámetro tangencial; DR = diámetro radial; PI = puntuaciones intervasculares; PP = placa de perforación.

La comparación entre las especies actuales de *Loxopterygium* y *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. (Tabla IV.31) mostraron una buena afinidad con los caracteres diagnósticos como radios, parénquima axial, longitud de elemento de vasos y puntuaciones intervasculares. La mayor de las coincidencias se da con *L. sagotii* descrita por Miller & Détienne (2001) y León (2003a).

De acuerdo al análisis previo se propuso incluir a CIDPALBO-MEG 159 dentro del género *Schinopsis* con una estrecha afinidad entre cuatro especies *S. balansae*, *S. haenkeana* y CIDPALBO-MEG 160 más afín a *S. lorentzii* (Tabla IV.32). Aunque los materiales llegan a coincidir en los caracteres con *Schinopsis*, no llega a tener una similitud completa con alguna especie.

	<i>Schinopsis balansae</i>	<i>Schinopsis quebracho-colorado</i>	<i>S. haenkeana</i>	<i>S. lorentzii</i>	<i>Schinopsisixylon herbstii</i> CIDPALBO-MEG 159	<i>Schinopsisixylon</i> 19 sp. nov. CIDPALBO-MEG 160
Anillos de crecimiento	D(f)	D(f)	D(f)	I	D	D
	Radial	Ninguna	ninguna	Irregular	Ninguna	Ninguna
Porosidad	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa	Difusa
Diámetro tangencial	170 (40–240)	130 (40–200)	87 (50–101)	150 (40–200)	87 (50–132)	91 (38–127)
Densidad	25 (10–40)	(8–35)	32 (13–58)	5–40	35	24
Agrupamiento de vasos	Solitarios (35%), múltiples radiales de 2-5 (50%), agrupados	En serie múltiples en menor proporción solitarios, agrupados y en series largas	En serie múltiples o solitarios, agrupados y en series largas	85% en series múltiples de 2–3, solitarios y pocos agrupados	Solitarios (75%) y en serie múltiples de 2–4 (35%)	65% solitarios
Longitud	240	237	175	≤350	≤350	≤300
Placa de perforación	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Puntuaciones intervasculares	Alternas, areoladas, pequeñas	Alternas y pequeñas		Alternas, poligonales y pequeñas a medianas	Alternas, areoladas, ovals, pequeñas-medianas	Alternas, areoladas, ovals, pequeñas-medianas
Fibra	No septadas		Septadas	No septadas, raras septadas	No septadas	No septadas
	Gruesas	Gruesas	Gruesas	Delgadas a gruesas	Delgadas a gruesas	Gruesas
Parénquima axial	Paratraqueal vasicéntrico escaso, en bandas delgadas,	Paratraqueal vasicéntrico escaso	Paratraqueal vasicéntrico escaso	Paratraqueal, vasicéntrico escaso y en bandas marginales	Paratraqueal escaso	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme, marginal
Tipo	He	He	He	He	He	He
Seriación	1–4seriados	Multiseriados principalmente, 1-4 seriados	Multi y uniseriados principalmente, 2–6 seriados	80% multiseriados, ≤20% uniseriados	Multiseriales, en menor proporción uniseriados	Multiseriados 3-4(1–7)
Densidad	8 (4–12)			5–8	9	9
Altura				210 (60–350)	682 (228–875)	322 (152–584)
Nº de canales radiales				1–3	1	1
Cristales	Presente		Presente	Presente	Ausente	Presentes

**TABLA IV.32.** Comparación con especies de *Schinopsis* afines a *Schinopsisixylon herbstii* (CIDPALBO-MEG 159) y *Schinopsisixylon* 19 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 160) (datos tomados de Tortorelli, 1956). Referencias D(f) = anillos de crecimiento demarcados por fibras, D = diferenciado, I = indiferenciado; Radios He = heterocelulares.

Las diferencias se dan en la agrupación de vasos, con *S. quebracho colorado* se diferencia en tener fibras septadas y presencia de cristales en los radios, caracteres no observados en el material fósil, todos coinciden en el número de células que determinan la altura de los radios. *Schinopsis balansae* y *S. lorentzii* poseen parénquima axial marginal carácter presente en *Schinopsisixylon* 19 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 160) y que está ausente en *Schinopsisixylon herbstii* (CIDPALBO-MEG 159).

### Comparación con especies fósiles

En América del Sur y especialmente en la Argentina existen numerosos registros fósiles de maderas de Anacardiaceae (Schönfeld, 1947; Suguio & Mussa, 1978; Lutz, 1979; Pons, 1983; Brea, 1999; Brea *et al.*, 2001, 2010; Zucol *et al.*, 2005; Brea & Zucol, 2011; Brea & Franco, 2012; Pons & De Franceschi, 2007; Franco & Brea, 2008; Franco, 2009; Franco & Brea, 2013; Pujana, 2009; Martínez & Pujana, 2010; Ramos & Brea, 2013).

*Schinoxylon actinoporosum* Kruse 1954 y *Resinaxylon schinusoides* Pujana 2009 son taxa fósiles afines a *Schinus*. Se diferencian de los leños fósiles estudiados en la densidad bastante elevada de los vasos, en la ausencia de cristales en radios, porosidad dendrítica y puntuaciones intervasculares generalmente pequeñas en *R. schinusoides*. Particularmente con *S. actinoporosum* la presencia de vasos con dos tamaños distintos hace que estas especies sean menos relacionadas con los fósiles en análisis (Martínez & Pujana, 2010).

Se conocen dos géneros fósiles afines al género actual *Astronium*: el primero es *Astronioxylon* Suguio y Mussa (1978), hallado en sedimentos del Pleistoceno de Brasil, se asemeja por las características anatómicas de los vasos (forma, tamaño y número), en la densidad de los radios, en la presencia de canales secretores y por presentar parénquima axial escaso. El segundo *Astroniumxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol (2001) se diferencia del ejemplar descrito por Suguio & Mussa por la presencia de parénquima axial apotraqueal difuso-agregado (Brea *et al.*, 2001), por el tamaño de los vasos, la presencia de fibras septadas y la ausencia de radios uniseriados (Franco & Brea, 2008) (Tabla IV.33). El género fósil *Schinopsisixylon* propuesto por Lutz (1979) es afín al género actual *Schinopsis*.

	<b><i>Schinoxylon</i> Kruse 1954</b>	<b><i>Astronioxylon</i> Sugio y Mussa 1978</b>	<b><i>Astroniumxylon</i> Brea et al. 2001</b>	<b><i>Schinopsixylon</i> Lutz 1979</b>
Anillos de crecimiento	indistinguibles	Demarcados		Demarcados
Vasos, tipos	Múltiples radiales, pocos solitarios	Solitarios principalmente, en serie múltiples	Solitarios principalmente, raros en serie múltiples	Múltiples radiales o solitarios
Tamaño	De dos tamaños pequeños medianos	Pequeños a medianos	Medianos	Pequeños y medianos
Densidad		Poco numerosos	Poco numerosos	Moderadamente numerosos
Puntuaciones Intervasculares	Pequeñas	Medianas a grandes		
Parénquima axial	Escaso a ausente	Vasicentrico escaso	Apotraqueal agregado y paratraqueal vasicéntrico completo y confluyente	Vasicéntrico escaso
Radio	Uniseriados, raros triseriados	1-5 seriados	(1-3) hasta 7seriados	Multiseriados
Canales radiales	Presentes	Presentes	Bajos y anchos Presentes (1-2)	Bajos y medianos Presentes (1-3)
Fibras	-	No septadas	Alineación radial	Alineación radial

**TABLA IV.33.** Análisis comparativo de los géneros fósiles más afines a los ejemplares en estudio *Schinoxylon*, *Astronioxylon*, *Astroniumxylon* y *Schinopsixylon* (Kruse, 1954; Sugio & Mussa, 1978; Lutz, 1979; Brea et al., 2001)

Teniendo en cuenta las características presentes en la tabla IV.33 las muestras *Astroniumxylon* 16 sp. nov. y *Astroniumxylon* 17 sp. nov. fueron asignadas a *Astroniumxylon* descrito por Brea et al. 2001. Además fueron hallados los ejemplares *Schinopsixylon herbstii* (este trabajo) y una nueva especie del género *Schinopsixylon* 19 sp. nov.

En la Tabla IV.34 se comparan las especies fósiles más afines con los ejemplares fósiles analizados provenientes de la Formación El Palmar.

	<i>Astroniumxylon 16 sp. nov.</i>	<i>Astroniumxylon 17 sp. nov.</i>	<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	<i>A. parabalansae</i>	<i>Astroniumxylon portmannii</i>	<i>Astronioxylon mainieri</i>	<i>Astronioxylon colombianum</i>	<i>Xilotipo 18 gen. nov. y sp. nov.</i>	<i>Schinopsisylon herbstii</i>	
	este trabajo	este trabajo	Franco 2009	Franco 2011	Brea <i>et al</i> 2001	Suguio y Mussa 1978	Pons 1983	(Loxopterigium)este trabajo	Lutz 1979	
Anillos de crecimientos	D	D	D	D	I	LD	D*	I	D	
Porosidad	Difusa	Difusa circular	Difusa CIDPALBO-MEG 90, y semicircular	Difusa	Difusa a diagonal			Difusa	Difusa	
Vasos	DT	68 (35–127)	62 (25–85)	80 (35–130)	79 (10–133)	122 (90–150)	40–60	40–140	670 (35–101)	108 (66–165)
	Densidad	18 (16–26)	18 (14–22)	20 (6–28)		7	15–18	5–15	25 (19–31)	10–16
	Tipo	Solitarios 70% y en series múltiples radiales, 25% agrupados	Solitarios 73%, 27% series múltiples radiales	Solitarios 55%	Solitarios 50%	Solitarios 85%, en series múltiples radiales 15%	Solitarios, pocos en series múltiples radiales	Solitarios 50%, y en series múltiples radiales de 2–7	Series múltiples radiales (64%), solitarios (31%), y agrupados 5%	Series múltiples radiales principalmente
	Pared	7 (5–10)	8 (5–10)	10 (5–13)	6 (2–18)					
	Elemento de vasos	225 (175–275)	331 (178–457)	183 (120–300)	346 (127–755)	284 (136–422)	120–180		200 y 400	
PP	Simple	Simple	Simple		Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	
PI	Alternas, areoladas, medianas	Alternas, areoladas, medianas	Alternas, 5–9	Alternas, ornadas?, diminutas a pequeñas	No septadas	Alternas, medianas	Alternas, 6–10	Alternas, pequeñas a medianas	Alternas, areoladas, ovals	
Fibras	Tipo	No septada, raras septadas*	Septadas y no septadas	–		No septadas	No septadas	Septadas y no septadas		
	Paredes	Gruesas	Gruesas	Gruesas	Gruesas		Gruesas	Gruesas		
Parénquima axial	P, V, A, C, M, B	P, V, A, C, M	P, V, A, C	P, V, A, C, Ap, T	P, V, C, D-A	P, V, Ap	P, V	P, V, A, C	P, V	
Radios	Tipo	He	He	He		He	He	He	He	
	Seriación	Uni 58%, bi 38%, tri 10 %	Bi-tri seriados 80%, uni 10%, multiseriados (10%)	Uni 60%, bi 35%, multiseriado 5%	Tri 38%, bi 30%, 14 uniseriados	Uni 35%, bi 8% y triseriados 17%	3–5seriados	(1–3), 4	Tri 58 %, uni-biseriados 36%, multiseriado	Multiseriados 80%, uni y bi 20%
	Densidad	15 (11–19)	12 (11–14)	5–14	7–14	11 (8–12)	25–28	6–10	8 (7–10)	
	Ancho				1–7	175 (68-275)			30–90 µm	59–99 µm
	Altura	22 (3–47)	11 (6–30)	4–24	1–37	150–650	10–22	≤40	110–900 µm	84–680
Cristales	En radios	En radios	En radios	En radios		–	En radios	En radios	–	
Nº de Canales	1	1	1	1–2		1	1	1–2	1–3	

**TABLA IV.34.** Análisis comparativos del material fósil estudiado con especies fósiles afines (datos tomados de Suguio & Mussa, 1978; Lutz, 1979; Pons, 1983; Brea *et al.*, 2001; Pujana, 2009; Franco, 2011). Referencia: Anillos de crecimiento D = demarcados, LD = levemente demarcados, I = indistinguibles; DT = diámetro tangencial, DR = diámetro radial; PP = placa de perforación; PI = puntuaciones intervasculares; CC = contenido celular; Parenquima axial V = vasicéntrico, A = aliforme, P = paratraqual, T = terminal, Ap = apotraqual, A D-A = difuso agregado; Radios He = heterocelulares, Ho = homocelulares.

*A. bonplandianum* descrita por Franco (2009) correspondiente a la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno) difieren de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. en la ausencia de parénquima axial marginal y radios bajos, con *Astroniumxylon* 17 sp. nov. difieren por el predominio de radios uniseriados.

*A. parabalansae* difiere de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. por presentar traqueidas vasculares, espesamiento espiralado y por no tener cristales. Con *Astroniumxylon* 17 sp. nov. difiere en tener vasos con mayor diámetro, puntuaciones intervasculares diminutas a pequeñas, entre 1 y 2 canales por radios, en las muestras fósiles solo se observaron 1.

*A. portmannii* difiere de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. en tener parénquima axial difuso agregado, con *Astroniumxylon* 17 sp. nov. las diferencias se reflejan en el predominio de radios uni y biseriados, y en la presencia de parénquima difuso agregado.

*Astronioxylon mainieri* especie descrita por Suguio & Mussa (1978) del Pleistoceno superior de Brasil, difiere de *Astroniumxylon* 16 sp. nov. en la ausencia de anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial marginal, en el predominio de radios formados por 3 a 5 células de ancho y bajos con menos de 22 células de altura. Con *Astroniumxylon* 17 sp. nov. se diferencia por tener elementos de vasos cortos, ausencia de parénquima marginal.

*Astronioxylon colombianum* (Pons, 1983) se diferencia de los fósiles en análisis por poseer escaso parénquima axial y predominio considerable de vasos en series múltiples.

Por lo general las diferencias de las especies fósiles con los ejemplares bajo análisis se dan principalmente en las características de parénquima axial, radios y vasos.

El análisis previo planteado sustenta la asignación de las nuevas especies fósiles *Astroniumxylon* 16 sp. nov. y *Astroniumxylon* 17 sp. nov. para el Pleistoceno tardío en la cuenca del río Uruguay, ambos especímenes poseen características afines a la diagnosis del género *Astroniumxylon*, pero poseen características propias una y otra lo cual lleva a contemplar la posibilidad de las nuevas asignaciones específicas.

En el presente trabajo se revisó el ejemplar CIDPALBO-MEG 2 asignada anteriormente a *Schinopsisxylon* sp. (Zucol *et al.*, 2005). De acuerdo a las características que definen a cada género fósil (Tabla IV.33) este material fue transferido al género *Astroniumxylon* 17 sp. nov., proponiendo aquí una sinonimia a su asignación anterior, los caracteres que lo sustentan son la seriación de los radios, la ausencia de cristales prismáticos y de parénquima axial apotraqueal marginal.

En la Tabla IV.34 se observan las características del *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. Actualmente no existe registros fósiles afines al género actual *Loxopterygium*, solo se conocen fósiles de frutos del Mioceno de Ecuador (Burnham & Carranco, 2004).

Las características propias del material manifiesto su diferencia entre especies fósiles de los géneros *Astroniumxylon* y *Schinopsisxylon* dando indicio de su pertenencia a la familia Anacardiaceae y en particular al género *Loxopterygium*. La ausencia de anillos de crecimientos y la tendencia de los vasos a una disposición de patrón radial son los caracteres tal vez determinantes de las nuevas asignaciones fósiles, que diferencian a *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. de *S. herbstii*, *Schinopsisxylon* sp. nov., y más aún de *Astroniumxylon*, razón por la cual se propone la creación de un nuevo género y especie -*Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. afín al genero actual *Loxopterygium*.

Con respecto a *Schinopsisxylon herbstii* (este trabajo), su alto grado de coincidencia con la especie homónima descrita por Lutz (1979) determino su asignación a aquella taxón. -*Schinopsisxyloni-Xilotipo* 19 sp. nov. mostró en buena medida asociación con la especie actual *Schinopsis lorentzii*. Se desarrolló una tabla para mostrar las similitudes y diferencias con las especies fósiles de *Schinopsisxylon* descritas hasta el momento.

<i>sp</i>	<i>Resinaxylon schinusoides</i>	<i>Schinopsixylon herbstii</i>	<i>Schinopsixylon heckii</i>	<i>S. heckii</i>	<i>S. herbstii</i> (CIDPALBO-MEG 159)	<i>Schinopsixylon 19 sp. nov.</i> (CIDPALBO-MEG 160)
<b>Autor</b>	Pujana 2009	Lutz 1979	Lutz 1979	Franco 2011	este trabajo	Este trabajo
<b>Anillos de crecimiento</b>	D	D	D	I	D	D
<b>Porosidad</b>	Difusa	Difusa	Difusa	Difuso	Difuso	Difusa
<b>Diámetro tangencial</b>	5–30	108 (66–165)	104 (79–125)	84 (64–111)	87 (50–132)	91 (38–127)
<b>Densidad de vasos</b>	102–242	10–16	10–18	12	35	24
<b>Agrupación de vasos</b>	Solitarios 50%, y en series múltiples de 2–8	Múltiples seriados principalmente	Solitarios 80%, en series múltiples 20%	Solitarios (60%) y en serie múltiples de 2–4 (35%)	Solitarios (70%) y en serie múltiples de 2–4 (25%)	65% solitarios
<b>Longitud</b>			240 (230–263)		≤350	≤300
<b>Placa de perforación</b>	Simple	Simple	Simple	Simple		Simple
<b>Puntuaciones intervasculares</b>	Alternas, hexagonal, pequeñas	Alternas, areoladas, ovals	Alternas, areoladas, ovals	Alternas, areoladas, ovals, pequeñas	Alternas, areoladas, ovals, pequeñas-medianas	Alternas, areoladas, ovals, pequeñas-medianas
<b>Depósitos</b>		Tilosis abundante	Tilosis abundante		Tilosis	Tilosis
<b>Fibras</b>	Septadas y no septadas Gruesas			No septadas Gruesas	No septadas Moderadamente gruesas a delgadas	No septadas Gruesas
<b>Parénquima axial</b>	Paratraqueal escaso y vasicéntrico	Paratraqueal escaso y vasicéntrico	Paratraqueal escaso y vasicéntrico	Escaso vasicéntrico	Escaso vasicéntrico	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme, marginal
<b>Radios</b>	He	He	He		He	He
<b>Seriación</b>	(3) 2seriados	Multiseriados 80%, uni y bi 20%	Multiseriados 85%, uni y bi 15%	Multiseriales, en menor proporción uni-biseriados	Multiseriales, en menor proporción uni-biseriados	Multiseriados 3–4(1–7)
<b>Densidad</b>	10–12		4–9	8	9	9
<b>Ancho</b>	18–30 μm	59–99 μm	19–79 μm	32 (13–71)	45 (38–64)	
<b>Nº de células (alto)</b>		≤35	≤45	12 (4–34)	30 (10–34)	322 (152–584)
<b>Altura</b>	80–190	84–680	132–500	247 (132–587)	682 (228–875)	
<b>Nº Canales x radios</b>	1	1–3	<3	1–3	1	

**TABLA IV.35.** Comparación de *Schinopsixylon herbstii* (CIDPALBO-MEG 159, este trabajo) y *Schinopsixylon 19* (CIDPALBO-MEG 160) con especies fósiles más afines (Datos tomados de Lutz, 1979; Brea, 1999; Brea *et al.*, 2010; Franco, 2011; Pujana, 2009; Brea & Franco, 2013).

## Discusión

La familia Anacardiaceae incluye unas 600 especies con una distribución geográfica principalmente en las regiones tropicales de todo el mundo. También hay algunos representantes como *Rhus* L., *Toxicodendron* Miller, *Cotinus* Miller en zonas templadas. Los ambientes donde se pueden encontrar son variados, desde las comunidades clímax de las selvas altas perennifolias y las selvas bajas caducifolias hasta los ambientes perturbados, donde funcionan como colonizadoras tempranas, o las zonas costeras tipo manglar, así como en zonas xerófilas (Martínez-Millán & Cevallos-Ferriz, 2005). El hábito predominante en la familia es el arbóreo, seguido del arbustivo y de las lianas, siendo muy pocos los representantes herbáceos.

Una característica considerada típica de la familia es la presencia de canales resiníferos en la corteza, cuya resina es clara pero al contacto con el aire se ennegrece (Ding Hou, 1978; Judd *et al.*, 2002). El APG III (2009), ubica a la familia Anacardiaceae en el orden Sapindales, el cual incluye las familias Burseraceae, Sapindaceae, Meliaceae, Rutaceae y Simaroubaceae (Thorne, 1992). La familia probablemente sea monofilética al igual que su grupo hermano las Burseraceae (Terrazas, 1994; Gadek *et al.*, 1996; Soltis *et al.*, 2000; Pell & Urbatsch, 2000, 2001; Clarkson *et al.*, 2002; Pell, 2004; Weeks *et al.*, 2005).

En la Argentina habitan especies de 6 géneros de la familia *Astronium*, *Lithraea*, *Loxopterygium*, *Mauria*, *Schinopsis* y *Schinus*, su distribución abarca áreas cálidas y secas como la Provincia Fitogeográfica Chaqueña hasta muy húmedas como la Provincia Paranaense (Cabrera, 1976; Zuloaga *et al.*, 1999; Muñoz, 2000; Tortorelli, 2009).

En referencia al análisis comparativo con el pariente actual más cercano de los fósiles bajo estudio, se observó que las características de las puntuaciones intervasculares son un factor discriminante para la familia Anacardiaceae, pues pueden presentar puntuaciones intervasculares areoladas pero no ornadas, las especies de *Astronium* descritas por Tortorelli (1956) poseen puntuaciones intervasculares areoladas medianas y grandes, coincidiendo esto con los fósiles *Astroniumxylon* 16 y *Astroniumxylon* 17 sp. nov. de la Formación El Palmar. En *Loxopterygium* son medianas correlacionándose con *Xilotipo* 18 gen. nov. sp. nov. En *Schinopsis* las puntuaciones son pequeñas a medianas, siendo en *S. balansae* pequeñas y en *S. lorentzii* de pequeñas a medianas, coincidiendo con *Schinopsixylon herbstii* (este trabajo) y *Schinopsixylon* 19 sp. nov., respectivamente. En *Schinus* son medianas a grandes. Es decir, dentro de la familia, además de presentar puntuaciones intervasculares areoladas también pueden ser de tamaños diversos.

Otros de los caracteres frecuentemente presente en la familia en cuanto a la anatomía del leño utilizado para diferenciar categorías taxonómicas es la presencia de traqueidas vasculares (Martínez Millán, 2000), en los leños fósiles estudiados no se observaron estas estructuras.

Gupta & Agarwal (2008) concluyeron que las especies de Anacardiaceae de hábitats templados como tropicales poseen diferencias en la estructura anatómica de la madera. Clasificaron a las especies caducifolias

como las típicas de ambientes tropicales con presencia de canales radiales y presencia escasa de parénquima axial aliforme, confluyente y/o bandeado, caracteres que se asemejan a los leños en análisis.

En cuanto a las especies dentro del género *Astronium*, se ha observado que la anatomía del xilema secundario es relativamente homogénea con variaciones exiguas que se dan a nivel de radios, parénquima axial y fibras. Para el caso de las especies venezolanas descrita por León (2003a) se notó que las mismas presentan fibras septadas mientras que en las especies argentinas poseen fibras no septadas y septadas. En cuanto a la presencia de cristales, León sugiere que la presencia puede variar independientemente de una especie a la otra dentro del mismo género. La mayoría de las especies fósiles de la Formación El Palmar presentan este carácter.

*Astroniumxylon* 16 sp. nov. y *Astroniumxylon* 17 sp. nov. constituyen los primeros registros del género para el Pleistoceno superior de la Formación El Palmar. Mientras que *Xilotipo* 18 gen. nov. y sp. nov. representa el primer registro para la Formación El Palmar de ejemplares afines al género actual *Loxopterygium*.

Es importante señalar la sinonimia propuesta para la especie fósil *Schinopsixylon* sp. asignada por Zucol *et al.* (2005) para la Formación El Palmar y que fue transferida en este trabajo al género *Astroniumxylon*.

Orden GENTIANALES Juss. Ex Bercht. y J. Presl

Familia APOCYNACEAE Jussieu 1789

Subfamilia RAUVOLFIOIDEAE Kosteletzky 1834

240

Género **Aspidospermoxylon** Kruse 1954

**Especie tipo** *Aspidospermoxylon uniseriatum* Kruse 1954

**Aspidospermoxylon 20** sp. nov.

**Figura IV.71. 1–12**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 107, CIDPALBO-MIC 1364 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Concordia, Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia stratigráfica.** Formación El Palmar.

**Edad.** Pleistoceno tardío.

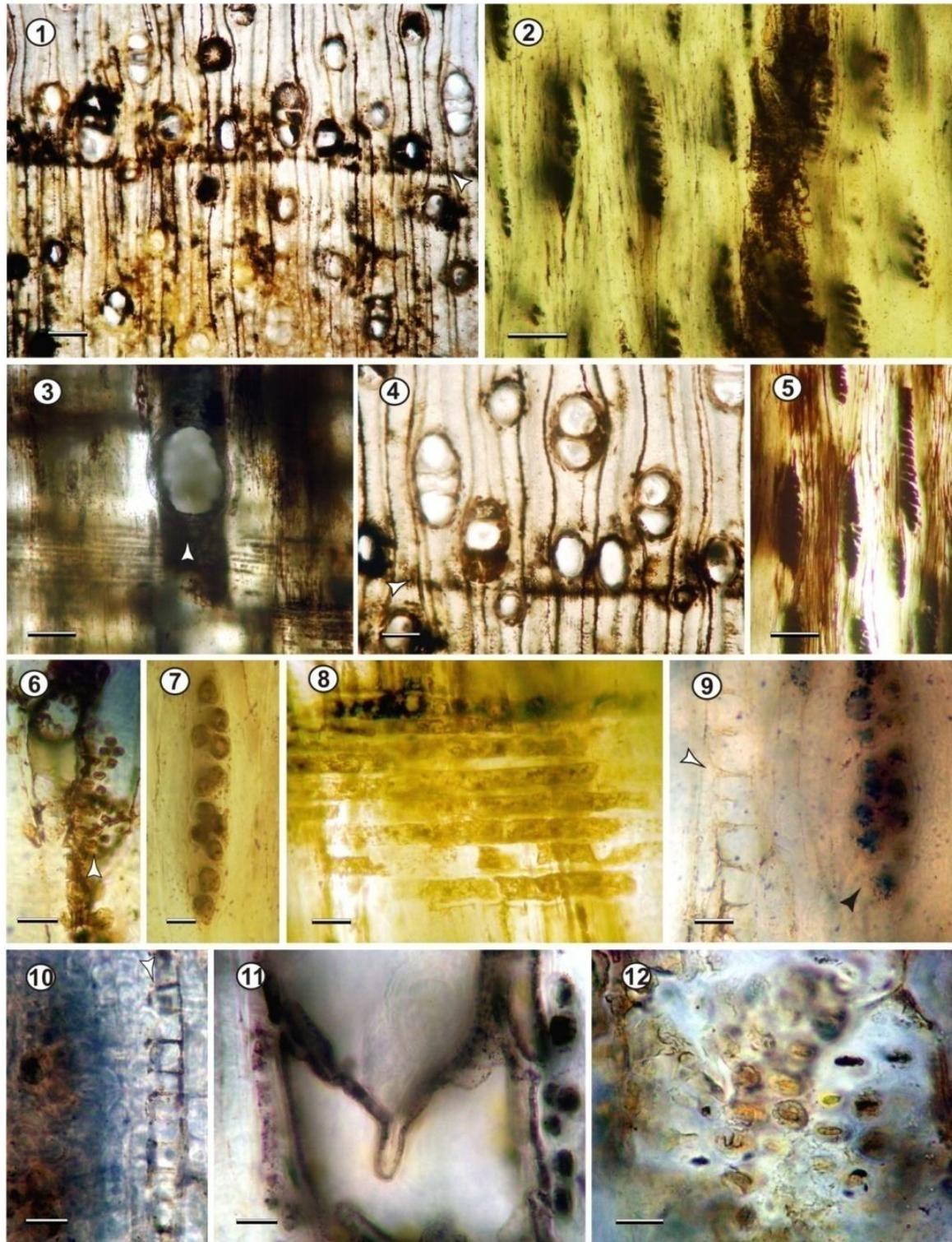
**Afinidad botánica.** Afín al género actual *Aspidosperma* Mart. y Zucc.

**Descripción.** En corte transversal, anillos de crecimientos demarcados por parénquima axial marginal con más de tres células de ancho (Fig. IV.71. 1, 4), porosidad semicircular a difusa, predominan los vasos solitarios (60%), en menor frecuencia en series múltiple radiales de 2 elementos (30%) y de 3 y 4 elementos

(10%), de contorno ovales a circular. Diámetro tangencial promedio de 190 (110–250)  $\mu\text{m}$ , y diámetro radial promedio de 221 (150–325)  $\mu\text{m}$ , moderados a grandes, de paredes delgadas con un espesor promedio de 15 (12–20)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.71. 1, 4). Densidad de vasos de 7 (5–9) por  $\text{mm}^2$ , pocos a moderadamente pocos. Unos pocos vasos presentan depósitos oscuros en el lumen. Radios muy numerosos con un promedio de 9 (7–10) por mm lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluentes, también se observa parénquima axial apotraqueal difuso entre las fibras y en contacto con los radios y parénquima marginal en bandas delgadas (Fig. IV.71. 1, 4). Fibras dispuestas irregularmente con tendencia a la disposición radial de contorno oval, circular hasta poligonal poseen un diámetro promedio de 18 (12–25)  $\mu\text{m}$ , no septadas (Fig. IV.71. 5), de paredes delgadas a moderadas, con un espesor promedio de 5 (4–6)  $\mu\text{m}$ .

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos de trayecto rectilíneo y cortos, con longitud promedio de 205 (101–250)  $\mu\text{m}$ , placas de perforación simples con tabiques oblicuos y unos pocos horizontales, con pequeños apéndices (Fig. IV.71. 3, 11). Puntuaciones intervasculares pequeñas, ornadas y alternas con un diámetro promedio de 5 (5–7)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.71. 6, 12). Radios homogéneo del tipo II según Kribs, biseriados (65%), uniseriados (25%) numerosos constituidos por células agregadas y se evidencia radios triseriados incompletos (10%). Altura promedio de 191 (112–337)  $\mu\text{m}$ , y de 12 (7–19) expresada en número de células, relativamente bajos y finos con un ancho promedio de 42 (38–50)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.71. 2, 5, 7). Parénquima septado formadas por más de 8 células, algunas presentan cristales prismáticos en el interior del lumen, la poca preservación del material impidió obtener buenas microfotografías de estas últimas (Fig. IV.71. 9, 10).

En corte longitud radial, radios homocelulares constituido exclusivamente por células procumbentes, que en su interior presentan elementos pequeños, amorfos con contenidos oscuros (Fig. IV.71. 3, 8).



**FIGURA IV.71.** *Aspidospermoxylon 20* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107). 1, vista general de la porosidad semicircular a difusa, anillos de crecimiento, donde se observa el leño temprano y el leño tardío (flechas); 2, vista general de los radios y los elementos de vasos; 3, detalle de una placa de perforación simple (flecha) y radios homocelulares constituidos por células procumbentes; 4, detalle de vasos solitarios, ovales y en series múltiples de 2 y 3 elementos; 5, detalle de radios uniseriados y biseriados incompletos y fibras no septadas; 6, detalle de las puntuaciones

intervasculares alternas y ornadas (flecha); **7**, detalle de radio homogéneo y homocelular; **8**, detalle de radios homocelulares; **9**, detalle de radios con depósitos oscuros (flecha negra) y parénquima septado (flecha blanca); **10**, detalle de parénquima septados cristalífero con más de 6 septos (flecha); **11**, detalle de un vaso con tabique oblicuo y apéndice corto; **12**, detalle de puntuaciones intervasculares. Corte transversal: 1, 4; Corte longitudinal tangencial: 2, 5–7, 9–12; Corte longitudinal radial: 3, 8. Escalas gráficas: 1 = 400  $\mu\text{m}$ ; 2 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3–5 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5–11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

El material estudiado comparte caracteres diagnósticos con las familias Rubiaceae y Apocynaceae por presentar parénquima axial escaso apotraqueal difuso y vasicéntrico a aliforme y radios uniseriados a biseriados (Ayensu & Bentum, 1974; Metcalfe & Chalk, 1950b). Sin embargo, la semejanza más estrecha se observa con Apocynaceae al presentar ambos porosidad semicircular a difusa, predominio de vasos solitarios medianos a grandes. El parénquima axial es escaso a moderado, paratraqueal vasicéntrico, aliforme raro confluyente y menos evidente apotraqueal difuso. Las fibras no septadas y radios uniseriados a triseriados, siendo homogéneos a heterogéneos. Las puntuaciones intervasculares pequeñas, ovales y alternas (Metcalfe & Chalk, 1950b; Tortorelli, 1956).

Metcalfe & Chalk (1950b) separan los géneros de la familia en dos grupos: 1) los que presentan radios 2–3 seriados; y 2) los que presentan radios multiseriados. Siguiendo este criterio, el material en análisis se relaciona al primero. En la Tabla IV.36 se observan las características anatómicas y las comparaciones con los géneros más afines al material estudiado.

		<i>Aspidospermoxylon</i> <i>20 sp. nov.</i> (CIDPALBO-MEG 107)	<i>Aspidosperma</i>	<i>Alstonia</i>	<i>Couma</i>	<i>Macoubea</i>	<i>Hancornia</i>	<i>Himatanthus</i>
Vasos	Agrupación	Solitarios (60%), múltiples sediados de 2 (40%)	Solitarios	Solitarios y múltiples seriados	Solitarios y múltiples seriados	Solitarios y múltiples seriados	Múltiples	Múltiples
	Diámetro	Medianos a grandes	Pequeños a grandes	Medianos	Medianos	Medianos	Pequeños	Medianos
	Densidad	Numerosos	Numerosos	Numerosos	Numerosos	Numerosos	Muy numerosos	
	PP	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
	Tilosis	Escaso	Presente	Presente	Presente	Presente	Ausente	Presente
	Longitud	Cortos a largos	Cortos a largos	Cortos a largos	Cortos a largos	Cortos a largos		
Puntuaciones Intervasculares	Alternas, pequeñas	Alternas, pequeñas a diminutas	Alternas, pequeñas a diminutas	Alternas, pequeñas a diminutas	Alternas, pequeñas a diminutas	Alternas, pequeñas a diminutas	Alternas, omadas, pequeñas	
PA	A,D y P,V,C	A,D y P,V,C	A,D y P,V,C				A,D,Agr	E,P,D
Radios	Bandeado	Ausente		?	?	?		
	Seriación	2 (1-3)	1-3				1 (2)	(1) 2
	Tipo	Ho	(Ho), He	?	?	?		He
Fibras	No septadas	No septadas, septadas menos frecuentes		?	?		?	
Cristales	Presentes						en radios	
Parénq. Septado	≥8 células	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato
Tubos laticíferos	Ausente		Presente	Presente	Presente			

**TABLA IV.36.** Análisis comparativo entre los géneros de Apocynaceae más afín a *Aspidospermoxylon 20 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 107) (datos tomados de Manieri, 1958; Metcalfe & Chalk, 1950a; Detienne & Jacquet, 1983; Sidiyasa, 1998; Carlquist, 2001; Moglia & López, 2001; Gonçalves, 2006; León, 2011). Referencia. A = apotraqueal, D = difuso, P = paratraqueal, V = vasicéntrico, C = confluyente, E = escaso, Agr = agregado; Radios Ho = homocelulares, He = heterocelulares; PP = tipo de placas de perforación.

244

Teniendo en cuenta la Tabla IV.36 las similitudes más representativas con el material fósil son presencia de depósitos oscuros en los vasos, parénquima axial apotraqueal y paratraqueal vasicéntrico escaso, menos común confluyente, radios 2-3 seriados, a excepción de los géneros *Cameraria* L. y *Cerbera* L. que son exclusivamente uniseriados.

El fósil bajo análisis presenta radios biseriados incompletos y uniseriados, en menor proporción triseriados. *Vallaris* (Burm. F.) y *Hancornia* (Gomes) presentan parénquima septado cristalífero, carácter compartido con *Aspidospermoxylon 20 sp. nov.* (CIDPALBO-MEG 107). *Rauwolfia* L. se aleja taxonómicamente al material en estudio por tener fibras septadas, radios heterocelulares y multiseriados.

*Aspidosperma* junto con *Vallaris*, *Macoubea* Aublet, *Couma* Aublet y *Alstonia* poseen parénquima axial apotraqueal difuso y paratraqueal escaso vasicéntrico y confluyente. Además comparte características de

vasos y placa de perforación. Sin embargo, la presencia de vasos medianos y numerosos, tipo de parénquima axial, parénquima septado y tipo de radios ubican al material dentro del género actual *Aspidosperma* (Espinoza de Pernía, 1987; Roth & Giménez, 2006).

Se realizó un análisis comparativo detallado con las especies de *Aspidosperma* de Argentina y de las regiones más vinculadas. En la Tabla IV.37 se muestra las similitudes y diferencias encontradas.

		<i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107)	<i>Aspidosperma</i> <i>trinternatum</i>	<i>A. quebracho-</i> <i>blanco</i>	<i>A. polyneuron</i>	<i>A. australe</i>	<i>A.</i> <i>compactinervium</i>	<i>A. pichonianum</i>	<i>A. album</i>
Vasos	Agrupación	Solitarios 60%	Solitarios 99%	ES	Solitarios 85%	Solitarios 85%	Solitarios 95%	ES	Solitarios 93%
	Di (µm)	190 (110-250)	70-130	60-240	40-120	40-70	55 (40-70)	85-145	80-195
	De (mm <sup>2</sup> )	5 (5-7)	12-18	10-20	45-65	80-100	45 (35-50)		8-14
	PP	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
	Tilosís			P	P		A		
	Long. (µm)	205 (101- 250)	120-550	≤350, 434 cortos	≤500	280-700	260-580	330-680	
Puntuaciones Intervasculares		Alternas, 5 (5-7)	Alternas, pequeñas 5, leve aréoladas	Alternas, pequeñas 5, leve aréoladas	Alternas, pequeñas, aréoladas	Alternas, pequeñas, aréoladas	Alternas, pequeñas, ornadas, 6	Alternas, pequeñas 5	Alternas, ornadas, 5-6
Pérenquima axial		A, V, C, D	D-R	D-R	A, D, Ag	A, D	A, D, Ag	A, D y P, V, C	D, Agr, P
Radios	Septado	8	4-6		2-8	4-8		(4) 6-8	6-8
	Seriación	2 (1-3)	3 (4)	3 (1, 2)	2 (1-3)	1 (2)	1-2	1 (2-3)	1-3
	Tipo	Ho	Ho a He	AHe		Ho	Ho	Ho	Ho
	De (mm)	9 (7-10)	5-10	8-10	5-12	9	12 (8-16)	5-10	6-8
	Altura	191 (112-337)		34-434	150-500	135-400		260-580	
Fibras		No septadas,		No septadas	No septadas	Septadas y no septadas	No septadas	No septadas	No septadas
Cristales		P	P	P	P	A	A	A	P
Tubos laticíferos		A	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	Sin dato	A
Anillos de crecimiento		D	D	D	I	D	I	I	I

**TABLA IV.37.** Análisis comparativo de *Aspidospermoxylon* 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107) con especies seleccionadas de *Aspidosperma* más afines (datos tomados de Metcalfe & Chalk, 1950b; Tortorelli, 1956; Alves & Angyalossy-Alfonso, 2000; Richter & Dallwitz, 2000; Miller & Détienne, 2001; Moglia & Lopez, 2001; Gonçalves, 2006; León, 2011; Krentkowski & Duarte, 2012; Moglia *et al.*, 2012). Referencias Radios. Ho = homocelulares, He = heterocelulares, AHe = acroheterogéneo; Vasos Di = diámetro, De = densidad, Agrupación ES = exclusivamente solitarios, Tilosis P = presente, E = escaso; Cristales P = presentes, A = ausente; PP = Tipo de placas de perforación.

Existe una homogeneidad en cuanto a las características de las especies de *Aspidosperma* comparadas y el fósil en análisis, caracteres propios de cada taxón segregan las especies dentro del género. El material fósil se relaciona con *A. australe* y *A. compactinervium* en el predominio de radios bi y uniseriados y homocelulares.

*Aspidospermoxylon* 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107) presenta parénquima axial apotraqueal difuso visible y paratraqueal vasicéntrico a aliforme, esta característica la comparte con *A. pichonianum*.

También, el ejemplar fósil se asemeja a *A. triternatum* Rojas Acosta, *A. polyneuron* Muell. *A. quebracho blanco* y *A. álbum* (Vahl). R. Ben. por presentan cristales y un número menor de septos en el parénquima axial, y solo con las dos últimas especies coinciden en las medidas de elementos de vasos.

### Comparación con especies fósiles

La familia Apocynaceae tiene un escaso registro fósil, sin embargo las comparaciones con leños fósiles descriptos a nivel mundial corroboraron la asignación de *Aspidospermoxylon* 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107) a ésta familia (tabla IV.38).

	<i>Aspidospermoxylon uniseriatum</i>	<i>Apocynoxylon sylvestris</i>	<i>Grangeonixylon apocynorubioides</i>	<i>Grangeonixylon danguese</i>	<i>Paraapocynaceoxylon barghoorni</i>	<i>Aspidospermoxylon</i> 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107)
<b>Edad, Origen</b>	Eoceno-USA	Eoceno-Francia	Oligoceno-Francia	Eoceno-Francia	Cretácico-USA	Pleistoceno-Argentina
<b>Anillos de crec.</b>	A	D	A	D	A	D
<b>Agrupación</b>	Solitarios, raros múltiples de 2	?	Solitarios 90%	Solitarios 90%	Solitario 55%	Solitarios 60%
<b>Diám.</b>	84-140	50-100	50-100	50-101	90-175	190 (110-250)
<b>Densidad</b>	40-60	40-100	20-40	20-41	3-8	5 (5-7)
<b>Logitud</b>	240-370		350-800	350-801	290-650	205 (101-250)
<b>Tilosis</b>	E	P	?	?	?	A
<b>PI</b>	Pequeñas, alternas, 4			Diminutas, alternas	Medianas, alternas, hexagonal, 8-12	Pequeñas, alternas 5-7
<b>PA</b>	P, E, V	?	P, E, Dagr,	P, E, DAg	P, E, A, D	V, A, D, M
<b>PS</b>	≥ 9	?	?	?	8-10	8
<b>Fibras</b>		Septadas	?	?	Septadas	No septadas
<b>Tipo, seriación</b>	He, (1) 2	He, 1-3	He, 1-10	He, 1-11	Ho a He, 2 seriados 75%	Ho, (2)1-3
<b>Densidad</b>	4-12	4-12	4-12	4-13	9-13	9 (7-10)
<b>Altura</b>					142-563	191 (112-337)
<b>Cristales</b>	?	A	?	?	?	P
<b>Tubos laticífero</b>	P	A	?	?	?	A

**TABLA IV.38.** Cuadro comparativo de especies fósiles afines a la familia Apocynaceae con *Aspidospermoxylon* 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107) (datos tomados de Kruse, 1954; Gazeau & Koeniguer, 1975; Privé-Gill, 1982; Sakala *et al.*, 1999). Referencias. Anillos de crecimiento A = ausentes, D = demarcados; Tilosis, Cristales y Tubos laticíferos A = ausente, E = escaso, P = presente; PI = puntuaciones intervasculares; PA = Parénquima axial A = apotraqueal, D = difuso, P = paratraqueal, V = vasicéntrico, C = confluyente, E = escaso, Agr = agregado; Radios He = heterocelulares, Ho = homocelulares; PS = parénquima septado; ? = sin dato.

Las maderas fósiles asignadas a la familia de Apocynaceae mostraron diferencias cuantitativas importantes entre sus miembros, siendo más similares en sus características cualitativas.

Las diferencias con *Aspidospermoxylon* 20 sp. nov. (CIDPALBO-MEG 107) se enumera a continuación: *Grangeonixylon apocynorubioides* (Privé-Gill, 1983) del Oligoceno de Francia tiene características de las familias actuales Apocynaceae y Rubiaceae. Este taxón fósil se diferencia del material estudiado aquí, en la ausencia de anillos de crecimiento, el tamaño de vasos que son pequeños, cortos y numerosos, en la presencia de parénquima difuso agregado, como así también en el tipo de radios. *Grangeonixylon danguese* Sakala, Privé-Gill y Koeniguer, del Eoceno, se diferencia por presentar radios heterocelulares y multiseriados y en las puntuaciones intervasculares que son diminutas (Sakala *et al.* 1999).

Se debe destacar, que estos autores que *G. danguense* tiene caracteres anatómicos más afines a la familia Rubiaceae que a las Apocynaceae.

*Apocynoxylon sylvestris* descrita por Gazeau y Koeniguer (1975), para el Eoceno – de Francia, se diferencia de *Aspidospermoxyton* 20 sp. nov. en la presencia predominante de vasos en series múltiples radiales, con una alta densidad de vasos por mm<sup>2</sup>, placas de perforación posiblemente escalariformes y en la presencia de fibras septadas.

*Aspidospermoxyton uniseriatum*, del Eoceno del Valle Eden en EE UU, difiere en la presencia de radios heterogéneos heterocelulares y presencia de conductos gomíferos (Kruse, 1954).

*Paraapocynaceoxyton barghoorni* Wheeler, Lee y Matten (1987) posee afinidad relativamente importante con *Aspidospermoxyton* 20 (CIDPALBO-MEG 107) en la presencia de vasos solitarios y en serie múltiples radiales, en el tamaño de los vasos, que son medianos, el tipo de placa de perforación que es simple, en las puntuaciones intervasculares alternas, los radios que son de 1 a 3 seriados, predominando los biseriados, homocelulares compuestos exclusivamente por células procumbentes, el parénquima axial paratraqueal es escaso y apotraqueal. Las diferencias son la presencia de radios heterocelulares y el parénquima axial que es del tipo bandeado estrecho (Wheeler *et al.*, 1987).

La combinación de los caracteres del material estudiado, diferente de otras especies fósiles ya descritas, por este motivo en este trabajo se propone la creación de una especie fósil para el género *Aspidospermoxyton*.

## Discusión

La familia Apocynaceae está constituida por 5 subfamilias, Rauvolfioideae (cosmopolita; 10 tribus/83 géneros), Apocynoideae, Periplocoideae, Secamonoideae y Asclepiadoideae. El leño fósil en estudio tiene una estrecha afinidad con la subfamilia Rauvolfioideae. Esta subfamilia en conjunto con Apocynoideae forman un grupo parafilético, el más basal dentro de la familia (APG, 2003; Liggieri *et al.*, 2009; Rapini, 2012).

Apocynaceae *sensu lato* corresponde al orden Gentianales y pueden distinguirse fácilmente de otras familias por la presencia de látex (Middleton, 2007).

El material en estudio fue asignado al género *Aspidosperma*, único género de la tribu Aspidospermeae (Endress *et al.*, 2007). Es el grupo con mayor número de especies (c. 100), distribuidas principalmente en América del Sur (Morillo, 1995). De acuerdo a Veillon (1994), las especies de *Aspidosperma* habitan actualmente los bosques tropicales húmedos, secos a muy secos y pedemontanos en la franja tropical. En la Argentina se extienden por las provincias fitogeográficas de las Yungas, Chaqueña y Paranaense (Tortorelli, 1956; Cabrera, 1976).

Al referirnos a la estructura del leño secundario, Cronquist (1981) presenta numerosos detalles generales sobre la anatomía del xilema de las Apocynaceae e indica que se caracteriza por presentar tallos que ocasionalmente desarrollan estructuras anómalas, vasos con placa de perforación simples y muy raramente escalariformes de pocas barras, fibras septadas con puntuaciones simples o no septadas y con puntuaciones areoladas. Dicha familia, además se caracteriza por el predominio de vasos solitarios, parénquima axial apotraqueal difuso y paratraqueal escaso, radios 1 a 3 seriados homogéneos, fibras generalmente no septadas y puntuaciones intervasculares pequeñas y alternas (Metcalfé & Chalk, 1950b; León, 2011).

En particular el leño en análisis además de coincidir con los caracteres mencionados posee radios homocelulares. Gonçalves (2006) indica que en las especies de *Aspidosperma* de Brasil predominan los radios homocelulares encontrando en escasas especies radios heterogéneos, a las mismas observaciones llevo León (2011) en su trabajo denominado “Anatomía de la madera de 26 especies del género *Aspidosperma*”, la mayoría de las especies constituidas por radios homocelulares. Las especies descritas por Tortorelli (1956) para la flora argentina poseen también radios homocelulares. En lo que respecta a las fibras, León (2011) encontró que las especies de los bosques húmedos de Venezuela poseen fibras no septadas.

Diversos autores señalan que el predominio hasta la presencia exclusiva de vasos solitarios está comúnmente correlacionado con la presencia también de traqueidas vasicéntricas y fibro-traqueidas y que corresponden a especie típicas de regiones semiáridas (Carlquist, 1988; Baas & Carlquist, 1985; Lindorf, 1994; Moglia & Giménez, 1998). Para el caso de la madera en análisis no se observó la presencia de traqueidas aunque si un porcentaje relativamente alto de vasos solitarios. Estas características la relacionan más estrechamente con especies de *Aspidosperma* descritas para Brasil y Venezuela (Gonçalves, 2006; León, 2011).

Una de las características importante y comúnmente mencionada por diversos autores es el prominente apéndice que presentan los elementos de vasos y que se observan en corte longitudinal radial de las especies, posiblemente dicho atributo sea un carácter propio del género (Tortorelli, 2009; León, 2011). Este rasgo característico de la familia fue observado en el material fósil.

La presencia de cristales es común en numerosas especies tanto en radios como en parénquima axial con y sin septos. Sin embargo, en *A. macrocarpon* (Junac, 1981) y *A. compartinervium* Kuhl. (Gonçalves, 2006) no presentan cristales en su estructura.

Las plantas absorben del suelo y el aire varios elementos como Hierro (Fe), Potasio (K), Nitrógeno (N) y grandes cantidades de Calcio (Ca) ellos son almacenados para el momento de su requerimiento (Franceschi & Horner, 1980; Espinoza de Pernía, 1987). Rasmussen & Smith (1961) aluden que la presencia de cristales en diferentes órganos de las plantas se debe al mantenimiento de su balance iónico y a la alta disponibilidad de Ca en el sustrato que habitan. De las especies argentinas descritas solo *A. australe* no posee cristales en

el parénquima septado, en tanto que *A. polyneuron* presenta cristales, sin embargo la primera y esta última comparten hábitat ya que se encuentran igualmente distribuidas geográficamente. La ausencia de cristales en *A. australe* la hace menos afín a *Aspidospermoxylon 20 sp. nov.*

En cuanto al registro fósil de Apocynaceae y *Aspidosperma* en Argentina, se cuenta con trabajos de larga data (Berry, 1938). Este autor describe impresiones foliares de varios géneros como *Allamanda* L., *Plimiera* L., *Echites* y *Landolphis* Pal. Beauv. hallados en la flora cenozoica en las cercanías del Río Pichileufu.

Los registros fósiles de la familia Apocynaceae en Argentina se conocen desde el Mioceno medio y Tardío de los valles Calchaqués y en la Mesopotamia. Estos registros se conocen a través de palinomorfos e impresiones de hojas y frutos (Barreda *et al.*, 2007). Asimismo el registro fósil palinomorfo del género *Aspidosperma* corresponde al último Máximo Glacial Holoceno (ca. 3500 años AP) (Barrera *et al.*, 2007). Dichos antecedentes sugieren que *Aspidospermoxylon 20 sp. nov.* procedente de la Formación El Palmar es el primer macrofósil de *Aspidosperma* para la región.

## Comentario

Actualmente las especies de *Aspidosperma* son muy abundantes en Brasil, *Aspidospermoxylon 20 sp. nov.* resulta tener una relación estrecha con especies de ambientes cálidos y húmedos de la Argentina como es el caso de *A. australe* y con *A. pichonianum* de Brasil. El presente resulta ser de gran valor científico para la flora del Cuaternario de Argentina.

250

Orden MYRTALES

Familia VOCHYSIACEAE A. Saint-Hilaire

Género *Qualeoxylon* Suguio y Mussa 1978

**Especie tipo** *Qualeoxylon itaquaquecetubense* Suguio y Mussa 1978

***Qualeoxylon 21 sp. nov.***

**Figura IV.72. 1-14**

**Material estudiado.** CIDPALBO-MEG 149, CIDPALBO-MIC 1574 (tres preparados microscópicos).

**Procedencia geográfica.** Punta Viracho, Entre Ríos, Argentina.

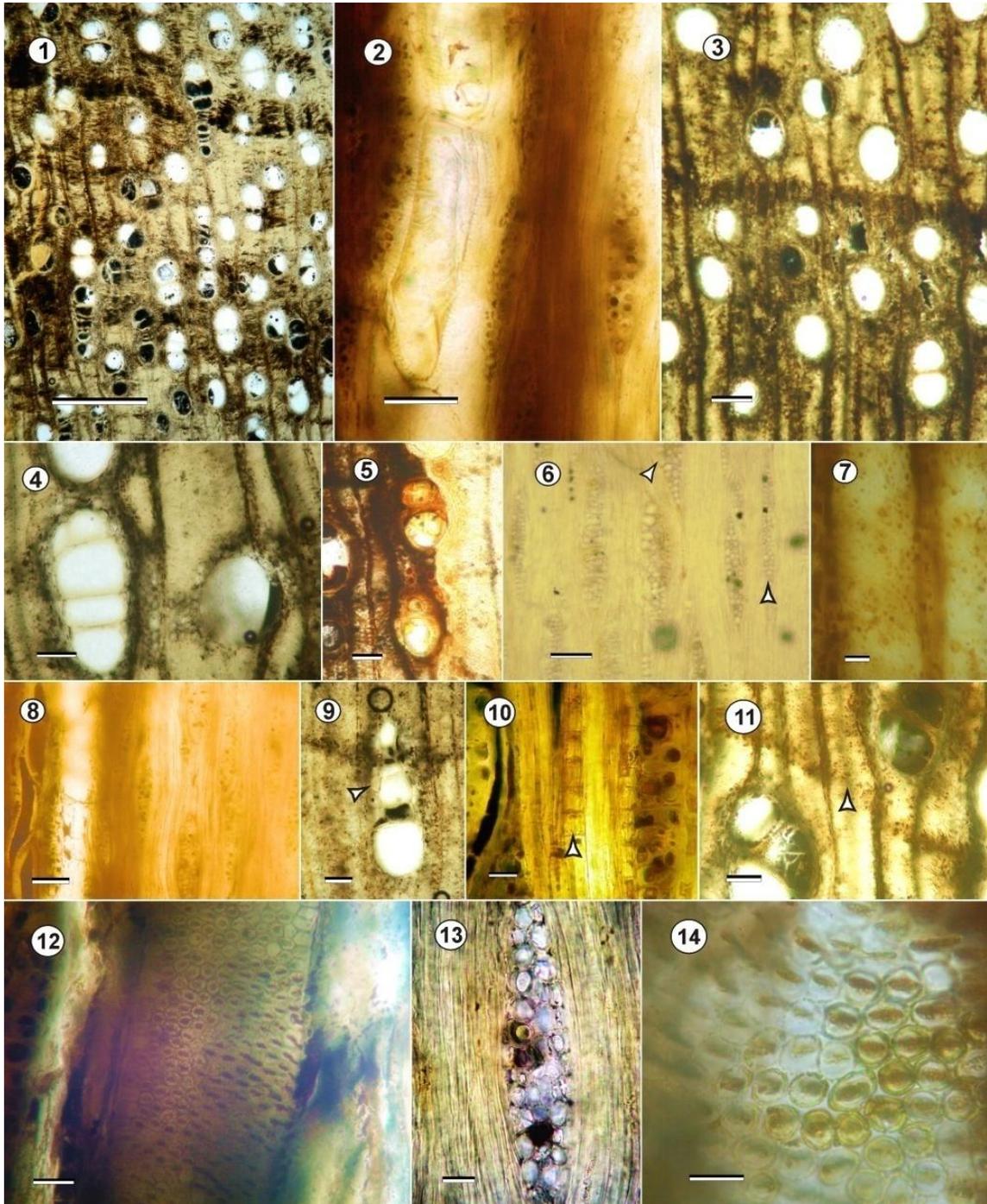
**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno tardío).

**Afinidad botánica.** Afín al género *Qualea* Aubl.

**Descripción.** En corte transversal anillos de crecimiento están demarcados por parénquima axial marginal, porosidad difusa (Fig. IV.72. 1, 3, 9, 11). Vasos solitarios (63%), múltiples radiales de 2 (23%), de 3 (10%) y 4 a 7 elementos (4%), diámetro tangencial promedio de 147 (46–203)  $\mu\text{m}$  y diámetro radial promedio de 181 (84–241)  $\mu\text{m}$  siendo medianos a pequeños, las paredes tienen un espesor promedio de 16 (13–21)  $\mu\text{m}$ , poco delgadas, densidad de vasos promedio de 9 (5–13) por  $\text{mm}^2$  (Fig. IV.72. 1, 3, 4, 5, 9, 11). Unos pocos vasos poseen depósitos oscuros (Fig. IV.72. 5, 8). Radios numerosos, 9 (8–11) radios por  $\text{mm}$  lineal. Parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente en vasos muy próximos y marginal delgadas con 1 o 2 hileras de células y parénquima axial apotraqueal difuso poco visible (Fig. IV.72. 4, 5, 11). Fibras con disposición irregular y radial en algunos sectores, contorno poligonal a oval con un diámetro promedio de 15 (7–21)  $\mu\text{m}$ , las paredes son gruesas a medianamente delgadas con depósitos oscuros en el lumen (Fig. IV.72. 7).

En corte longitudinal tangencial, elementos de vasos con una longitud promedio de 280 (203–330)  $\mu\text{m}$ , con tabiques oblicuos para los vasos de menor diámetro y tendientes a horizontales en los vasos con mayor calibre. Placas de perforación simples (Fig. IV.72. 2, 8). Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas? ovas, principalmente medianas, el diámetro oscila entre 6–8  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.72. 12, 14). Radios heterogéneos y homogéneos, predominan los radios multiseriados de cuatro y tres células y en menor proporción radios uni y biseriados. Altura promedio de 357 (60–650)  $\mu\text{m}$  y expresada en número de células de 27 (3–43).<sup>251</sup> Poseen un ancho promedio de 46 (20–70)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.72. 2, 6, 8, 13). Fibras no septadas.

En corte longitudinal radial poco preservado, no se logró obtener microfotografías de células de los radios, el corte longitudinal tangencial sugiere heterogeneidad de sus células (Fig. IV.72. 6). Parénquima axial septado posiblemente con cristales en su interior (Fig. IV.72. 10).



**FIGURA IV.72. *Qualeoxylon 21* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 149).** 1, vista general de la disposición de los vasos y parénquima axial vasicéntrico, confluyente y marginal; 2, elemento de vaso con placa de perforación simple y tabiques oblicuos y radios multiseriados; 3, detalle de vasos solitarios, mostrando porosidad difusa y parénquima axial vasicéntrico y marginal delimitando el anillo de crecimiento; 4, detalle de vasos en serie múltiples de 4 elementos y parénquima axial vasicéntrico y confluyente; 5, detalle de vasos con depósitos y anillo de crecimiento demarcado por parénquima axial marginal; 6, disposición de radios multiseriados (flecha); 7, disposición general de fibras en corte transversal; 8, detalle de elementos de vasos con tabique oblicuo; 9, detalle de parénquima axial vasicéntrico (flecha); 10, detalle de parénquima septado con cristales en su interior? (flecha); 11, anillo de crecimiento demarcado por

parénquima axial marginal (flecha) y vasos con depósitos oscuros; **12**, detalle de elemento de vaso con sus puntuaciones intervasculares; **13**, detalle de radio homocelular multiseriado; **14**, detalle de puntuaciones intervasculares alternas, ovals y areoladas. Corte transversal: 1, 3-5, 7, 9, 11; Corte longitudinal tangencial: 2, 6, 8, 10, 12-14. Escalas gráficas. 1=500  $\mu\text{m}$ ; 2, 4, 6, 8, 9, 11 = 100  $\mu\text{m}$ ; 3, 5 = 200  $\mu\text{m}$ ; 7, 10, 12, 13 = 20  $\mu\text{m}$ ; 14 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Comparación con especies actuales

El material en análisis tiene características anatómicas similares a la familia Vochysiaceae descrita por Metcalfe & Chalk (1950) y Watson & Dallwitz (1992), que se caracterizan por presentar porosidad difusa, vasos medianos a grandes, solitarios y en series múltiples radiales, elemento de vasos con tabiques oblicuos y placa de perforación simples, puntuaciones intervasculares areoladas, fibras libriformes no septadas, el parénquima axial predominantemente paratraqueal (aliforme y confluyente), depósitos oscuros y/o tilosis presentes. Se diferencia de la familia más emparentada Myrtaceae porque esta última posee vasos generalmente pequeños, parénquima axial normalmente apotraqueal o paratraqueal, tilosis abundante, fibras con puntuaciones areoladas y en el tipo de radios (Van Vliet & Baas, 1985).

El material fue comparado con los géneros de la familia, con *Ruizterania* Marc.-Berti se diferencia por la presencia de parénquima axial confluyente y unilateral y la presencia de sílice.

*Vochysia* Aubl. descrita por León (2005) se caracteriza por tener conductos gomíferos longitudinales y parénquima axial apotraqueal en islas dispersas, lo que la hace claramente diferente con el material estudiado.

La muestra CIDPALBO-MEG 149 se asemeja estrechamente con el género *Qualea* y dentro de este con la especie *Qualea dinizii* descrita por León (2003b). Este taxón actual se caracteriza por tener: puntuaciones intervasculares ornadas y pequeñas a medianas, presencia ocasional de depósitos oscuros en los vasos, en la disposición del parénquima axial, en las fibras no septadas con paredes medianas a gruesas. La muestra fósil presenta secciones de corte grueso lo cual impidió registrar (en microfotografías) una perfecta visibilidad de parénquima septado formando cadenas cristalíferas. La ausencia de canales traumáticos en la especie descrita por León (2003b) coincide con el material fósil. Espinoza de Pernia (1987) observó en *Q. dinizii* cristales en el parénquima axial coincidiendo con el fósil en estudio.

En cuanto a las características de los radios, Quirk (1980) y Détienne *et al.* (1982) encontraron que las especies *Q. acuminata*, *Q. albiflora* y *Q. dinizii* presentan radios heterocelulares o tendiente al mismo, este carácter concuerda con *Qualeoxylon 21* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 149). Coincide también en la altura de radios no superior a 677  $\mu\text{m}$ . Este análisis comparativo nos permite sugerir la asignación del material fósil al género *Qualeoxylon* y a su vez su semejanza con el género actual *Qualea*.

## Comparación con especies fósiles

Debido al escaso registro fósil de Vochysiaceae se incluyó al análisis comparativo a especies fósiles afines a alguno de los géneros de Myrtaceae, considerada la familia más relacionada con Vochysiaceae en cuanto a la estructura anatómica en estudio (Van Vliet & Baas, 2013). Se hace esta última aclaración pues Sajo & Rudall (2002) encontraron que las familias Combretaceae y Onagraceae tienen un vínculo más cercano a Vochysiaceae en cuanto a la anatomía foliar.

En base a ello, creemos solo destacable mostrar las diferencias de *Callistemonoxylon deccanensis* Bande, Mehrotra & Prakash –Cretácico, Centro y Sur de Asia- fue descrita dentro de la familia Myrtaceae en su momento emparentada con el género *Callisthene* (actual Vochysiaceae), las diferencias son muy notables principalmente en la presencia de fibras septadas y células envolventes.

En tanto que *Qualeoxylon itaquaquecetubense* Suguio y Mussa 1978 –Pleistoceno superior de Brasil es hasta el momento el único registro de la familia. Los caracteres diagnósticos de *Qualeoxylon itaquaquecetubense* son: vasos medianos, solitarios o múltiples radiales de 2 a 4 elementos, placa perforaciones simples, poco numerosos, puntuaciones intervasculares pequeñas a medianas y ornadas, parénquima axial vasicéntrico a confluyente entre poros muy próximos, radios triseriados y presencia menos frecuente de 1 y 2 células de anchos, tienen leve tendencia a heterogéneos, fibras no septadas. Las diferencias con el material fósil de la Formación El Palmar son: la densidad baja de poros por mm<sup>2</sup> y la altura de radios según el número de células.

Recientemente, fue hallada una madera fósil de Vochysiaceae en la Formación Arroyo Feliciano <sup>254</sup> (Pleistoceno Superior), Cuenca del río Gualeguay, Entre Ríos, Argentina. Este material se caracteriza por presentar: porosidad difusa a semicircular, vasos en su mayoría solitarios, en series múltiples radiales de 2-4 elementos y raramente agrupados, algunos vasos con cristales, placas de perforación exclusivamente simples, punteaduras intervasculares pequeñas, alternas, areoladas y ornadas, parénquima axial paratraqueal escaso, vasicéntrico, confluyente y con alas cortas, apotraqueal difuso y difuso en agregados, parénquima septado con 7-16 células conteniendo un cristal por cámara; radios homocelulares constituidos exclusivamente por células procumbentes, 1-3 células de ancho; fibras no septadas, de contorno oval a hexagonal. Se diferencia de *Qualeoxylon* 21 sp. nov. en tener vasos agrupados, y con cristales, parénquima axial aliforme, en los radios que son homocelulares con 1 a 3 células de anchos (Moya & Brea, 2015).

Las diferencias que presentan estos últimos registros de Brasil y Argentina, respectivamente, nos lleva a proponer una nueva especie *Qualeoxylon* sp. nov. (este trabajo). Teniendo en cuenta la presencia de especies *Qualea* en el Pleistoceno superior en Brasil resulta consecuente pensar en una distribución más al sur de Sudamérica.

## Discusión

La familia Vochysiaceae está constituida por 200 especies (210 especies según León, 2005) reagrupadas en 7 géneros (APG, 2009), ellos son *Callisthene*, *Erisma*, *Erismadelphus*, *Ruizterania*, *Qualea*, *Salvertia* y *Vochysia*.

Los registros más antiguos se remontan a 33–36 Ma según Sytsma *et al.* (2004). Actualmente se distribuyen las tres especies africanas de Vochysiaceae (*Erismadelphus* y *Korupodendron*) en los bosques de Nigeria, Camerún, Congo y Gabón en África Occidental. Todas las otras especies de la familia son Neotropicales (Kawasaki, 2013).

Sytsma *et al.* (2004) suponen la presencia de especies Vochysiaceae en ambos lados del océano atlántico como producto de una dispersión a larga distancia durante el Oligoceno (*c.* 80 Ma) en un momento en que el Atlántico ya había desarticulado la región ecuatorial. Aunque no es muy claro el origen de la familia se cree que se diferencia de las Myrtaceae hacia fines del Eoceno tardío, luego se produjo la dispersión desde África occidental hacia los hábitats actuales.

Las especies de *Vochysia* y *Qualea* son de origen Sudamericanas y ocurren sobre todo en los bosques tropicales de la Amazonía, en bosques de las tierras altas andinas, bosques húmedos de tierras bajas del este de Brasil y componente típico de las sabanas del centro de Brasil y en los llanos de Venezuela y Colombia; también se registraron especies de estos géneros en América Central (Carmo-Oliveira & Lange de Morretes, 2009, Kawasaki, 2013)

El género *Qualea* comprende 45 especies distribuidas en la región amazónica, siendo raramente encontradas en el Sur de Brasil (Suguo & Mussa, 1978). Posiblemente un ambiente más cálido y húmedo hacia fines del Pleistoceno propicio una distribución continua más amplia del grupo llegando hasta latitudes más altas (Noreste de Argentina), pues la presencia de leños fósiles con una buena afinidad sustenta dicha hipótesis.

División MAGNOLIOPHYTA

Clase LILIOPSIDA

Subclase ARECIDAE Takhtajan 1966

Orden ARALES Lindley 1833

Familia ARECACEAE Bercht. y J. Presl 1820

Subfamilia ARECOIDEAE Burnett 1835

Tribu COCOSEAE Martius 1829

Subtribu ATTALEINAE Drude in Mart.

Género *Palmoxylon* Schenk 1882

**Espécie tipo** *Palmoxylon blanfordi* Schenk 1882.

*Palmoxylon yuqueriense* Lutz 1984

**Figura IV.73. 1-12; Figura IV.74. 1-10; Figura IV.75. 1-3**

**Material estudiado.** Estípites CIDPALBO-MEG 144, CIDPALBO-MIC 1567 (tres preparados microscópicos). Raíz (tres preparados)

**Procedencia geográfica.** Arroyo Yuquerí. Entre Ríos, Argentina.

**Procedencia estratigráfica.** Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío).

**Afinidad botánica.** Comparte características comunes con especies de los géneros actuales *Butia* (Becc.) Becc. y *Syagrus* Mart. (Attaleinae).

Las dimensiones del material fósil son: 34 de diámetro y 41 de longitud, estípites de sección basal.

**Descripción.** Fragmento basal de estípites compuesto por parénquima fundamental y haces fibrovasculares dispersos al azar. Parénquima fundamental formado por células isodiamétricas, rectangular a amorfas, con espacios intercelulares. Estegmatas dispuestos de manera axial, en cadenas o solitarios en el lumen de fibras y en células del parénquima. Parénquima tubular con 1 a 2 células de espesor rodeando los haces fibrovasculares. Haces fibrovasculares con esclerénquima pronunciado de forma reniforme a subcirculares. Floema con un cordón. Vasos protoxilemáticos numerosos y pequeños. Vasos metaxilemáticos en número de 2 o 3 por haz.

**Descripción.** En corte transversal presenta haces fibrovasculares con la sección vascular orientado hacia el centro del tronco. Ellos están inmersos en una matriz de células de parénquima fundamental laxo.

**Parénquima fundamental y fibras.** Constituye la matriz parenquimatosa donde se insertan los haces fibrovasculares. En la sección más externa de cada haz se observa la distribución del parénquima tabular. El promedio de estas células es de 127 (76-178) de largo por 38 (30-50)  $\mu\text{m}$  de ancho (Fig. IV.73. 9). Las células perixilemáticas tienen un diámetro promedio de 30 (25-35)  $\mu\text{m}$ . El área vascular de cada haz fibrovascular está rodeada por parénquima radial, posee buena preservación. Las células del parénquima que constituyen la matriz son isodiamétricas, alargadas y amorfas en algunas secciones y de tamaño variable, entre ellas se presentan espacios intercelulares (fascículos anómalos o de fibras *sensu* Stenzel) (Fig. IV.73. 1, 5). Las paredes de las células del parénquima son poco visibles, aunque aparentan ser delgadas.

El interior de fibras y parénquima se observan estegmatas (formas globulares = globulolitas) en hileras y/o solitarias, y/o contenido celular. Hay otras células de parénquima que presentan otros depósitos atribuibles posiblemente a gránulos de almidón.

*Estegmatas.* Dispuestas en series axiales en el lumen de fibras y células de parénquima, tiene forma de pequeños corpúsculos (miden hasta 10  $\mu\text{m}$  de diámetro) posiblemente se trate de sílice esferoidales y equinados (Fig. IV.73. 8, 9, 12).

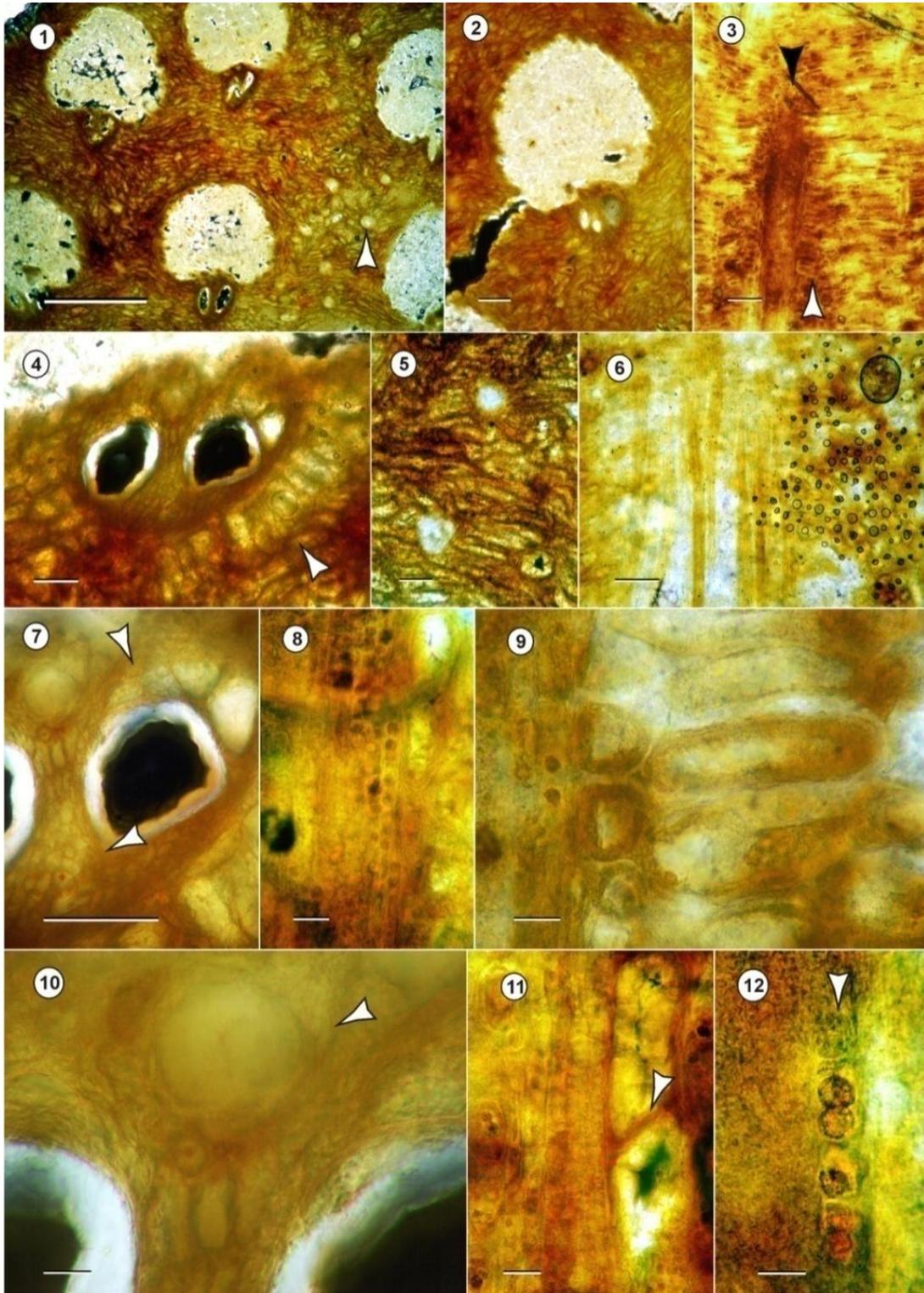
*Haces fibrovasculares.* Se distribuyen en forma tangencial con tendencia al azar, la sección fibrosa (esclerénquima) de forma reniforme está limitado en su sección dorsal por el parénquima fundamental y en su área cóncava por el floema, constituye la mayor parte del “casquete” o haz fibrovascular, posee un diámetro promedio tangencial de 855 (735-1078)  $\mu\text{m}$ , diámetro radial incluyendo la sección vascular 588 (490-833)  $\mu\text{m}$  (Fig. IV.73. 1, 2). Estas fibras son de contorno redondeado a poligonal, se disponen irregularmente y poseen un diámetro promedio de 31 (20--50)  $\mu\text{m}$ , la preservación de la estructura es mala, lo cual dificulta las mediciones de la pared (Fig. IV.73. 6, 9, 12). La densidad de haces fibrovasculares oscilan entre 50 y 70 por  $\text{cm}^2$ .

*Floema.* Se ubica entre el metaxilema y el casquete de fibras, en casi toda la muestra no tienen una buena preservación, está formados por un tubo criboso? con paredes delgadas, rodeada de pequeñas células (Fig. IV.73. 4, 7, 10), no se observan las células acompañantes de los tubos cribosos.

*Metaxilema.* Ubicado entre el floema y protoxilema, está constituido por 2 o 3 vasos con diámetro tangencial promedio de 86 (63–140)  $\mu\text{m}$ , y un diámetro radial promedio de 160 (127–203)  $\mu\text{m}$ , de contorno ovales, pequeños a medianos. Pudiendo haber más pequeños bordeando a los primeros. Algunos vasos presentan depósitos oscuros (Fig. IV.73. 4, 7). La mala preservación del material impidió ver placa de perforación de estos vasos.

*El protoxilema* (Fig. IV.73. 7, 11) se ubica entre el metaxilema y las células del parénquima intrafascicular (Fig. IV.73. 4), constituidos por numerosas células entre 5 y más de 10, con un diámetro promedio de 35 (30–58)  $\mu\text{m}$ , en corte longitudinal se pudo observar elemento de vasos formado por una aparente placa de perforación simple (Fig. IV.73. 11).

Cuando la distancia entre haz y haz fibrovascular es mayor a 8 células, el parénquima forma una matriz laxa, todos los haces poseen su sección vascular orientado hacia la región central del tallo.



**FIGURA IV.73.** *Palmoxyton yuqueriense* Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144). 1, vista general y disposición de los haces fibrovasculares y parénquima fundamental con fascículos de fibras o espacios intercelulares (flecha); 2, detalle de haz fibrovascular con tres vasos metaxilemáticos; 3, en corte longitudinal metaxilema poco preservado (flecha negra) bordeados por parénquima radial (flecha blanca); 4, detalle de metaxilema constituido por dos vasos con depósitos

oscuros en el lumen bordeados por parénquima tubular -células isodiamétricas- (Flecha); **5**, detalle de espacios intercelulares (meatos) en la matriz parenquimatosas; **6**, corte longitudinal de la región fibrosa de un haz vascular rodeado por células de parénquima isodiamétricas; **7**, detalle de protoxilema y parénquima vascular (flechas); **8**, detalle de fibras con cadenas largas de stegmatas dispuestas axialmente; **9**, detalle de parénquima tubular de paredes delgadas; **10**, detalle de floema constituido por un tubo criboso; **11**, corte longitudinal de protoxilema con placa de perforación (flecha); **12**, detalle de estegmatas en el interior de una fibra. Corte transversal: 1, 2, 4, 5, 7, 9, 10; Corte longitudinal tangencial: 3, 6, 8, 11, 12. Escalas gráficas: 1=1000  $\mu\text{m}$ ; 2, 3 = 200  $\mu\text{m}$ ; 4-6 = 100  $\mu\text{m}$ ; 7 = 150  $\mu\text{m}$ ; 8-11 = 20  $\mu\text{m}$ ; 12 = 10  $\mu\text{m}$ .

## Anatomía de raíz y sección de transición raíz-estípite

El sistema de raíces de *Palmae* es del tipo adventicia por lo general son numerosas y relativamente pequeñas, de diámetro más o menos constante y surgen de forma independiente y periódica a partir de un área cerca de la base del tallo, ésta zona es denominada “zona de iniciación de la raíz” (Tomlinson *et al.*, 2011).

Las raíces en el material fósil se distribuyen irregularmente en toda la corteza (Fig. IV.75. 1). El corte del material presenta secciones de transición orgánica entre la raíz y el estípite, con haces vasculares dispuestos de forma helicoidal (Fig. IV.74. 2), de tamaño mucho menor a los presentes en el estípite (c. 250  $\mu\text{m}$  de diámetro).

En esta sección, el parénquima se presenta ordenadamente, con un largo promedio de 162 (150–187)  $\mu\text{m}$  y entre 25–50  $\mu\text{m}$  de ancho, de paredes muy delgadas (15–20  $\mu\text{m}$  de espesor). Las células de las mismas estas dispersas laxamente con fascículos o espacios intercelulares más densos por  $\text{cm}^2$  en comparación a la estructura del tallo. 259

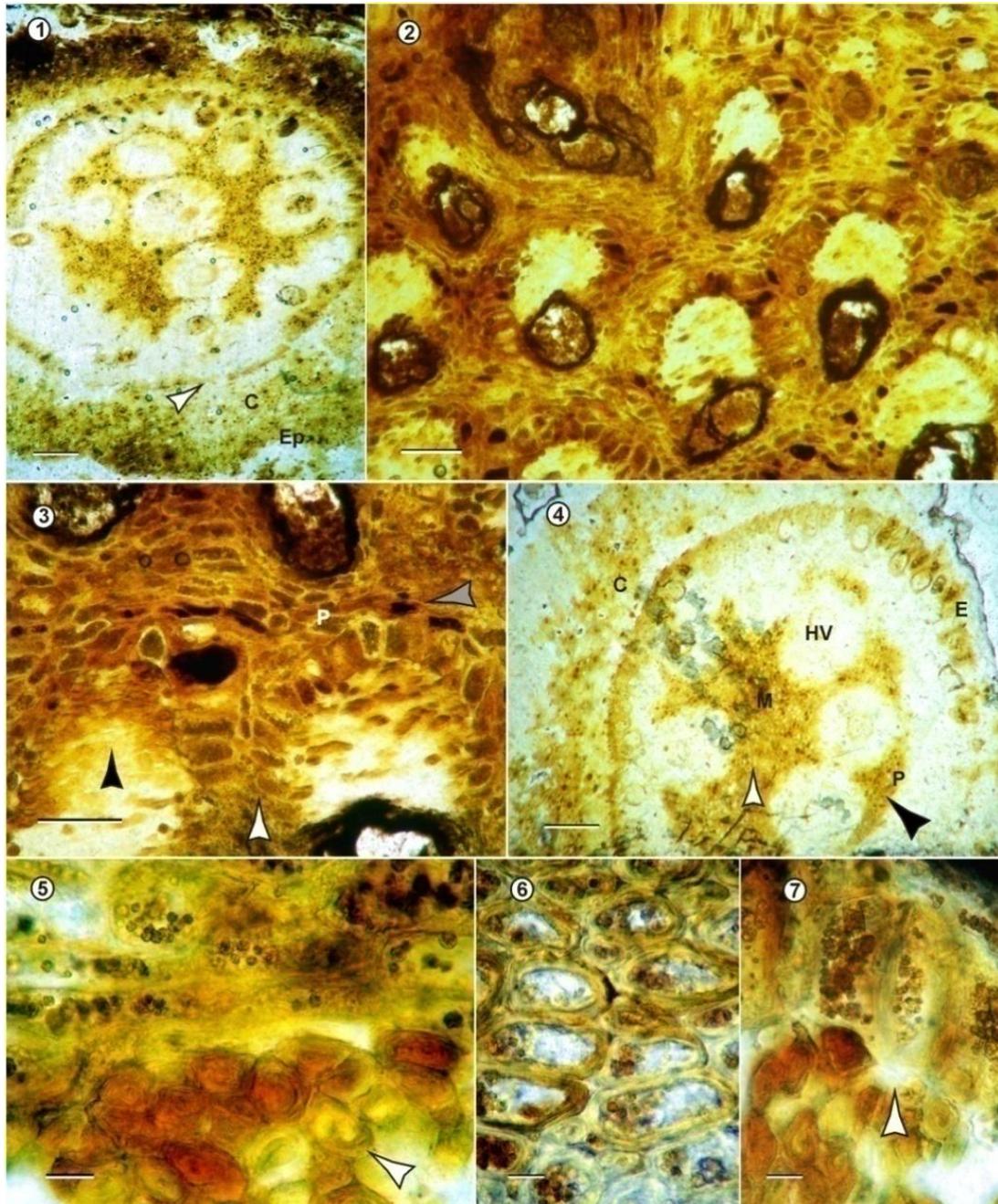
La raíz es poliarca típico de monocotiledoneas, presenta numerosos cordones de xilema dispuesto en forma circular alternado con el floema, esta estructura borda la estela que es la parte más interna de la raíz (Fig. IV.74. 1; IV.75. 2).

Al realizar una descripción de la raíz desde el exterior hacia el centro: está formada por una *epidermis* (Ep) demarcado levemente en el preparado por células pocos visibles de forma elípticas, estas células dan origen a los pelos absorbentes.

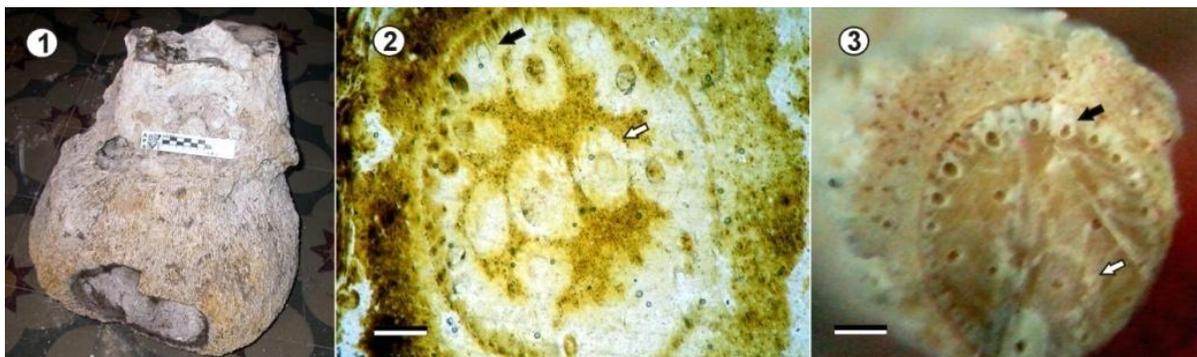
El *cortex* (C) definido por un número importante de células parenquimatosas poco diferenciadas en toda su extensión formado por células esféricas o cúbicas separadas entre sí por espacios huecos llamados meatos poco visibles, estas células en las raíces carecen de clorofila, en cambio llevan en su interior compuestos esféricos posiblemente estegmatas y/o depósitos sedimentarios (Fig. IV.74. 5, 6, 7). La *endodermis* (E) delimita el cilindro central o cilindro vascular. El *periciclo* (P) está constituido por una capa de célula (a veces dos). La estele consta de 5-13 vasos xilemáticos dispuesto en una fila radial y numerosos dispersos en la medula (Fig. IV.74. 1, 4; IV.75. 2, 3). La presencia de médula es una característica que diferencia a las

monocotiledóneas de los otros grupos de plantas. Pequeños grupos de células comprimidas se disponen entre los cordones del xilema y la endodermis constituyendo el floema primario (Fig. IV.74. 1, 2). El parénquima medular consta de varias capas celulares que rellenan el interior del cilindro central.

En las figuras IV.74. 2 y 3 se observa la continuidad orgánica o el paso de la estructura del tallo a la raíz a partir de la contigüidad del parénquima fundamental del tallo al de la raíz. En dicha sección los haces vasculares están distribuidos al azar y unidos entre sí o separados mínimamente por parénquima tubular, a diferencia del tallo que se encuentran más distantes uno del otro.



**FIGURA IV.74. Raíz *Palmoxylon yuqueriense* Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144).** 1, vista general en corte transversal de raíz, c cortes, Ep epidermis, endodermis demarcado por células comprimidas (flecha); 2, Vista general de disposición helicoidal de haces vasculares en zona de transición tallo-raíz; 3, detalle de haces vasculares de transición tallo-raíz, disposición de células del periciclo (flecha gris), disposición de células de parénquima tubular adyacentes a las fibras de los haces vasculares (flecha blanca) y disposición del esclerénquima del haz vascular (flecha negra); 4, detalle de las partes que constituyen la estructura primarias de la raíz C = cortex, E = endodermis, P = periciclo, HV = haz vascular, M = medula, F = floema; 5, detalle de fibras ovales a poligonales con paredes gruesas (flecha), detalle de células parenquimatosas rectangulares de paredes delgadas con depósitos circulares y/o estegmatas en sección de haces vasculares; 6, detalle de células parenquimatosas de paredes delgadas con estegmata en su interior; 7, fibras de los haces vasculares en contacto con células parenquimatosas de disposición tangencial con depósitos globulares. Escalas gráficas: 1, 2, 4 = 200  $\mu\text{m}$ ; 3 = 100  $\mu\text{m}$ ; 5--7 = 20  $\mu\text{m}$ .



**FIGURA IV.75. Raíz *Palmoxylon yuqueriense* Lutz 1984 (CIDPALBO-MEG 144).** 1, Vista general del macrofósil de palmera; 2, vista general de la raíz fósil en corte transversal con flechas blancas se indican los vasos metaxilemático en el parénquima medular y vasos metaxilemáticos dispuestos en una fila radial extrema; 3, vista general de la raíz de *Syagrus* sp. en corte transversal, flechas blancas indican los vasos metaxilemático en el parénquima medular y vasos metaxilemáticos dispuestos en una fila radial extrema. Escalas gráficas: 2, 3 = 300  $\mu\text{m}$ .

261

## Comparaciones con especies actuales

Las comparaciones se realizaron según la descripción de la sección central de los tallos aportados por diversos autores.

Las palmeras conllevan una adaptación propia y distinta de las otras monocotiledoneas, principalmente el hábito arbóreo debido al crecimiento primario destacado y continuo en grosor de sus tallos, acompañado por la lignificación del parénquima y fibras.

CIDPALBO-MEG 144 es comparable en la estructura anatómica de tallo y raíz de la Familia Areaceae. Dentro de la familia existen 5 subfamilias Calamoideae, Nypoideae, Coryphoideae, Ceroxyloideae y Arecoideae (Tomilson *et al.*, 2011).

Si bien la familia tiene una distribución en la franja tropical de todo el mundo, solo especies pertenecientes a Calamoideae, Coryphoideae y Arecoideae se distribuyen en América del sur. Calamoideae

presenta comúnmente 1 o 2 vasos metaxilemáticos; Coryphoideae posee hasta 2 vasos metaxilemáticos, según Romain & de Franceschi (2013) puede tener más de 2 vasos; Arecoideae posee 2 vasos aunque en el subgrupo Chamaedoroides pueden ser superiores a 2 vasos metaxilemáticos (Tomlinson, 1961; Asmussen *et al.*, 2006; Thomas & De Franceschi, 2013).

El material en análisis tiene buena afinidad a ésta última subfamilia. Dentro de la misma, la tribu Cocoseae se correlaciona cabalmente por poseer estegmatas esféricas en las fibras, numerosas especies de las subtribus Attaleinae y Elaeidinae se caracterizan por tener haces vasculares constituidos por 2 o 3 metaxilemas y más de 6 células de protoxilemas como elementos conductores y un cordón de floema y casquetes de fibras reniforme con presencia de estegmatas. Elaeidinae comparte además la particularidad de presentar parénquima laxo y fascículos de fibras intercalados con los haces vasculares (Tomlinson *et al.*, 2011), sin embargo la combinación de sus caracteres no llegan a coincidir totalmente con CIDPALBO-MEG 144. Tal es el caso de *Elaeis guineensis* que coincide en la disposición del parénquima fundamental que es laxo lagunar con fascículos en su matriz, difiere en la disposición de los haces vasculares insertos en la matriz del parénquima y en la presencia de haces vasculares con un metaxilema; con respecto a las de la raíz difieren en el número de haces vasculares en la estela, aparentemente superior a CIDPALBO-MEG 144.

Haciendo un análisis de las especies dentro de Attaleinae el material es comparable a *Syagrus romanzoffianum* por tener parénquima fundamental lagunar con presencia de fascículos (espacio intercelular), metaxilema con dos vasos, protoxilema con hasta 11 células, floema formado por 1 cordón floemático y estegmata redondeadas (Cheadle & Uhl, 1948; Tomlinson, 1961; Arguijo, 1981). Al comparar el material con *Butia yatay* descrita por (Lutz, 1978) se observan ciertas diferencias, presentan entre 2 y 3 cordones floemático, haces fibrovasculares del tipo circular a oval con hasta 6 vasos metaxilemáticos, caracteres poco distinguibles en la muestra fósil en análisis. En cuanto a las características de parénquima ambas especies y el fósil comparten característica.

De acuerdo a las descripciones de raíces aportadas por Tomlinson *et al.* (2011) las características del material se correlacionan mejor con las características del grupo Cocodeae. En la Tabla IV.39 se observa en detalle las diferencias y semejanzas de las especies actuales más afines al material bajo análisis.

		Arecastrum		Syagrus			
		<i>Palmoxylon yuqueriense</i>	<i>Syagrus romanzoffiana</i>	<i>Butia yatay</i>	<i>Allagoptera</i>	<i>Acrocomia totai</i>	<i>Euterpe</i>
		Este trabajo			Lutz, 1978		
		Reniforme	Reniforme	Circular a ovalar	Reniforme	Sagitada-circular	Reniforme a sagitada
<b>Densidad cm<sup>2</sup></b>		50-70	9-31	32		15	30
<b>Diametro tang</b>		855 (735-1078)					
<b>Haces fibrovasculares</b>	<b>Protoxilema n° de vasos y diámetro</b>	5-10, 35 (30-58)	5-14, 51 µm	≤14, 42 µm	9-16; 30 µm	10; 43 µm	≤12, 87 µm
	<b>Metaxilema n° de vasos y diámetro</b>	2-3; 86 (63-140)	2-3 (1-7); 117 µm	2-6; 84 µm	2-6; 56 µm	1-2; 106 µm	2-3 (1-3); 100 µm
	<b>Floema</b>	1	1	2-3		2	1
	<b>Fibras</b>	Gruesas	Gruesas				
	<b>Estegmatas</b>	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes
	<b>Parénquima fundamental</b>	Laxo	Laxo	Laxo	Laxo	Compacta	Laxo
<b>Parénquima tubular</b>		Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes
<b>Espacio intercelulares</b>	Fascículos	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes
<b>Placa de Perforación Mx</b>		Simple? Escalariforme?	Escalariforme	Escalariforme	Escalariforme	Escalariforme	Escalariforme

**TABLA IV.39.** Comparación de las especies actuales descritas por Lutz (1978) con el material bajo análisis.

Al realizar cortes a mano alzada de raíces de *Syagrus romanzoffianum* se observó similitud en la estructura anatómica con el material bajo análisis. En la Figura IV. 75, se observa el corte transversal de ambas. Para complementar éste estudio se espera obtener material (raíz de *Butia yatay*) y realizar los correspondientes cortes, descripción y comparación de los ejemplares y de esta manera hacer una identificación más fina del material fósil con su análogos modernos.

### Comparación con especies fósiles

Se realizó una comparación exhaustiva con las especies de *Palmoxylon*, la lista se redujo al delimitar las coincidencias a las caracteres diagnóstico, dicho análisis se presenta en la tabla IV.40.

	<i>Palmoxylon yuqueriense</i>	<i>P. yuqueriense</i>	<i>P. concordiense</i>	<i>P. vaterum</i>	<i>P. garridoi</i>	<i>P. vasculare</i>	<i>P. yuqueriense</i>	
	Franco, 2011	Lutz, 1984	Lutz, 1980	Arguijo, 1981	Martínez, 2012		Este trabajo	
	Plio-Pleistoceno	Plioceno		Paleoceno	Cretácico Sup.			
<b>Haces fibrovasculares</b>	Densidad cm <sup>2</sup>	49 (39-66)	64	47-85	50		Reniforme 61-72	Reniforme 50-70
	Díametro tang	324 (277-388)	750	700	782	1000		855 (735-1078)
	Protóxilema nº de vasos y diámetro	22		≤11,				5-10, 35 (30-58)
	Metaxilema nº de vasos y diámetro	2-5, 84 µm	2, 225 (90-275)	2-3, 105 µm	2 (3-7), 86 (60-105)	3 (2-6), 65 (30-113)	2-3,	2-3; 86 (63-140)
	Floema	1-2	1	1		1		1
	Fibras	Gruesas	78 µm			Gruesas		Gruesas
	Estegmatas	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes
	<b>Parénquima fundamental</b>		Laxo	Compacto	Compacto	Laxo	Laxo	Laxo
<b>Parénquima tubular</b>						Presentes	Presentes	
<b>Espacio intercelulares</b>	Fascículos	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes		Presentes	
<b>Placa de Perforación Mx</b>				Escalariforme	Simple o escalariforme		Simple? Escalariforme?	

**TABLA IV.40.** Comparación de especies fósiles afines a *Palmoxylon yuqueriense* (este trabajo) (datos tomados de Arguijo; 1981; Lutz, 1980, 1984; Franco, 2011; Martínez, 2012)

*P. vaterum* Arguijo 1981 del Paleoceno de Chubut, Argentina, se asemeja en poseer células alargadas en el parénquima fundamental, difiere principalmente en la ausencia de: fascículos o espacios intercelulares, parénquima laxo y estegmatas en fibras.

Con *P. garridoi* Martínez 2012, del Cretácico superior, de Neuquén, Argentina, se diferencia por presentar haces fibrovasculares sin orientación específica, metaxilema hasta 6 vasos metaxilemáticos.

*P. concordiense* descrito por Lutz (1980) difiere en no presenta estegmatas ni parénquima lagunar, y comparte las características del floema que está constituido por un tubo criboso.

Los ejemplares de *P. yuqueriense* hallados en la Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno) de la Cuenca del río Paraná- descritos por Franco (2014) difiere en el diámetro de los haces vasculares que es inferior, en el número de vasos protoxilemáticos y metaxilemáticos ambos superiores a los observados en el material de la Formación El Palmar.

Las características del leño en análisis coinciden con la sección correspondiente al cilindro central del *P. yuqueriense* de Lutz (1984), por presentar tejido parenquimatoso fundamental laxo compuesto por células alargadas y haces fibrovasculares reniforme a subcircular rodeado por parénquima tubular, se suma a ello la presencia de estegmata.

Las descripciones de raíces de palmeras fósiles son escasas, de la bibliografía disponibles se observó que *Palmoxylon seriatum*, del Cretácico superior de la India, descrito por Sahni (1964) posee semejanzas en el número y disposición del metaxilema; con *Palmoxylon macrorrhizon* (Stenzel, 1904) coinciden solo en tener vasos xilemáticos dispersos en la medula. Lutz (1980) describe las raíces fosilizadas de *Palmoxylon concordense*, el material en estudio posee buena afinidad con las características de las raíces maduras las cuales están formadas por vasos xilemáticos de aproximadamente 96  $\mu\text{m}$  de diámetro no solo en la sección más periférica de la estele sino también los dispersos en el parénquima medular.

Las raíces descrita por Romero (1968) en *P. patagonicum* se diferencia por tener menos vasos xilemáticos en la medula de la estela y gran densidad de floema en el cordón fibroso que la separa de la endodermis, tanto en CIDPALBO-MEG 144 como en *P. patagonicum* el floema y xilema es independiente uno del otro, por lo que no se observan formaciones ni en U ni en V, esto tal vez se pueda considerar como coincidencias de caracteres. En referencia a esto último es común en especies del género actual *Cocos* e.g. que el floema muestre formas V o I (Tomlinson *et al.*, 2011).

## Discusión

El análisis comparativo de la anatomía del leño fósil corresponde a la sección basal del tronco de la palmera y se cree fue de hábito columnar. Las características propias de los haces fibro-vasculares sugieren su correspondencia al grupo *Corypha* según la clasificación para palmeras fósiles de Schenk (1882), sustenta a ello la distribución espaciosa en el sector más interno del tronco y por tener la parte fibrosa mucho más grande que el resto.

Areaceae corresponde al clado mayor de las monocotiledóneas leñosas al igual que los bambús. Se caracteriza por tener un xilema primario con un funcionamiento extraordinario, pues este tejido llega a ser funcional hasta su etapa longeva. Es decir, el grupo no tiene engrosamiento secundario por lo que el tejido vascular de la base del tallo debe permanecer activo durante toda la vida de la planta. Sin embargo, el viejo

tronco de palma no es inerte. Así, Renninger & Phillips (2012) encontraron que los tallos de *Iriartea*, por lo menos, pueden alargar considerablemente acompañado generalmente por una rectificación de la trayectoria en espiral de los haces vasculares, dicho alargamiento también se ha notado en otras palmas (Waterhouse & Quinn, 1978). Otras de las particularidades del grupo es el progresivo incremento en el grosor de las paredes de las fibras vasculares ello brinda rigidez del tallo para obtener un hábito arbóreo de varios metros de altura (Tomlinson *et al.*, 2011).

La subfamilia Arecoideae es monofilética y la más diversa del grupo, la tribu Cocoseae económicamente importante, se caracteriza por tener una vaina fibrosa bien desarrollada comúnmente con 2 vasos metaxilemáticos amplios y uno periférico. Usualmente el floema es poco visible, posiblemente estas características sean responsable de la distribución de un gran número de sus especies en la franja tropical-húmeda (Thomas & De Franceschi, 2013).

La similitud anatómica entre los géneros y tribus de las palmeras hace que la identificación de afines fósiles sea precisa, ello debido a la poca variación registrada en estudio de su relación filogenética. La principal limitación reside en la variabilidad estructural inherente del estípote a lo largo de la longitud de su eje (Thomas & De Franceschi, 2013).

En relación a ello Lutz (1986) refiere a que las características (en cuanto a diámetro y densidad) de los haces fibrovasculares cambian modificando desde la base hasta hacerse más estable a cierta altura razón por la cual no se usa como carácter diagnóstico, del mismo modo que el parénquima fundamental que experimenta cambios en respuesta al crecimiento de espesor. Razón por la cual el material fue estrictamente comparado con leños actuales y fósiles de sección basal y del cilindro central del tallo.

266

La presencia de especies *Syagrus* son poco común en el área de estudio, *S. romanzoffiana* como única excepción, y más común en sectores restringidos de América del sur. En el caso de *Butia* se puede nombrar numerosas especies que viven en sectores aledaños y dentro del área que ocupa la Formación El Palmar, entre ellas *B. yatay*, *B. paraguayensis*, *B. campicola*, *B. capitata*, etc.

*Butia yatay* se distribuye en Argentina (Entre Ríos, Corrientes y Misiones), Uruguay y Brasil, en tanto que *B. paraguayensis* posee una extensión superior sumando a Paraguay y áreas más extensas en el Suroeste de Brasil (Henderson *et al.*, 1995).

*P. concordense* es comparable a los géneros actuales *Acromia* y *Butia* (Lutz, 1980, 1986); mientras que *P. yuqueriense* es afín al género actual *Trithrinax* según Lutz (1984), en contraposición los resultados en este trabajo muestran afinidad a la especie fósil *P. yuqueriense* (Lutz, 1984) sin embargo al comparala con las especies actuales tienen una clara inclinación hacia especies *Butia* y *Syagrus*.

## Comentario sobre la estructura de la raíz.

En las palmeras las raíces, al igual que el resto de sus órganos, debido a la ausencia de un cambium vascular presentan únicamente crecimiento primario (Schatz *et al.*, 1985). El órgano cuenta con estelas policíclicas llamadas también poli-estela, el sistema vascular es la atactostela, en la cual aparece un gran número de haces vasculares dispersos en toda la sección del tallo, los haces más finos se disponen hacia la periferia y hacia el interior aumentan gradualmente de grosor. En la sección más externa del órgano se encuentra el córtex, siendo aquí ancho o muy ancho (mucho más que el del tallo) constituido por lo general por parénquima especializado en el almacenamiento, es hasta común que estas células poseen en su interior globulolitas (fitolitos). Las células parenquimáticas del córtex dejan numerosos espacios intercelulares por los que circula el agua absorbida en los pelos y en la epidermis (vía apoplasto). Además, las células parenquimática se relacionan entre sí mediante plasmodesmos que permiten el paso de las sales minerales (vía simplasto) estas últimas poco visibles en el material fósil bajo análisis (Fig. IV.74. 6).

Las especies actuales del genero Cocos dentro de la Subtribu Attaleinae y especies como *Attalea speciosa* presenta floema con formas V e I en su exposición dentro de la estela, así como haces vasculares medulares notables en raíces gruesa y células de mucílago, carácter no reconocido en el material fósil (Pan *et al.*, 2005; Tomlinson *et al.*, 2011).

Lutz (1980) diferencia dos tipos de estelas de raíz en *Palmoxylon concordense*, las raíces más jóvenes formadas por una medular parenquimatosa y las raíces maduras donde en el parénquima medular se encuentran insertos vasos metaxilemáticos de gran calibre, este ultimo similar a las características de CIDPALBO-MEG 144, tanto las características encontradas de continuidad orgánica raíz-tallo y las interpretaciones de Lutz, nos llevan a suponer que las raíces analizadas se tratan de raíces primarias y maduras.

El realizar cortes nuevos con una descripción más detallada de raíz y tallo de las especies *Butia yatay* y *Syagrus* serían de gran utilidad para dar una afinidad más acabada y/o directa de nuestro material. Creemos además que entender mejor la anatomía de estos órganos en las especies actuales podría esclarecer mejor las formas de vida que ha tenido el grupo a través del tiempo.

### IV.3. Paleoecología, paleofitogeografía y paleoclimatología de la flora fósil de la Formación El Palmar

El Cuaternario es un período interesante para los estudios paleontológicos, ya que la abundancia de sedimentos en la superficie de la corteza terrestre y la buena preservación de su contenido fósil hace que sus inferencias paleoecológicas y paleoclimáticas sean más confiables. La comparación de las especies fósiles con las actuales son más cercanas, cuya ecología es por lo tanto irrefutablemente conocida.

La paleoecología trata de ofrecer un enfoque integrador de las paleocomunidades vegetales en relación con el ambiente, basándose en aspectos tafonómicos, autoecológicos y sinecológicos.

Las características ecológicas y distribución de los parientes actuales más cercanos fueron utilizadas para realizar inferencias paleogeográficas, paleoclimáticas y paleoecológicas. Sólo se consideraron para este análisis aquellos taxones de origen parautóctonos y cuyas afinidades botánicas a nivel de género fueran confiables.

#### IV.3.1 Análisis de anillos de crecimiento

La madera se compone de células formadas sobre una base regular. Los tamaños y formas de estas células son codificados como itinerarios de climas. Es así que cuando las heladas e inviernos rigurosos son frecuentes, en un hábitat, el crecimiento de las células se promueve en sentido centrífugo (de adentro hacia afuera) a partir de su patrón estándar de crecimiento radial. En la temporada de crecimiento inicial, las células son generalmente grandes y desarrollan paredes delgadas (leño temprano), luego su diámetro disminuye progresivamente al mismo tiempo que incrementan el espesor de las paredes (leño tardío) (Creber & Chaloner, 1984a, b).

Los leños fósiles con anillos de crecimiento brindan buena información sobre los paleoclimas. Los leños fósiles pueden ser analizados con las técnicas dendrológicas porque el espesor de los anillos de crecimiento no es alterado en el proceso de fosilización y por lo tanto su estudio permite obtener información acerca de los paleoclimas y las condiciones ecológicas del pasado (Schweingruber, 1988).

El análisis anatómico-cuantitativo de los leños gimnospermiados fueron graficados en las curvas CSDM (*cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean*) propuestas por Falcon-Lang (2000a, b) que permite inferir los hábitos de vida de las especies de Podocarpaceae identificadas en esta Tesis. Según las características de los anillos de crecimiento y el tipo de curvas obtenidas, el análisis discrimina especies de hábito perenne y especies de hábito caducifolio (Falcon-Lang, 2000b).

Se detectaron los "límites de anillos" e "incremento de anillo" en corte transversal de cinco anillos de crecimiento en tres ejemplares de *Podocarpoxylon* (CIDPALBO-MEG 109, 112, 116). De cada incremento, se midieron los diámetros radiales de las traqueidas sucesivas, de cinco filas radiales vecinas. Se obtuvieron los valores medios de los diámetros de cada fila tangencial, los que fueron representados en el eje principal de la curva CSDM (Fig. IV.76).

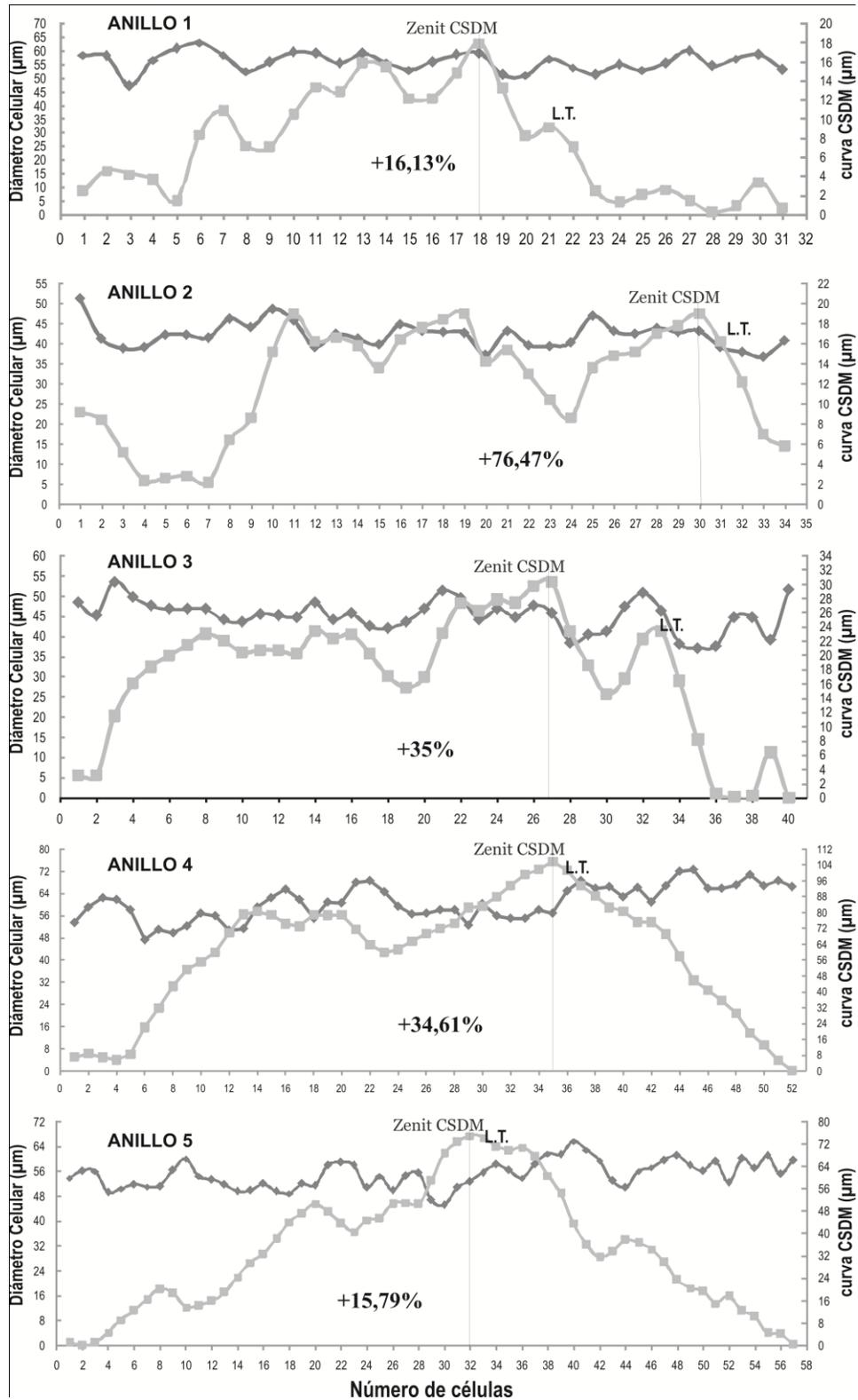
Cada valor medio fue utilizado para calcular la suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de cada fila tangencial respecto del promedio total de los diámetros del incremento del anillo considerado. Estos valores fueron expresados gráficamente como una curva tendiente a cero en el eje secundario de diagrama de coordenadas cartesianas de CSDM (Fig. IV.76).

De los datos obtenidos se calcularon los valores porcentuales de los cuatro parámetros: 1. Porcentaje de desviación de la curva; 2. Porcentaje de leño tardío; 3. Porcentaje de disminución celular; e 4. Índice de marcado de anillo.

La amplitud de los cinco incrementos de anillo analizados varió entre 31 y 57 células. Aunque se trabajó con el mínimo de ejemplar requerido para el análisis, no deja de ser importante su resultado, pues es el único material con buena preservación de coníferas para este sector de la Formación El Palmar. Cabe destacar que este material es de origen alóctono (proveniente de la alta cuenca del Uruguay), por lo tanto no puede ser utilizado para realizar inferencias paleoclimáticas de la Formación El Palmar.

Comúnmente las especies caducifolias presentan curvas perfectamente simétricas o sesgadas hacia la izquierda, con porcentaje de desviación nulo o negativo. En este análisis las especies siempreverdes se representan con curvas sesgadas hacia la derecha, es decir con porcentajes de desviación positivos (Falcon-Lang, 2000b). Las curvas CSDM obtenidos de los ejemplares de *Podocarpoxylon* analizados en esta tesis muestran una desviación hacia la derecha (con un porcentaje de desviación promedio +35,6%) (Tabla IV.41), por lo que corresponderían a coníferas siempreverdes (Fig. IV.76).

El porcentaje de leño tardío del material en estudio tiene un promedio de 33,17% y varía en un rango de 11,75% y 45%. El porcentaje de disminución celular posee un valor promedio de 29,8% (25%–35,16%). El índice de marcado de anillo promedio de los cinco incrementos es de 8,35% con valores extremos entre 2,18% y 13,64% (Tabla IV.41).



**FIGURA IV.76.** Curvas CSDM en especies fósiles de Podocarpaceae de los incrementos de anillo medidos con sus respectivos valores del porcentaje de desviación para cada curva. La línea vertical indica el Zenit de la curva CSDM. L.T. = posición del leño tardío.

El porcentaje de leño tardío es uno de los parámetros más cuestionado en la metodología propuesta por el Falcon-Lang, pues es un hecho confrontado por numerosos autores la influencia de diversos factores en el moldeo de las características de los anillos de crecimiento; exponiendo a posibles factores los de origen genéticos, la intensidad de la estacionalidad climática, entre otras (Falcon-Lang, 2000a, 2005b; Falcon-Lang & Cantrill, 2002). En esta Tesis su valor es considerado a fin de obtener un análisis amplio de la información anatómica brindada por los ejemplares en estudio.

	Porcentaje de desviación	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de Marcado de anillo
Anillo 1	16,13	25	45	11,25
Anillo 2	76,47	27	11,75	3,2
Anillo 3	35	31	32,5	2,18
Anillo 4	34,61	35,16	32,7	11,5
Anillo 5	15,79	31	43,9	13,64
<b>Promedio</b>	<b>35,6%</b>	<b>29,832%</b>	<b>33,17%</b>	<b>8,354</b>

**TABLA IV.41.** Valores obtenidos del análisis de los anillos de crecimiento en Podocarpaceae identificadas en la tesis utilizando el método de Falcon-Lang (2000a, b).

Falcon-Lang (2000a) comprobó en un estudio con especies actuales de gimnospermas una relación lineal e inversa entre el tiempo de retención de hojas y los parámetros de porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución celular e índice de marcado de anillo de las curvas CSDM. El autor observó que los valores más bajos del porcentaje de leño tardío y del índice de marcado de anillo se correlacionan con las retenciones foliares más altas de las plantas; así *Araucaria araucana* (Molina) Koch posee una longevidad foliar de hasta 15 años, mientras que los valores más altos de aquellos porcentajes corresponden a las retenciones foliares más bajas como es el caso de *Larix decidua* Miller, una especie típicamente caducifolia. En base a este estudio se realizó un cuadro comparativo con los valores de las especies actuales y *Podocarpoxylon* (este trabajo) a fin de posicionar un grado estimativo de recambio foliar de las mismas (ver Tabla IV. 42).

	Porcentaje de desviación de curva	Porcentaje de disminución celular	Porcentaje de leño tardío	Índice de Marcado de anillo
<i>Larix decidua</i> (caducifolia)	(-40)–7,7 (-6,8)	71,55–85,91	50–54,83	35,77–44,46 (42,95)
<i>Picea abies</i> (3-5 años)	0–38,2 (12)	72,02–84,03 (76,77)	25,93–45,83	19,9–35,42
<i>Cedrus libani</i> (3-6 años)	35,7–42,9 (39)	62,33–72,06	13,27–45,83	20,22–24,68
<i>Araucaria araucana</i> (3-15 años)	55–80 (66,7)	28,67–51,79	10–22,5	3,17–10,35
<i>Podocarpus totara</i> (2-6 años)	30,8–40 (35,44)	26±40 (33)	--	
<i>Prumnopitys ferruginea</i> (2±6 años)	40,0–52,4 (46,2)	21±45 (33)		
<i>Podocarpoxyton</i> (este trabajo)	15,79–76,47 (35,6)	25–35,16 (29,83)	11,75–45 (33,17)	2,18–13,64 (8,35)

**TABLA IV.42** Cuadro comparativo entre los valores de porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución e índice de marcado de anillos obtenidos en *Podocarpoxyton* y en algunas coníferas actuales (Datos tomados de Falcon-Lang, 2000a, 2000b).

Los resultados de la mencionada comparación muestran valores más cercanos a las especies actuales *Podocarpus totara* y *Prumnopitys ferruginea* con un período de retención foliar de 2 a 6 años. Por lo tanto, las especies fósiles de origen alóctono de *Podocarpoxyton* halladas en la Fm El Palmar habrían tenido hábito siempreverdes con retención de hojas posiblemente con más de 5 años de duración.

#### IV. 3.2 “Multivariate anatomical analysis” –método de Wiemann *et al.* (1998, 1999)

El análisis incluye un total de 26 muestras (n=26) de maderas fósiles parautóctonas de los cuales fueron excluidos los leños fósiles considerados de origen alóctono. Las codificaciones y abreviaturas de las fórmulas de Wiemann *et al.* (1998a, b) fueron expuestas en el capítulo de Materiales y Métodos (Cap. III). Para este análisis se utilizaron los taxones fósiles de las localidades fosilíferas de Santa Ana y Arroyo Yuquerí debido a que son las únicas que tienen un número superior a 10 tipos leñosos.

A partir de los valores promedios de los caracteres anatómicos que se utilizan en el análisis (tabla IV. 43) se obtuvieron estimaciones cuantitativas de la relación, esto es **caracteres anatómicos de las maderas y condiciones climáticas** (Tabla IV.44).

Sp. / Caracteres	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L
<i>B. parataubertiana</i>	0	0	0,5	0,5	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>Xilotipo 3 gen. nov.</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0,5	1	0
<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0,5	1	0
<i>Xilotipo 5 gen. nov.</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Xilotipo 11 gen. nov.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Microlobiusxylon</i>	0	0	1	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Menendoxylon 6 sp. nov.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Xilotipo 8 gen. nov.</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>P. chimeloi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Xilotipo 7 gen. nov.</i>	0	0	0,5	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Anadenatheroxylon</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Pithecellobioxylon 10 sp. nov.</i>	0	0	0,5	0	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Xilotipo 9 gen. nov. sp. nov.</i>	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>H. cozzoi</i>	0	0	0,5	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>P. dubium</i>	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Xilotipo 13 gen. nov.</i>	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>Xilotipo 12 gen. nov.</i>	0	0	0	0,5	0	0	0	0	1	0	1	1
<i>T. lajaum</i>	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Xilotipo 14 gen. nov.</i>	0	0	0,5	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Astroniumxylon 17 sp. nov.</i>	0	0	1	0,5	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Xilotipo 18 gen. nov. sp. nov.</i>	0	0	1	0,5	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Astroniumxylon 16 sp. nov.</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>S. herbstii</i>	0	0	0,5	0	0	1	0	1	0	0	0,5	0
<i>Schinopsixylon sp.</i>	0	0	0,5	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Aspidospermoxylon 20 sp. nov.</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,5	1	1
<i>Qualeoxylon 21 sp. nov.</i>	0	0	0	0	0	0,5	0	0	1	0	1	0,5
<b>Promedio</b>	<b>0</b>	<b>0</b>	<b>0,442</b>	<b>0,211</b>	<b>0,038</b>	<b>0,403</b>	<b>0,076</b>	<b>0,038</b>	<b>0,807</b>	<b>0,057</b>	<b>0,980</b>	<b>0,596</b>

**TABLA IV. 43.** Matriz Básica de Datos utilizada para el análisis anatómico multivariado o fisionómico. A = vasos con perforaciones múltiples; B = engrosamientos espiralados en vasos; C = media del diámetro tangencial menor a 100  $\mu\text{m}$ ; D = fibras septadas; E = radios comúnmente de más de 10 células de ancho; F = radios heterocelulares con 4 o más células cúbicas; G = radios estratificados; H = parénquima axial ausente o raro; I = parénquima marginal; J = porosidad circular; K = parénquima paratraqueal; L = radios homocelulares (Wiemann *et al.* 1998, 1999).

La Temperatura Media Anual (MAT) se obtuvo mediante tres fórmulas, la primera (1)  $\text{MAT} = 13,50$  se obtiene a partir de la primer fórmula propuesta por Wiemann *et al.* (1998) donde se

correlacionan los caracteres anatómicos de la madera de especies actuales de diferentes sitios para su posterior estimación de la temperatura media anual mediante sus ecuaciones de correlación.

También se incluyen los valores (12) MAT = 14,35 y (15) MAT = 18,49 que son consideradas las más confiables para estimar la temperatura media anual. Según Wiemann *et al.* (1999) son fórmulas ajustadas a partir de la (1) MAT al proporcionar valores más coincidentes a valores actuales cuando fueron utilizadas para predecir las MAT's en los bosques actuales (Wiemann *et al.*, 1999).

Estas ecuaciones incluyen, como se observa en la ecuación base, los valores de presencia o ausencia de radios con estructura estratificada, valores promedios de parénquima axial escaso, parénquima axial marginal y fibras septadas.

<b>(1) Temperatura media anual</b>	MAT	<b>13,50</b>
Rango de temperatura media anual	MART	<b>4,14</b>
Temperatura media del mes más frío	CMMT	<b>10,08</b>
Precipitación media anual	MAP	<b>-4,41</b>
Duración en meses de la estación seca	DRY	<b>6,78</b>
(9) Temperatura media anual	MAT	<b>28,85</b>
(10) Temperatura media anual	MAT	<b>4,35</b>
(11) Temperatura media anual	MAT	<b>22,94</b>
<b>(12) Temperatura media anual</b>	<b>MAT</b>	<b>14,35</b>
(14) Temperatura media anual	MAT	<b>21,00</b>
<b>(15) Temperatura media anual</b>	<b>MAT</b>	<b>18,49</b>
(16) Temperatura media anual	MAT	<b>29,83</b>

**TABLA IV.44.** Valores totales de los parámetros propuestos por Wiemann *et al.* (1998, 1999) a partir de los caracteres presentes y ausentes en las ejemplares en análisis.

Los valores de MAT resultantes de este análisis, teniendo en cuenta el error estándar ( $\pm 3$  °C), sugieren un clima subtropical a tropical coincidiendo con las temperaturas medias anuales actuales de las provincias de Entre Ríos (MAT 17 °C), Corrientes (MAT 21 °C) y Misiones (21,5 °C). La asociación florística formada a partir del registro de la Fm El Palmar coincide con sus análogos modernos en este rango de temperaturas en su hábitat.

El valor de MART es de 4,14 °C, ello indicaría que la temperatura era estable durante el año. En los alcances por obtener el parámetro de identificación de temperaturas de sitios, Wiemann *et al.* (1998) concluyó en su trabajo que esta variable es menos precisa que MAT, sin embargo se incluye su valor como un aporte más en la inferencia del paleoclima de la Fm El Palmar.

Los valores más altos de MAT se dan en las ecuaciones 9 y 16, la ecuación de regresión 9 solo incluyen los valores del parénquima axial paratraqueal, que está presente en casi el 90% de las muestras analizadas.

En tanto que la ecuación de regresión N° 16 incluye numerosas variables incluyendo el parénquima axial paratraqueal, porosidad circular, valores de diámetro de vasos inferiores a 100  $\mu\text{m}$ . El valor superior a las otras ecuaciones mencionadas se debe posiblemente al involucrar más de un valor de presencia de caracteres. Sin embargo al correlacionarla con el análisis de Intervalos de coexistencia (ver más adelante) este valor de (29,8 °C), al igual que los valores de las ecuaciones 1 al 16 a excepción de la ecuación 10, estarían dentro del rango de convivencia de las especies analizadas de las localidades fosilíferas de Santa Ana y Arroyo Yuquerí, las cuales presentaron valores extremos de 10–38 °C.

El valor más bajo de MAT corresponde a la ecuación de regresión N° 10 de Wiemann *et al.* (1999), de 4,35 °C; esto se debe al valor bajo tendiente a cero de estructuras estratificadas en los leños analizados.

Estos métodos fisonómicos de maderas son más apropiados para determinar paleotemperaturas (MAT), y no poseen el mismo nivel de precisión en la determinación de los niveles de precipitación (MAP). Sin embargo, en este trabajo se aplicaron todas las inferencias propuestas por Wiemann *et al.* (1998, 1999) a fin de ser comparados y discutidos brevemente con los otros análisis paleocológicos desarrollados en esta Tesis.

Los valores de precipitación media anual obtenidas en el análisis de intervalo de coexistencia son los que mejor se ajustan los valores obtenidos para la Fm El Palmar. Al hacer una comparación de caracteres fisonómicos y ecológicos de los análogos modernos con el pool de ejemplares analizados las inferencias poseen menos sesgos; una de las ventajas del resultado obtenido se debe a la edad de leños fósiles en análisis. Asimismo se descartan los valores de precipitación media anual obtenidos a partir del análisis de las ecuaciones propuestas por Wiemann *et al.* (1998), asumiendo que el valor de la ecuación tiene que ver con el sesgo que presenta la ecuación.

### IV.3.3 Análisis aplicando Índice de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfía (M) – método de Carlquist (1977)

De todos los órganos de las plantas, la hoja es el más flexible en responder a las condiciones del medio ambiente (Levit, 1980; Cañizares *et al.*, 2005; Arambarri *et al.* 2012). Sin embargo, existen números trabajos que analizan y destacan la respuesta del xilema secundario a los efectos del estrés por condiciones ambientales o heterogeneidad de los factores ecológicos (Carlquist, 1977; Pérez, 1989; Moglia & López, 2001; León, 2005; Parra, 2009; Brea *et al.*, 2005, 2010).

Carlquist (1975), realizó una primera síntesis en la que reconoció la importancia del agua como el factor primario en la expresión de las características de la anatomía de madera en especies actuales. El autor muestra la relación de la disponibilidad del agua con los caracteres de diámetro y frecuencia de los vasos, engrosamientos en espiral y los anillos de crecimiento. A partir de estos aportes, y otros, se estableció que la influencia de los factores ambientales sobre la estructura de la madera es fundamental para evaluar la importancia real de cada carácter anatómico (Rana *et al.* 2008, Parra, 2009). En consecuencia, se asume que el estudio del monitoreo de la fenología de las especies actuales, arbóreas en este caso, nos da una idea más compleja del hábito de las especies fósiles del Cuaternario halladas en la Fm El Palmar.

Chabot & Hicks (1982) han observado que el hábito perennifolio, en un especie arbórea, se da en altas condiciones térmicas, como son las selvas tropicales, donde las condiciones favorables para la fotosíntesis son a lo largo de todo el año, o en terrenos boreales y alpinos donde la estación de crecimiento es muy corta y es ventajoso comenzar el proceso de fotosíntesis tan pronto como las condiciones lo permitan. Por el contrario, condiciones térmicas intermedias como son los ambientes templados de latitudes medias, donde la pérdida de carbono por el proceso de respiración es elevada y los inviernos son rigurosos, es ventajoso el hábito caducifolio por parte de las plantas. Los caracteres anatómicos de una especie dependen de su genotipo y del ambiente donde se desarrollan (Rana *et al.*, 2008). En base a esta premisa se supone que existe una relación directa entre las especies que crecen en una misma comunidad vegetal.

Los principales tipos de variación que ocurren en los elementos anatómicos de la madera se dan cuando hay cambios relacionados con la disponibilidad de agua, la latitud, la altitud y las características del suelo. En este sentido la eco-anatomía aborda las respuestas anatómicas a diferentes ambientes con la finalidad de encontrar relaciones que pueden ser consideradas estrategias adaptativas (León & Espinoza de Pernía, 2001; Tapia & Pulido, 2009). En base a las características anatómicas que presentan los fósiles identificados se intenta aplicar y exponer los supuestos de Carlquist (1975, 2001) respecto a sus índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía.

Se obtuvieron los valores de índice de Vulnerabilidad (V) e índice de Mesomorfía (M) utilizando las características del sistema de conducción del xilema secundario (Diámetro tangencial promedio, longitud promedio y densidad promedio). Este análisis involucró a los mismos taxones del análisis anterior (ver Tabla IV.43), es decir a ejemplares de origen parautóctono de la Fm El Palmar y perteneciente a las localidades fosilíferas de Santa Ana y Arroyo Yuquerí.

Los resultados, como se pueden apreciar en la tabla IV.45, indican que las especies fósiles registradas en la Formación El Palmar representan a leños con comportamiento mesomórfico y vulnerables a las apoplejías u obstrucciones en sus vasos.

Familia	Especie Fósil	N° de ejemplares	Anillos de Crecimiento	Vasos				V	M
				Porosidad	Diámetro (µm)	Densidad (x mm <sup>2</sup> )	Longitud (µm)		
Lauraceae	<i>B. parataubertiana</i>	1	I	difusa	126	14	346	9	3114
	<i>Xilotipo 3 gen. nov.</i>	1	D (p)	semicircular a difusa	126	32	305	4	1197
	<i>Cryptocaryoxylon oleiferum.</i>	1	D (f) (p)	difusa a semicircular	76	28	278	2,71	754,57
Malvaceae	<i>Xilotipo 5 gen. nov.</i>	1	D (p)	difusa	122	13	270	9,4	2534
Fabaceae- Mimosoideae	<i>Xilotipo 11 gen. nov.</i>	3	D (p)	difusa levemente diagonal	133	8	260	16,6	4322,5
	<i>M. paranaensis</i>	1	D (p)	difusa	86	12	225	7	1612,5
	<i>Xilotipo 6 sp. nov.</i>	2	D (p)	difusa	106	9	195	11,8	2296,6
	<i>Xilotipo 8 gen. nov.</i>	1	D (p)	difusa	75	10	170	7,5	1275
	<i>P. chimeloi</i>	1	I	difusa	77	21	496	4	1819
	<i>Xilotipo 7 gen. nov.</i>	2	D (p)	difusa	91	12	198	7,6	1501,5
	<i>A. villaurquicense</i>	3	D (p)	difusa	108	11	256	9,8	2513,5
	<i>Xilotipo 10 sp. nov.</i>	1	D (p)	difusa	72	22	181	3,27	592,3
	<i>Xilotipo 9 gen. nov.</i>	1	D (p)	semicircular a difusa	133	7	312	19	5928
Faboideae	<i>H. cozzoi</i>	1	I a D (p)	difusa a diagonal	83	16	178	5	923
Caesalpinioideae	<i>P. dubium</i>	1	D (p)	difusa a semicircular	128	15	205	9	1749
	<i>Xilotipo 13 gen. nov.</i>	1	D (p)	difusa	145	9	280	16	4511
	<i>Xilotipo 12 gen. nov.</i>	1	D (p)	difusa	118	17	277	7	1977,7
Combretaceae	<i>T. lajaum</i>	1	I	difusa	80	14	313	6	1789
	<i>Xilotipo 14 gen. nov.</i>	1	D (p)	difusa	88	10	398	8,8	3502,4
Anacardiaceae	<i>Xilotipo 16 sp. nov.</i>	2	D (p)	difusa a semicircular	62	18	331	3,4	1140
	<i>Xilotipo 18 gen. nov.</i>	3	I	difusa	67	25	310	2,68	831

	<i>Xilotipo 17 sp. nov.</i>	2	D (p)	difusa	68	19	225	3,6	805
	<i>S. herbstii</i>	1	D (f)	difusa	87	35	?	2,5	?
	<i>Schinopsixylon sp.</i>	1	D (p) (f)	difusa	91	24	?	3,8	?
<b>Apocynaceae</b>	<i>Xilotipo 20 gen. nov.</i>	1	D (p)	semicircular a difusa	190	7	205	27	5564
<b>Vochysiaceae</b>	<i>Xilotipo 21 sp. nov.</i>	1	D (p)	difusa	147	9	280	16	4573

**TABLA IV. 45.** Valores cuantitativos de los caracteres anatómicos de los taxones analizados, N° de ejemplares por taxón, parámetros de vasos, valores de V y M. Referencias: Anillos de crecimiento, I: indistinguibles; A: ausentes; D(f): demarcados por fibras; D(p): demarcados por parénquima; ?: sin datos

A fin de presentar un análisis detallado de los resultados obtenidos se caracterizaron y ordenaron los taxones en tres rangos de valores de V: se obtuvieron 11 taxones con un  $V = \leq 5$ , 2 Lauraceae, 5 Anacardiaceae, 2 Mimosoideae, 1 Papilionoideae; valores de V entre 5–10 se obtuvieron en 10 taxones, 1 Lauraceae, 5 Mimosoideae, 2 Caesalpinioideae y 2 Combretaceae; y 3 Mimosoideae, 1 Caesalpinioideae, 1 Apocynaceae y 1 Vochysiaceae con valor de V superiores a 10 (Fig. IV. 77). Estos resultados sugieren un amplio rango de variación en cuanto a la vulnerabilidad, con casi una cuarta parte de taxones cercanos a la unidad. El menor valor corresponde a la especie afín a *Loxopterygium* ( $V = 2,50$ ), en tanto que el mayor valor se da en la especie afín a *Aspidosperma* ( $V = 27$ ), ambos valores muestran susceptibilidad, en menor y mayor medida, a obstrucción de sus vasos; ello significa que la eficiencia en la conducción hídrica es el carácter que presentaba esta asociación de leños fósiles.

Si bien los tres agrupamientos develan una tendencia a la intolerancia para soportar dificultades en la circulación del agua en sus vasos (como embolia y otras afecciones), se podría sugerir que las especies que integran la primer categoría de  $V \leq 5$  (en comparación a las otras dos), sean las que mejor tolerarían eventos de escases en las condiciones hídricas, es decir, posiblemente se trate de especies con una mayor tolerancia a cambios y tolerantes a diferentes ambientes desde húmedos a secos (Fig. IV. 77, 78).

Las especies de leguminosas presentan una gran variedad en el valor del Índice de Vulnerabilidad, estos resultados muestran de algún modo la plasticidad y tolerancia de las especies que lo integran para habitar diversos ambientes de la misma manera que las especies de leguminosas actuales (Fig. IV. 78, 79, 80).

La distribución en la franja tropical de las familias Apocynaceae ( $V = 27$ ) y Vochysiaceae ( $V = 16$ ) también apoya los valores obtenidos en este análisis, esto es eficiencia en la conducción de agua y nutrientes en sus integrantes (Fig. IV. 80).

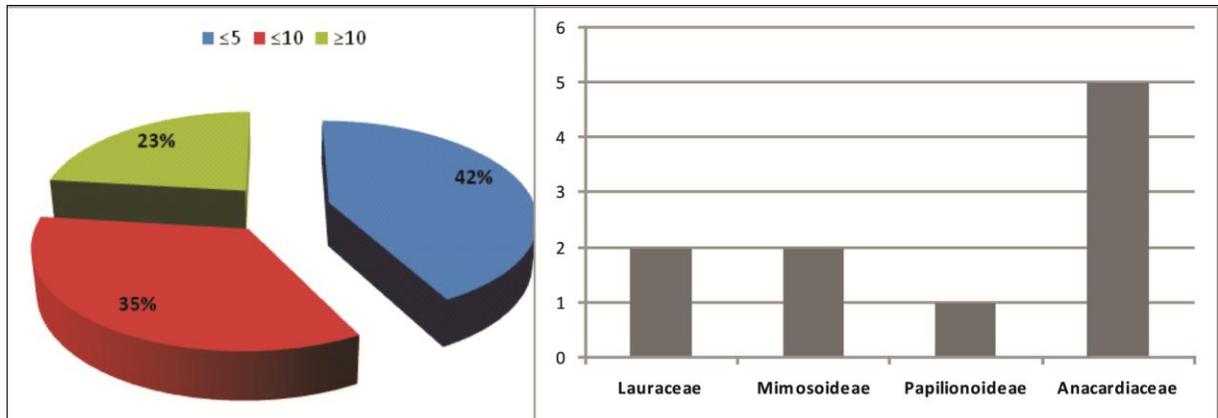


FIGURA IV. 77. Porcentajes de especies con valores de  $V \leq 5$  (azul),  $5 < V \leq 10$  (rojo) y  $\geq 10$  (verde).

FIGURA IV. 78. Número de especies por Familia con  $V \leq 5$

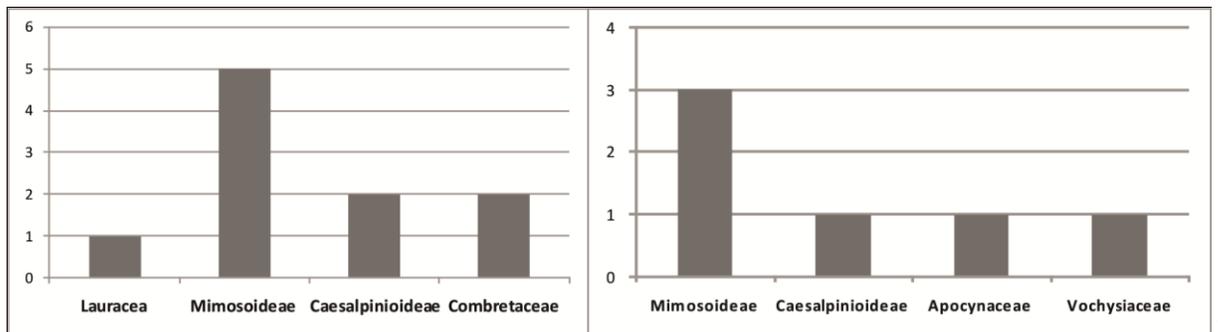


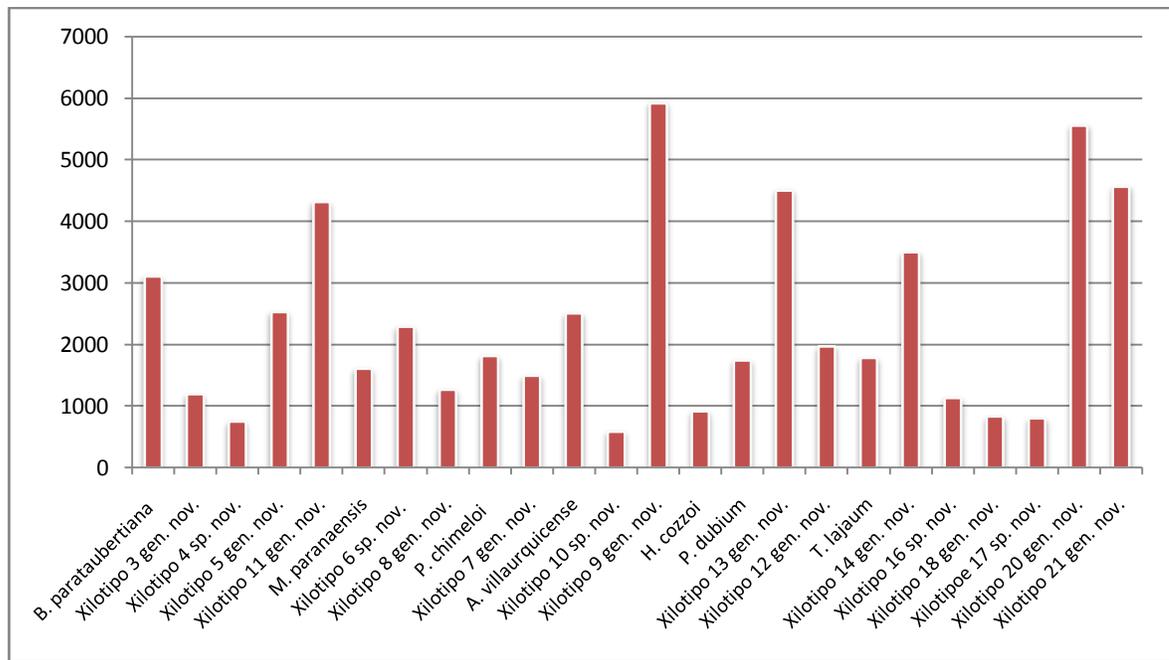
FIGURA IV. 79. Número de especies por Familia con  $V > 5$  y  $\leq 10$

FIGURA IV. 80. Número de especies por Familia con  $V \geq 10$

279

En cuanto a los índices de M, los valores extremos son representados por la especie afín a *Pithecellobium* con  $M = 592$  y *Aspidosperma* con  $M = 5928$ , dichos valores están directamente relacionados con la variable longitud de los elementos de vasos (Fig. IV.81).

Pérez (1989), Lindorf (1994), Laskowski (2000), Barros *et al.* (2006) y Carlquist & Hoekman (1985) hallaron que existe una correlación negativa entre el largo de los elementos de vasos y la disponibilidad de humedad debido a que una disminuye en función de la otra. En contraste, León (2005) sostiene que ésta característica no sólo se manifiesta en respuesta a las condiciones ambientales sino también en respuesta a aspectos genéticos y evolutivos propios de la especie. Asimismo, señala que los elementos de vasos afecta a los valores M, ya que las mismas están incluidas en su cálculo (León, 2005).



**FIGURA IV. 81.** Valores del Índice de Mesomorfía (M) por taxón. Se destaca a integrantes de Lauraceae, Mimosoideae, Caesalpinioideae, Combretaceae, Apocynaceae y Vochysiaceae con alta mesomorfía ( $M \geq 3000$ ); una Lauraceae, Mimosoideae, Papilionoideae y dos Anacardiaceae con una tendencia disminuida a esta condición.

El diámetro tangencial promedio de los vasos es la variable que garantiza la eficiencia, o no, de la conducción del agua en la planta, ambas variables (diámetro y eficiencia) siguen una relación lineal, esto es, al aumentar el diámetro de vasos (como es el caso de *Aspidosperma*) aumenta la eficiencia en la conducción hidráulica, al mismo tiempo que disminuye la seguridad de transporte.

Los vasos con diámetro pequeño como es el caso de las especies de Anacardiaceae, CIDPALBO-MEG 145 (afín a *Pithecellobium*), y una Lauraceae (afín a la especie *Cryptocarya*) tienden a hallarse en mayor densidad, de esta manera disminuyen los efectos de embolismo y aseguran un transporte fluido de los nutrientes en la planta. Esta última representa una de las numerosas estrategias que desarrollan las especies arbóreas para una buena distribución del agua en su sistema. El diámetro de vasos, en la mayoría de los leños analizados, indica una orientación hacia la eficiencia de la conducción, sugiriendo en este caso ambientes tropicales húmedos durante la depositación de la Formación El Palmar, coincidiendo con las características señaladas por Iriondo & Kröhling (2008) y Ferrero (2009).

Respecto a las características anatómicas y el clima, a similares conclusiones llegaron algunos autores como Pérez (1989), Moglia & López (2001) y Parra (2009) al relacionar las características de los elementos de conducción de leños de especies actuales junto con las condiciones ambientales y climáticas en las cuales habitan.

Cabe mencionar la existencia inusual de casos donde especies de ambientes xéricos poseen estructuras no correlacionadas a su hábitat. León (2005) encontró que las especies de bosques secos presentan estructuras anatómicas que se corresponderían a selvas tropicales nubladas, pues el 88,2% poseen vasos medianos a grandes orientados hacia la eficiencia de la conducción; estos resultados no comparten la lógica encontrada por Lindorf (1994) en donde el 94,7% de las especies estudiadas están compuestas por vasos pequeños a muy pequeños en bosques tropicales secos a muy secos. Frente a estos casos, estudios específicos dentro de la biología necesitan de avances con el fin, en este caso, de segregarse caracteres de la madera expresados exclusivamente por el reservorio genético, de los que tienden a ser influenciados por los factores ecológicos-climáticos. Así posiblemente los argumentos serían más consistentes frente a estos resultados.

Sin embargo, es un hecho verificado por numerosos autores que la madera, en cierta medida, constituye un indicador de las variaciones ambientales en toda la vida de un árbol (Novau, 2000). La estructura de sostén de un árbol se compone de células formadas sobre una base regular, que registran el medio ambiente en el momento de su desarrollo y maduración. El tamaño y forma de las células de la madera puede proporcionar un buen indicador de clima. Por ejemplo, en heladas frecuentes las células crecen hacia afuera con respecto a un patrón radial en la temporada de crecimiento inicial. Las paredes en las células se desarrollan delgadas (madera temprana), y estos son seguidos por células más pequeñas de paredes gruesas (madera tardía), marcando así los anillos de crecimientos (Baas & Wheeler, 1992; Novau, 2000; Carlquist, 2001).

En líneas generales, la estructura de la madera de las especies fósiles de la Fm El Palmar identificadas en esta Tesis sigue un patrón constante con características compartidas entre los taxones, como es la presencia de parénquima terminal o marginal, vasicéntrico, fibras con paredes de espesor medio la mayoría sin septos, vasos generalmente cortos con placa de perforación simple y puntuaciones intervasculares alternas.

En cuanto a los anillos de crecimientos 19 especies fósiles presentaron demarcación de anillos de crecimientos por parénquima axial marginal o terminal; 3 especies, *Cryptocaryoxylon oleiferum* (CIDPALBO-MEG 131), *S. heckii* (CIDPALBO-MEG 159) y *Schinopsisylon* (CIDPALBO-MEG 160) demarcados por engrosamiento y compresión de las paredes de las fibras (Tabla IV.45); y 4 ejemplares no mostraron anillos de crecimientos.

La naturaleza de los anillos de crecimientos y las características mesomórficas de la madera en general que exponen los taxones analizados, estarían respaldando las conclusiones del análisis estratigráfico realizado por Kröhling (2009) sugiriendo condiciones climáticas más cálidas, húmedas y prácticamente sin estacionalidad y/o muy poco perceptible para la sección aflorante de la Formación El Palmar.

#### IV.3.4 Análisis de *Coexistence Approach* (CA) –método de Mosbrugger & Utescher (1997) y Utescher *et al.* (2014)

La identificación de las muestras fósiles de la Formación El Palmar para determinar la presencia de especies arbóreas nos permitió analizar sus distribuciones y sus condiciones óptimas. Entiéndase como condición óptima aquella en la que la precipitación y la temperatura ejercen presión para restringir el comportamiento, desarrollo, adaptabilidad y permanencia en el tiempo de una especie. En términos ecológicos existen plantas euri-valentes y esteno-valentes es decir con una gran amplitud ecológica y/o típicas de un ambiente preciso, respectivamente (Diodora, 2004).

Cada especie ocupa un nicho ecológico propio caracterizado por una combinación específica de condiciones referentes a humedad, calor, luz y sales minerales. Estos factores determinan una amplitud ecológica, es decir un intervalo de variación dentro del cual puede vivir. La distribución de las especies está limitada por un factor particular en el ambiente que influye en su capacidad para sobrevivir o reproducirse adecuadamente.

La anatomía de la madera de una especie arbórea fósil, refleja la adaptación que tuvo en vida. De esta manera se puede analizar indirectamente la disponibilidad de luz, agua, nutrientes, temperatura y precipitación utilizando el principio del actualismo (los procesos naturales que actuaron en el pasado son los mismos que actúan en el presente).

Partiendo del supuesto, que las exigencias climáticas de las especies arbóreas en el Pleistoceno tardío son similares a las de sus parientes actuales más cercanos (NLRs), el objetivo del método de convivencia (CA) es encontrar los rangos climáticos en la que el número máximo de NLR de la flora fósil dada puede coexistir.

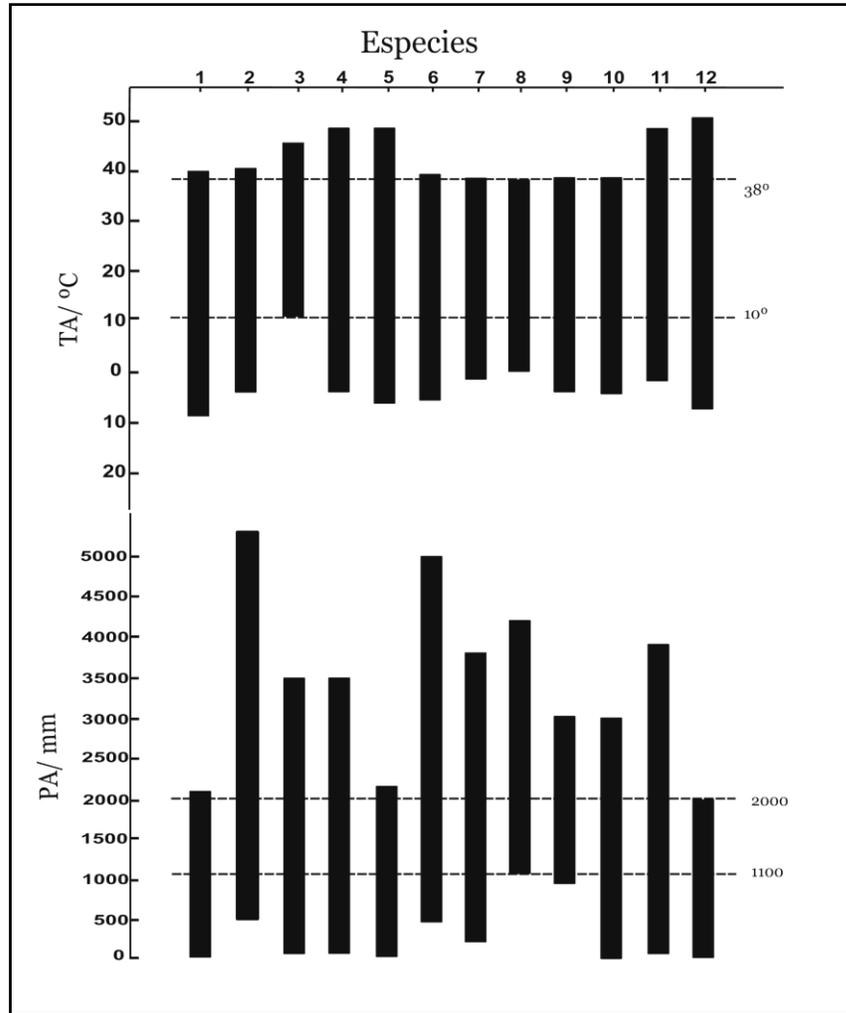
En la tabla IV.46 y IV.47 se presenta la información detallada del requerimiento ecológico de las especies actuales afines a las especies fósiles de las localidades fosilíferas Arroyo Yuquerí y Santa Ana.

Surge de aquella información las figuras IV.82 y IV.83 que expresan los rangos de tolerancia en temperatura y precipitación de cada individuo y el intervalo de co-existencia de TMA (°C) y PMA (mm/año) para cada área.

	Género Afín	Especie afín	Preferencia de Hábitat	Fenología	Habito	TMA (°C)	TMí	TMá	PMA (mm)	PMí	PMá
1	<i>Chloroleucon</i>	<i>C. tenuiflorum.</i>	BH, STr	Perenne	Árbol	15–21	-0.9	39,4	950-2010	20	2010
2	<i>Ocotea</i>	<i>O. acutifolia</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (15m)	20–21	-4	42	1600	500	5500
3	<i>Gossweilerodendron</i>	<i>G. balsamiferum</i>	BH	Caducifolio	Árbol (60m)	17–21	10	45	2000-2500	50	3500
4	<i>Parapiptadenia</i>	<i>P. rigida</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (30-50m)	18–21	-4	48	1400-2000	50	3500
5	<i>Microlobius</i>	<i>Microlobius</i> sp.	BH, STr	Perenne	Árbol	23	-7	48	1160	40	2200
6	<i>Bastardiopsis</i>	<i>B. densiflora</i>	BH, Str	Perenne	Árbol (	21	-6	39	1700	500	5000
7	<i>Cedrelinga</i>	<i>C. catenaeformis</i>	BH, STr-BS	Perenne	Árbol (30-50m)	24–25	-2	38	1800-2000	100	3800
8	<i>Pseudopiptadenia</i>	<i>P. contorta</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (30m)	22–29	0	38	2250	1100	4500
9	<i>Enterolobium</i>	<i>E. contortisiliquum</i>	BH, STr	Perenne-caducifolio	Árbol (10-35m)	14–26	-4	38	1500	800	3000
10	<i>Loxopterygium</i>	<i>L. sagotii</i> *	BH, STr	Perenne	Árbol (10-35m)	19–22	-5	38	800-1000	0	3000
11	<i>Anadenanthera</i>	<i>Anadenanthera</i> sp	BH, STr	*Perenne-caducifolio	Árbol (10-35m)	14–26	-2	48	1800-2000	100	3800
12	<i>Butia</i>	<i>Butia yatay</i>	BH	Perenne	Árbol (12m)	11–25	-8	50	1300	0	2074

**TABLA IV.46.** Especies actuales afines a las especies fósiles de la Localidad fosilífera Arroyo Yuquerí. Referencia BH = bosques húmedos, STr = subtropical, BS = bosques secos; TMA = temperatura media anual, TMí = temperatura mínima, TMá = temperatura máxima, PMA = precipitación media anual, PMí = precipitación mínima, PMá = precipitación máxima.

\*Según Arambarri *et al.* (2012) es un especie caducifolia

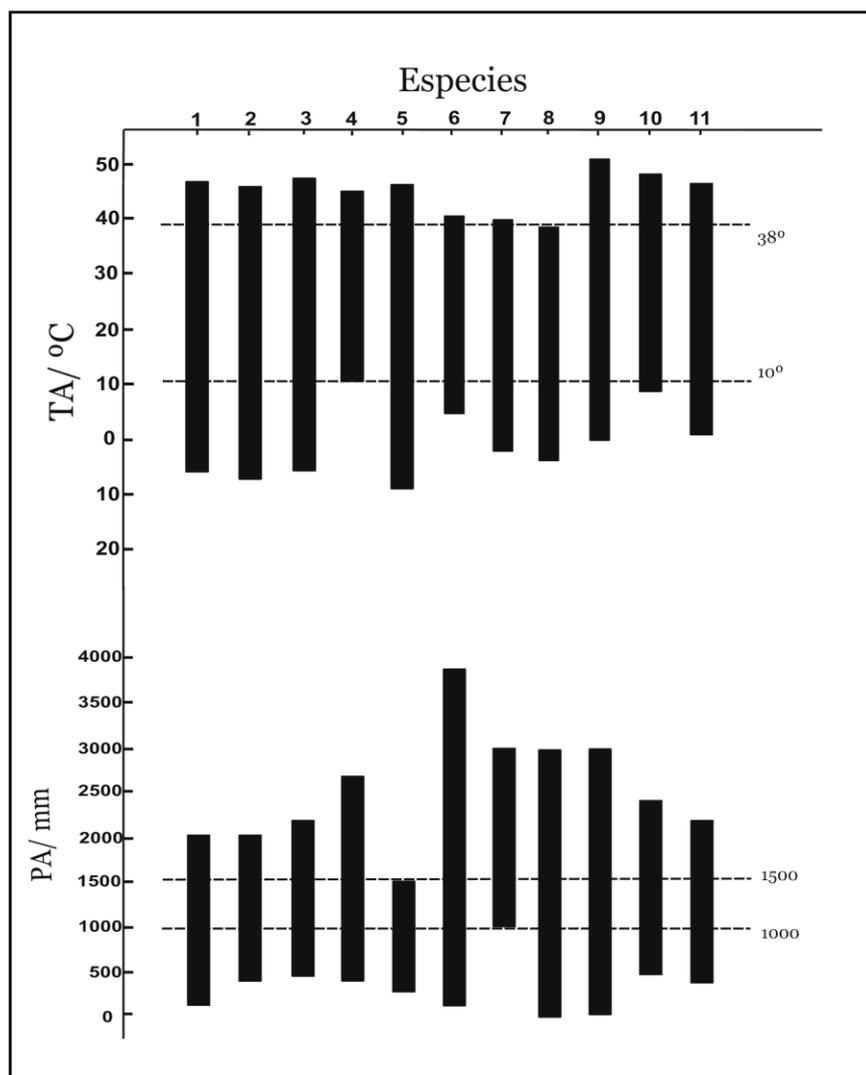


**FIGURA IV.82.** Intervalo de Co-existencia de especies actuales afines a muestras fósiles de la Localidad Fosilífera Arroyo Yuquerí. **1** *Chloroleucon tenuiflorum*; **2** *Ocotea acutifolia*; **3** *G. balsamiferum*; **4** *Parapiptadenia rigida*; **5** *Microlobius* sp.; **6** *B. densiflora*; **7** *Cedrelinga catenaeformis*; **8** *Pseudopiptadenia contorta*; **9** *Enterolobium contortisiliquum*; **10** *Loxopterygium sagotii*; **11** *Anadenanthera* sp; **12** *Butia/Syagrus* sp.

	Género Afín	Especie afín	Preferencia de Hábitat	Fenología	Habito	TMA (°C)	TMí	TMá	PMA (mm)	PMí	PMá
1	<i>Mimosa</i>	<i>Mimosa sp.</i>	BS, BH	Caducifolio	Árbol-Arbusto (1–8m)	18–26	-7	47°	750	100	2000
2	<i>Prosopis</i>	<i>Prosopis sp.</i>	BS, BH	Caducifolio	Árbol (4–16m)	14–16	-10	45	650**	350	2000
3	<i>Holocalyx</i>	<i>H. balansae</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (5-30m)	18–22	-7	48	2010	500	2200
4	<i>Pithecellobium</i>	<i>P. lanceolatum</i>	BHC,	Perenne-caducifolio	Árbol (20m)	18–20	10	44	1750	450	2750
5	<i>Schinopsis</i>	<i>S. balansae</i>	BH, STr	Caducifolio-perenne	Árbol (25m)	20–23	-10	45	1200	200	1500
6	<i>Cedrelinga</i>	<i>C. catenaeformis</i>	BH, STr-BS	Perenne	Árbol (30-50m)	24–25	-2	38	1800–2000	100	3800
7	<i>Enterolobium</i>	<i>E. contortisiliquum</i>	BH, STr, BTrC	*Perenne-caducifolio	Árbol (10-35m)	14–26	-4	38	1500	800	3000
8	<i>Loxopterygium</i>	<i>L. sagotii*</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (10-35m)	19–22	-5	38	800–1000	0	3000
9	<i>Amburana</i>	<i>Amburanasp</i>	BH, STr	Perenne	Árbol (15-25m)	25–27°	-1	50	3500–3800	0	3000
10	<i>Conocarpus</i>	<i>Conocarpussp.</i>	BH, Mangles	Caducifolio	Árbol (5-7m)	27	8	49	1500–1800	500	2400
11	<i>Astronium</i>	<i>A. balansae</i>	BH, STr	*Perenne-caducifolio	Árbol	25	0	45	1200–1300	400	2200

**TABLA IV.47.** Especies actuales afines a las especies fósiles de la Localidad fosilífera Santa Ana. Referencia BH = bosques húmedos, STr = subtropical, BS = bosques secos, BTrC = bosque tropical caducifolio, BHC = bosque húmedo caducifolio; TMA = temperatura media anual, TMí = temperatura mínima, TMá = temperatura máxima, PMA = precipitación media anual, PMí = precipitación mínima, PMá = precipitación máxima.

\*Según Arambarri *et al.* (2012) *Astronium* y *Enterolobium* son caducifolios.



**FIGURA IV.83.** Intervalo de Co-existencia de especies actuales afines a muestras fósiles de la Localidad Fossilífera Santa Ana. **1** *Mimosa* sp.; **2** *Prosopis* sp.; **3** *Holocalyx balansae*; **4** *Pithecellobium* sp.; **5** *Schinopsis balansae*; **6** *Cedrelinga catenaeformis*; **7** *Enterolobium contortisiliquum*; **8** *Loxopterygium*; **9** *Amburana*; **10** *Conocarpus* sp.; **11** *Astronium* sp.

Una forma útil de inferir el clima en tiempos pasados a través de las plantas es identificar el pariente vivo más cercano de un fósil y documentar su tolerancia ambiental, su relación con el entorno y que otras especies viven en la misma zona.

Las exigencias climáticas de las especies actuales afines a los leños fósiles parautóctonos de las localidades fosilíferas de Arroyo Yuquerí y Santa Ana sugieren un intervalo de convivencia tropical y húmeda. Ambas localidades comparten las taxa *Cedrelinga*, *Enterolobium* y *Loxopterygium*.

La temperatura es un factor fundamental en el desarrollo y crecimiento de las plantas y seres vivos en general, ninguna de las especies resiste mucho tiempo a una temperatura inferior a los 0 °C. Las localidades fosilíferas en análisis presentaron especies fósiles afines a *Cedrelinga*. Este género monoespecífico se caracteriza por presentar amplia adaptación ecológica, encontrándose en

formaciones de bosques húmedos y muy húmedos tropicales y subtropicales hasta bosques secos, es decir, dentro de una amplia variedad de suelos (Richter & Dallwitz, 2000; López, 2014).

*Enterolobium contortisiliquum* es una especie tropical que también se establece bastante bien en la franja tropical-subtropical. Su distribución se extiende entre los 3° y 36° S en Sudamérica, abarcando el sur de Bolivia, suroeste y norte de Brasil, en el noreste en las Selvas Marginales de la provincia fitogeográfica (PF) Paranaense de Argentina, en el noroeste habita las Selvas de Transición (PF de las Yungas) a 120-550 msnm, los Bosques de Timbó (PF Chaqueña) hasta los departamentos Orán y San Andrés en la provincia de Salta. La presencia de la especie también fue registrada en la provincia de Buenos Aires (Tortorelli, 1956). Su variación altitudinal varía de 0 a 1200 msnm, precipitaciones de 600 a 2200 mm/añual y temperaturas de 19 a 26 °C, prefiere suelos húmedos y neutros (Mogni *et al.*, 2015).

Si bien el género *Loxopterygium* posee especies en ambientes templados, la especie *L. sagotii* (afín a un fósil analizado) es un elemento importante de las selvas húmedas de Venezuela.

En la localidad fosilífera Arroyo Yuquerí, las especies posiblemente tuvieron una temperatura óptima de convivencia amplia, entre 10 y 38°C, y una precipitación anual entre 1100 y 2000 mm. Las especies presentan un hábito arbóreo y una fenología perenne, a excepción de *Gossweilerodendron balsamiferum* que posee carácter caducifolio.

Son numerosas las especies presentes en este análisis que forman asociaciones debido al ambiente común de establecimiento, tal es el caso de bosques nativos en el Delta del Paraná donde conviven entre otros asociaciones de *Enterolobium contortisiliquum*, *Erythrina crista-galli*, especies de *Ocotea* y/o *Nectandra* (laurel). Estas asociaciones también están presentes en las Provincias fitogeográficas de las Yungas, Paranaense y Chaqueña (Chaco húmedo) (Cabrera, 1976).

En la formación florística Ombrofila Densa (TMA 15 °C, tropical húmedo, sin período seco) y mixta (TMA –de 15 °C, Clima húmedo con estación seca) habitan las especies de *Ocotea*, *Cryptocarya*, *Eugenia*, *Podocarpus lambertii* (Cervi *et al.*, 2007), especies actuales afines a numerosos fósiles de la Formación el Palmar.

*Peltophorum dubium* y *Parapiptadenia rigida* conviven en los bosques estacionales deciduos del territorio de Rio Grande do Sul, con temperaturas medias en verano superior a 20 °C e inferior a 15 °C en invierno. Sumadas a esas especies, *Bastardiopsis densiflora*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Ocotea*, *Aspidosperma australe* presentes en la Selva Misionera, poseen un ambiente cálido húmedo tropical hasta un sector del sur de la provincia de Misiones (¾ partes), continuándose hacia el norte la selva con los estados brasileros de Paraná y Santa Catalina (Póvoa de Mattos, 2002; Mogni *et al.*, 2015). Es decir, especies presentes en la franja transicional de zonas tropicales y subtropicales.

Dentro de la clasificación de especies secundarias clasificadas por Tortorelli (1956), en la selva paranaense se encuentra *Holocalyx balansae*, *Peltophorum dubium*, y dentro de las especies accesorias cita a *Eugenia pungens*. La localidad fosilífera Santa Ana cuenta con fósil afín a *Holocalyx* caracterizado por presentar rasgos mesomórficos en sus elementos de conducción.

Gouvêa Redin *et al.* (2011) describe una asociación florística denominada “Parque Sabana Estépica”, integrada por *Aspidosperma quebracho-blanco* y numerosas especies de Fabaceae como *Prosopis affinis*, *Prosopis nigra* incluyendo a *Peltophorum dubium* y *Parapiptadenia rigida* cuyas características corresponden a un estrato arbóreo decíduo en medio de un estrato gramíneo estacional, caracterizado por tener precipitaciones solo en verano con 500 mm como media anual (Marchiori *et al.*, 1985; Aragao de Oliveira, 2009). Esto sugiere la adaptabilidad y tolerancia de las especies nombradas a habitar ambientes húmedos (Provincia fitogeográfica Paranaense, Cabrera, 1976) y estacionales (Parque Sabana Estépica, Gouvêa Redin *et al.*, 2011). Chebataroff (1980) enlistó una asociación florística similar a la anterior, con presencia de *Prosopis nigra*, *P. affinis*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Geoffroea decorticans*, *Trithrinax campestris* denominado Bosque Parque o Sabana Arbolada en el litoral uruguayo sobre una franja paralela al río Uruguay, esto sugiere una buena adaptación y proliferación de especies afines a las especies identificadas en el Pleistoceno tardío a un ambiente con altas disponibilidad de agua.

Según Cabrera (1976) es común la presencia de *Parapiptadenia rigida* en asociación con *Syagrus romanzoffiana* en el distrito de selvas mixtas del estrato superior de la selva paranaense. *Butia yatay* posee una distribución similar aunque más acotada que *Syagrus*, y es poco tolerante a heladas, con un óptimo climático relacionado a ambientes tropicales (Henderson *et al.*, 1995).

*Bastardiopsis* en el centro de Sudamérica (21° - 29° S) cuenta con especies nativas. Las características anatómicas y ecológicas de estas especies sugieren que el espécimen fósil afín a este taxón analizado en esta Tesis está vinculado a ambientes tropicales y subtropicales. Algunas especies de este género descritas por Tortorelli (1956) y Richter & Dallwitz (2000), pueden habitar en alturas de hasta 1000 msnm con precipitaciones de 1200 a 2200 mm anuales y temperaturas de 18 a 21 °C, son generalmente heliófitas y se encuentra en bosques secundarios. Las inferencias geológicas que ubican en el período interglacial a la parte superior aflorante de la Fm El Palmar son coincidentes y sustentan las inferencias climáticas con la presencia de esta especie fósil afín a un taxón tropical como es *Bastardiopsis*.

El área correspondiente a la localidad fosilífera de Santa Ana es caracterizada por la dominancia de Fabaceae, Combretaceae y Anacardiaceae, típicas de ambientes megatérmicos (es decir climas tropicales) y subtropicales húmedos (Kröppen, 1900).

Al analizar los rangos de tolerancias de T° y P° de especies afines actuales, los datos obtenidos proyectan la coexistencia de especies sobre un intervalo 10°–38° y 1000–1500 mm/año, respectivamente, aunque con una posible ampliación de los rangos de tolerancias por las características que reflejan sus actuales parientes afines.

Cabrera (1976) enlistó a numerosas especies en las selvas mixtas (Selva paranaense), entre ellas árboles medianos tales como, *Holocalyx balansae*, *Nectandra lanceolata*, *Bastardiopsis densiflora*, *Aspidosperma polyneuron* entre otros, todos ellos afines a especies fósiles determinadas para la Formación el Palmar. En un tercer estrato cita a *Mimosa bimucronata*, un género también representado

por ejemplares fósiles identificados por Brea *et al.* (2010). En el extremo sur de Misiones se presenta las Selva constituida por el “urunday” –*Astroniun balansae*–, formando una franja ecotonal limitada con el distrito de campos (Cabrera, 1976). La selva descrita se caracteriza por tener temperaturas altas casi todo el año con abundante humedad. La presencia de análogos modernos a los fósiles presentes en la localidad fosilífera de Santa Ana en la Formación el Palmar permite inferir un ambiente similar al descrito por Cabrera (1976).

El distrito chaqueño oriental dentro de la provincia fitogeográfica Chaqueña, descrito por Cabrera (1976), está caracterizado por un clima húmedo, el más húmedo respecto a los demás distritos chaqueños. La comunidad *climax* es el bosque dominado por quebracho colorado y quebracho blanco. El quebracho colorado (*Schinopsis balansae*) es un árbol de hasta 25 m de altura, *Aspidosperma quebracho-blanco* es una Apocynaceae arbórea, con hojas coriáceas lanceoladas. Especies fósiles afines a aquellas especies también fueron halladas en la localidad fosilífera de Santa Ana de la Fm El Palmar.

Especies fósiles afines a las actuales *Amburana* y *Anadenanthera*, registrados para la Formación El Palmar, se distribuyen en bosques en galerías en sectores tropicales y subtropicales, lo que sugieren un clima cálido y húmedo para esta unidad (Tortorelli, 1956; Póvoa de Mattos, 2003; Guimarães, 2009; Brea *et al.*, 2013; Moggi *et al.* 2015).

Caccavari & Anzótegui (1987) al describir polen de *Anadenanthera* y otros elementos para la Formación Ituzaingó del Plioceno superior de Corrientes, concluyen que estas entidades sugieren un paleoclima tropical similares al actual Cerrado de Brasil, con un régimen de lluvias estacionales y selvas en galería.

La familia Combretaceae registrada en los leños fósiles de la localidad fosilífera de Santa Ana está constituida por dos taxones de origen tropical, *Conocarpus* y *Buchenavia*. Este par de géneros se distribuye en la franja tropical de Sudamérica restringidos a cursos de agua en bosques en galería, ambas cuentan con una estructura altamente mesomórfica similar a la registrada en los ejemplares CIDPALBO-MEG 21 y 151, respectivamente.

Respecto a las inferencias paleoclimáticas brindadas a partir del registro microfósil vegetal de la Formación El Palmar, se puede concluir en base a la clasificación global de Köppen que el área analizada se corresponde en parte con los bosques húmedos Af y bosques subtropicales sin estación seca Cfa, pues en ambas áreas se registran temperaturas altas –cálidas– entre los 10 y 38 °C. Se suma a esta determinación la presencia de especies típicas de estos ambientes y que resultan afines al registro fósil de la Formación El Palmar.

*Cfa - Subtropical sin estación seca (verano cálido)*: se refiere a un ambiente con temperatura media del mes más cálido superior a los 22 °C. Es el llamado *Clima subtropical húmedo*. Se da en las regiones orientales de las grandes masas continentales: mitad este de EE.UU., sur de Brasil, Uruguay, centro de la Argentina (Región Pampeana –Pampa Norte– y la cuenca del Paraná), algunas regiones de Sudáfrica oriental, China sudoriental y oriental, sur de Japón y Australia sudoriental y oriental. En

Europa se da en valles limitados con el *clima oceánico (Cfb)*, pero con veranos más cálidos al estar alejados del mar (Köppen, 1900).

Af - bosques húmedos: (corresponde al clima ecuatorial) es un subtipo de clima tropical que se caracteriza por las temperaturas altas (media anual superior a 27°C) y casi constante durante todo el año con una amplitud térmica anual de 3 °C. Las lluvias están repartidas a lo largo del año, por lo que no hay una estación seca, ya que todos los meses superan los 60 mm. Se da en las zonas cercanas al ecuador terrestre, como sectores de la cuenca amazónica, América Central, África ecuatorial y el sudeste asiático. Como excepción, se da en algunos sectores de la costa atlántica brasilera alejados del ecuador (Köppen, 1900).

Af es muy similar a Cfa, tienen en común las escasas amplitudes térmicas anuales y las altas temperaturas. La diferencia fundamental es el periodo de lluvias, en donde en Cfa es más irregular y por lo general menos intenso (no suele superar los 2000 msnm), por lo que se forman bosques tropicales, que son menos densos y con menos especies que el ecuatorial, contrastando con el clima ecuatorial en general, cuya gran singularidad es el desarrollo de selvas de gran frondosidad y extensión (Köppen, 1900).

#### IV.3.5 NLR o *Nearest Living Relative* –método de Mosbrugger (1999)

290

El método del pariente actual más cercano propuesto por Mosbrugger (1999) y Uhl & Mosbrugger (1999) establece que las tolerancias climáticas de los fósiles en el pasado reciente (inicio del Cuaternario a la actualidad) son muy similares a las de los linajes actuales con los que están emparentados. En los párrafos posteriores se describe de forma global la fitogeografía de los análogos modernos de los fósiles identificados, discriminados por familia y en el caso de Fabaceae por subfamilia. En el inicio de cada familia se especifica los taxones identificados, el número de ejemplares por cada taxón y el lugar de colecta.

#### **Podocarpaceae**

	Nº de ejemplares identificados	LF Concordia	LF Santa Ana
<i>Podocarpoxydon</i> 1 sp. nov.	5	1	4
<i>Podocarpoxydon</i> 2 sp. nov.	2	1	1

Podocarpaceae tiene una distribución en el área tropical y subtropical (menos comúnmente en regiones frío-templadas), especialmente en el Hemisferio Sur. Crecen primariamente en bosques mesófilos.

Las Podocarpaceae son polifiléticas (Conran *et al.*, 2000; Quinn & Price, 2003), en el país se encuentra disyunta en al menos tres áreas boscosas: el Bosque Templado Austral, el Bosque Montano

de Yungas y la Mata Atlántica juntamente con la Selva Paranaense (Cabrera & Willink, 1973). Se encuentra representada por 6 especies *Podocarpus parlatorei*, *P. lambertii*, *P. nubigenus*, *Lepidothamnus fonkii* Phil., *Saxegothaea conspicua* Lindl. *Prumnopitys andina* (Zuloaga & Morrone, 1999; Tortorelli, 2009).

En referencia al género *Podocarpus* difundidas en su mayoría en el Hemisferio sur, llegan hacia el norte hasta India Occidental, México, Centroamérica y Sur de China y Japón (Laubenfels, 1985). *Podocarpus lambertii* es una especie arbórea perennifolia, alcanza más de 20 m de alto y 150 cm de diámetro en el tronco. Es nativo de las selvas húmedas del sur y sudeste de Brasil desde el sur de Minas Gerais a Río Grande del Sur y el noreste de la Argentina en la provincia de Misiones (Cabrera, 1976). *Podocarpus nubigenus* es una especie endémica de los bosques templados del sur de Chile y los territorios adyacentes del sudoeste de Argentina. Es un árbol que llega a medir hasta 35 m de altura. Se distribuye desde los 38° a 53° latitud Sur (Hoffman, 1982). La especie es un representante típico de la flora subantártica, está muy próximo a *Podocarpus totara* de Nueva Zelanda, la diferenciación de ambas especies se torna difícil, restringiéndose solo al tono verde más brillante de las hojas del *P. nubigenus* comparado con el verde grisáceo del *P. totara* (Donoso, 2005).

Desde una mirada ecológica, Brea *et al.* (2005) y Melandri *et al.* (2007) afirman que la formación de los anillos de crecimiento anuales está íntimamente relacionada con las condiciones climáticas y ambientales. Las especies que los desarrollan se cree estuvieron expuestas a estrés (*e.i.* hídrico, etc.) o a una estacionalidad marcada, este marco teórico sugiere que las muestras asignadas a *Podocarpoxydon* 1 sp. nov. son indicadores de un clima cálido-húmedo sin o con una leve estacionalidad, debido a que no se observaron anillos de crecimiento en su estructura, a excepción de CIDPALBO-MEG 114.

En tanto que CIDPALBO-MEG 109, CIDPALBO-MEG 116 y CIDPALBO-MEG 112 (*Podocarpoxydon* 2 sp. nov.) indicarían climas templados cálidos por su leve demarcación de los anillos de crecimiento (Del Fueyo, 1998). Posiblemente ambientes discontinuos y/o la influencia de la dinámica y fluctuaciones del río Uruguay dieron efecto a las características anatómicas de la flora, tal como lo señala Lutz (1987).

En este punto hay que considerar que al tratarse de ejemplares alóctonos estas interpretaciones sean más adecuadas para el sector ubicado más al Norte en la cuenca media del río Uruguay.

## Lauraceae

	Nº de ejemplares	LF PN El Palmar	LF Arroyo Yuquerí	Concordia - Paraje Salto-
<i>B. parataubertiana</i>	1	1		
<i>Xilotipo</i> 3 gen. nov. sp. nov.	1		1	
<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	1			1

Las Lauraceae se distribuyen en los trópicos de todo el mundo, con centros de alta diversidad de especies en América del Norte y del Sur, sudeste de Asia y Madagascar. Algunas especies se encuentran en los subtropicos y pocas llegan a las zonas templadas. Pueden habitar en todos tipos de ambientes, a excepción de desiertos y páramos. Principalmente se encuentran en bosques montanos de tierras bajas, donde puede estar entre las familias más comunes.

Dentro de las Lauraceae, algunas especies de *Nectandra* tienen una amplia tolerancia y plasticidad génica para adaptarse a factores ambientales.

*Beilschmiedia* es un género pantropical presente en la zona tropical de América, Australia y Nueva Zelanda, constituido por 250 especies (Rohwer, 1993). Una buena parte de esta cifra son nativas de Sudamérica, este grupo se distingue de otras lauráceas por las características de sus flores, son trímeras y bisexuales (Nishida, 1999). Existen dos especies que por ser resistentes a las heladas son comunes en bosques de altura en Chile *B. berteriana* y *B. miersii*. Estas dos especies también se encuentran en Estados Unidos y Europa. Según Callado & Costa (1997) seis especies se encuentran en los bosques del sudeste de Brasil. Particularmente *Beilschmiedia taubertiana* (Schw. et Mez) Kosterm es una especie endémica de los bosques atlánticos del sur de Brasil.

*Cryptocarya* es uno de los géneros pantropical más grandes dentro de Lauraceae, y junto con *Beilschmiedia* se distribuyen en América del Sur, Sudáfrica, Madagascar, Asia, Australia y Oceanía (van der Werff, 1992). Está compuesta por aproximadamente 350 especies (Rohwer, 1993), con aproximadamente 18 especies neotropicales, sobre todo en el sur de Brasil, pero también se sabe de la presencia en Chile, la Amazonia brasileña, Guyana, Guyana Francesa, Bolivia, Venezuela Andina, Ecuador, Perú y Costa Rica (van der Werff, 1991; Chanderbali *et al.*, 2001). La especie *C. aschersoniana* de origen Brasileiro y más afín al ejemplar fósil se caracteriza por tener hábito arbóreo y siempreverde.

*Ocotea* es el gran género Neotropical de Lauraceae, cuenta con aproximadamente 300–350 especies de árboles y arbustos siempreverdes distribuidos en la franja pantropical. Solo en África y Madagascar llegan a habitar entre 50 a 60 especies *Ocotea* (Rohwer, 1993; Madriñán, 2004). *Ocotea pulchella*, forma parte de la asociación de los bosques del sur de Brasil, también fueron identificadas en el noreste de Uruguay (Grela & Brissa, 2003)

*Ocotea acutifolia* una de las especies actuales más afín al ejemplar *Xilotipo 3* gen. nov. y sp. nov. es una especie endémica de Bolivia, Brasil, Argentina y Uruguay. Su hábitat predilecto son montes ribereños y de quebradas. En la Argentina está disperso en el noreste y se difunde por la selva en galería llegando hasta las márgenes del río de la Plata (Rohwer, 1986).

La presencia de especies fósiles afines a *Beilschmiedia* (Ramos *et al.*, 2012), *Cryptocarya*, *Podocarpus lambertii* y *P. nubigenus* en el Pleistoceno avalarían la historia evolutiva y fitogeográfica de esos géneros, incluyendo la hipótesis de un área tropical a lo largo de toda Sudamérica, que se interrumpiría con el levantamiento final de los Andes durante el Mio-Plioceno y que habría provocado la expansión de la gran diagonal árida, produciendo de este modo un aislamiento de especies en

sentido noreste y suroeste del continente. Como consecuencia de estos acontecimientos, *Beilschmiedia*, *Cryptocarya*, *Podocarpus*, entre otras, tienen en la actualidad una distribución disyunta, encontrándose especies en los bosques neotropicales y en los bosques patagónicos subtropicales-templados de Chile y Argentina (Villagrán & Hinojosa, 1997; León, 2001; Moraes, 2007).

## Malvaceae

	Nº de ejemplares	LF Arroyo Yuquerí
<i>Xilotipo</i> 5 gen. nov. sp. nov.	1	1

Las Malvaceae se distribuyen ampliamente en las zonas tropicales de las Américas y en las regiones tropicales de África, Asia, Australia y Oceanía.

Malvaceae, *sensu* APG III (2009), están representadas por especies herbáceas, arbustivas y arbóreas, distribuidas en bosques húmedos y secos tropicales, así como en bosques secos y húmedos premontanos. La familia se caracteriza por las hojas que muestran, por lo general, venación secundaria palmeada, inflorescencias que consisten en unidades cimosas y frutos que comprende una cápsula, baya o esquizocarpo (Stevens, 2001). Aunque la distribución del grupo es tropical, existen algunos representantes de zonas templadas (Judd & Manchester, 1997; Bayer & Kubitzki, 2003; Carvalho *et al.*, 2011), con algunos ejemplos, como *Malva pusilla* Smith, que alcanza hasta 65° N en Europa (Hinsley, 2004). No obstante, en los trópicos, las Malvaceae puede encontrarse en una amplia gama de hábitats incluyendo zonas húmedas, semi-áridas y áridas (Hinsley, 2004). Entre los géneros representativo: *Tilia* es característico de las zonas templadas de Asia, Norte América y Europa y se extiende a los neotrópicos en elevaciones altas en México. *Corchorus* es Pantropical, y *Trichospermum* ocurre en Malasia Oceanía, con unas pocas especies alcanzando América tropical.

El género *Bastardiopsis* posee una distribución tropical en Venezuela, Colombia y Ecuador principalmente, extendiendo su distribución hacia Paraguay y Argentina. También fue registrado en Puerto Rico (Bayer & Kubitzki, 2003; Edwards, 2014).

La especie afín al ejemplar fósil *Bastardiopsis densiflora* es común y abunda en los bosques de la Región Oriental Paraguaya; y rara en los bosques inalterados. Naturalmente la especie se distribuye en el oeste centro y sur de Brasil en ambientes tropicales y subtropicales, desde los 21° 10' S hasta los 29° 15' S de América del Sur. En la Argentina es común en las comunidades florísticas de la Provincia fitogeográfica paranaense (Cabrera, 1976). Puede habitar hasta los 1000 msnm, su condición óptima de precipitación y temperatura es de 1200 a 2200 mm y 18 a 21 °C, respectivamente. Es heliófita y común en bosques secundarios. Prefiere los suelos arenosos a arcillosos y húmedos con moderada a baja fertilidad (Tortorelli, 1956).

## Fabaceae – Mimosoideae

	Nº de ejemplares	LF PN EI Palmar	LF Arroyo Yuquerí	LF PG Soler	Concordia -Colonia-	Santa Ana	Perfil Concordia	Salto Grande
<i>P. chimeloi</i>	1	1						
<i>Menodoxylon</i> 6 sp. nov.	2		2					
<i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. sp. nov.	3		2	1				
<i>M. paranaensis</i>	2		2					
<i>An. villaurquicense</i>	3		1	1	1			
<i>Xilotipo</i> 8 gen. nov. sp. nov.	1		1					
<i>Xilotipo</i> 9 gen. nov. sp. nov.	3		1			1	1	
<i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov.	1					1		
<i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. sp. nov.	4		2			1		1

Aunque la “gran” familia Fabaceae posee una distribución cosmopolita, la subfamilia Mimosoideae tiene una distribución más subtropical y tropical. *Parapiptadenia*, *Pseudopiptadenia* y *Microlobius* son géneros estrechamente relacionados y, posiblemente, la primera es la ancestral, asimismo muestran diferencias que separan aquellas entidades genéricas (Sousa Sánchez & Andrade, 1992). *Parapiptadenia* es nativa de Sudamérica y se encuentra formando extensas asociaciones en los bosques perennes de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay (Zuloaga *et al.* 2008; Forzza, 2010).

*Microlobius* es un género monotípico, constituido por *M. foetidus* y dos subespecies: *Microlobius foetidus foetidus* (Jacq.) Sousa y Andrade y *Microlobius foetidus paraguensis* (Benth.) Sousa y Andrade, las cuales son originarias de América y se distribuye desde México hasta Argentina. En Brasil forma parte de la flora del Pantanal de Mato Grosso do Sul, en Argentina se extiende bordeando el río Paraguay en el bosque Formoseño (Tortorelli, 1956; Sousa Sánchez & Andrade, 1992).

Franco & Brea (2010) consideran a la especie fósil *Microlobiusxylon* como un componente importante de la flora del Plio-Pleistoceno de los bosques tropicales estacionalmente secos (*sensu* Prado, 2000), siguiendo esta interpretación posiblemente un clima relativamente similar aunque más húmedo con poca estacionalidad ocurrió hacia fines del Pleistoceno para el sector noreste de la Argentina, pues evidencias ecoanatómicas de las especies hasta ahora halladas en la zona sustentan estos últimos comentarios.

En cuanto a *Pseudopiptadenia*, la especie *Pseudopiptadenia warmingii* (Benth.) G.P. Lewis y M. P. Lima es una especie endémica de Brasil (Paraná, Sta. Catalina), cuyo requerimiento para

establecerse es la humedad y temperaturas altas, con estrecha tolerancia a temperatura bajas (igual o menores a 10 °C).

El estudio sistemático de los leños fósiles permitió la identificación de una especie afín a *Chloroleucon tenuiflorum* para la localidad Fosilífera Arroyo Yuquerí. Tanto esta especie como *Enterolobium contortisiliquum* son integrantes nativos de los bosques de Bolivia, Brasil, Paraguay y Argentina (Mogni *et al.*, 2015). *Chloroleucon* es un género con todas especies Neotropicales, se distribuye desde México a Argentina. En Argentina viven tres especies, dos de hábito arbustivo a arbóreo de talla pequeña *C. chacoense* y *C. foliolosum* típicos de las Yungas en el Noroeste del país y una tercera especie *Chloroleucon tenuiflorum* que posee rasgos arbóreo de hasta 20 m de altura y que se extienden además por la selva Paranaense.

Otro de los hallazgos en la identificación de taxones para la Fm el Palmar es la especie afín a *Pithecellobium lanceolatum*, común de los bosques de ambientes húmedos y cálidos tropicales. Aunque tiene una buena tolerancia, pues las 75 especies que integran el género *Pithecellobium* habitan desde zonas subtropicales hasta muy bajas latitudes, en la franja ecuatorial (Idárraga-Piedrahita *et al.*, 2011).

*Cedrelinga cateniformis* es una especie monotípica restringido a la región Neotropical, y Amazonia es su centro de distribución natura (Freitas *et al.*, 1992, Aróstegui & Díaz, 1992). De hábito arbóreo, la especie es dominante en los Bosques húmedos amazónicos, se destaca la similitud del aspecto de la corteza, similar al del cedro (*Cedrela odorata*) (Spichiger *et al.*, 1989; Linares, 1986; Freitas *et al.*, 1992; Richter & Dallwitz, 2000; Evans *et al.*, 2006).

Respecto a la anatomía de la madera y dependiendo posiblemente del ambiente, las características señaladas por los autores en diferentes países de Sudamérica muestran variaciones principalmente en las fibras. Evans *et al.* (2006), en una clasificación segregante de grupos de Mimosoideae, categorizan a la especie en la “división 2 de Ingeae”. Las características de este grupo coinciden con el material fósil a excepción de las fibras septadas.

## Fabaceae – Caesalpinioideae

	Nº de ejemplares	LF Concordia	LF Arroyo Yuquerí	LF Punta Viracho	Colonia Ayuí - Concordia-
<i>Xilotipo</i> 12 gen. nov. sp. nov.	1	1			
<i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. sp. nov.	4		2	2	
<i>P. uruguayensis</i>	2			1	1

La subfamilia Caesalpinioideae se distribuye generalmente en la zona subtropical y tropical. Se estima que los principales clados de Caesalpinioideae aparecieron entre los 56 a 34 Ma (Herendeen *et al.*, 1992). CIDPALBO-MEG 111 y 148 tienen afinidad con *Peltophorum dubium*, especie nativa conocida popularmente en la Argentina como “yvyrá-pytá”, forma parte de los bosques templados-

cálidos de la Argentina, sur de Brasil, Paraguay y noroeste del Uruguay. Es de destacar que el género *Peltophorum* está compuesto por aproximadamente 9 especies distribuidas en áreas tropicales y subtropicales de Sudamérica, Indias Occidentales, África, Asia y Australia (Ulibarri, 2008).

Los registros más australes de *P. dubium* están dados para el sitio Ramsar Jaaukanigás, Departamento de General Obligado, noreste de la provincia de Santa Fe (Marino & Pensiero, 2008; Giraudo, 2008) y en los Departamentos de Federación y Concordia en la provincia de Entre Ríos (GBIF Data Portal, 2012).

Las leguminosas al ser una familia muy amplia, muestran constantes variantes en su taxonomía y sistemática de las especies que lo integran, ya sea por estudios moleculares y genéticos como a través de los caracteres exomorfológicos de sus órganos vegetativos y reproductivos (Bortoluzzi *et al.*, 2007). Caesalpinioideae está constituida por cuatro grupos designados como Tribus Caesalpinieae, Cassieae, Cercideae y Detarieae (Polhill, 1994). Particularmente en la primera tribu se reconocen nueve géneros. Clasificados por Polhill y Vidal (1981) ellos son: *Acrocarpus* (1), *Caesalpinia* (12), *Dimorphandra* (10), *Gleditsia* (2), *Peltophorum* (13), *Poëppigia* (1), *Pterogyne* (1), *Sclerolobium* (3) y *Orphanodendron* (1). Dentro de la Tribu Caesalpinieae, *Heteroflorum* es grupo hermano con el género *Conzattia* y el género *Peltophorum* filogenéticamente es cercano a ambos (Sotuyo, *com. pers.*).

Haston *et al.* (2003) delimita el grupo *Peltophorum* a través del empleo de marcadores *trnL* intron y *trnL-F* de cloroplastos, como grupo monofilético integrado por 8 géneros pantropicales ellos son *Schizolobium* Vogel, *Bussea* Harms, *Peltophorum* (Vogel) Bentham, *Delonix* Fafinesque, *Colvillea* Bojes, *Parkinsonia* L., *Conzattia* Rose, y *Lemuropisum* Perrier. Siendo los tres últimos ingresados por Simpson *et al.* (2003) al compararlos genéticamente con géneros del grupo *Caesalpinia*.

A pesar del gran número de especies fósiles de leguminosas descritas, la combinación de caracteres propia de las muestras de Punta Viracho y Colonia Ayuí sugiere incluirlo dentro del género fósil *Peltophoroxylon*. En Ramos *et al.* (2014) se dio el nombre oficial de *Peltophoroxylon uruguayensis*, epíteto específico relacionado al lugar de procedencia del material fósil, Río Uruguay.

Respecto a los ejemplares *Xilotipo* 12 y 13 afines a los géneros actuales *Oxystigma* y *Gossweilerodendron*, investigaciones realizadas por Schrire *et al.* (2005), Bruneau *et al.* (2008), Pan *et al.* (2010) sugieren que la dispersión temprana de integrantes de Detarieae ocurrió vía marítima a lo largo del Mar del Thetis hacia los sectores actualmente distribuidos. La presencia de *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (Afín a *Oxystigma*) en el Pleistoceno tardío y de *Prioria copaiifera* Griseb. (especie actual) en los subtrópicos y trópicos de América, refuerza tales propuestas. Sin duda la estructura del fruto en la familia botánica y los organismos que actúan como dispersores de sus especies (como roedores, aves, etc.) tuvieron gran connotación en la historia evolutiva, en su diversidad y actual distribución (Herendeen *et al.*, 1992; Pasięcznik *et al.*, 2001; Simpson *et al.*, 2005).

Actualmente, los parientes cercanos a *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (afín a *Oxystigma*) se circunscriben a áreas reducidas de África, posiblemente su dispersión tuvo aislamiento y reducción al punto de la extinción para la especie fósil en el sur de América, tal como sugieren numerosas

investigaciones sobre biogeografía de integrantes del grupo Detarieae desde sus inicios hasta el presente (Germeraad *et al.*, 1968; Herendeen & Dilcher, 1990; Wheeler & Baas, 1992; Cevallos-Ferriz & Barajas-Morales, 1994; Mehrotra *et al.*, 2000; Pan *et al.*, 2010). La presencia actual de *Prioria copaifera* respalda la presencia de *Xilotipo* 12 gen. nov. y sp. nov. (afín a *Oxystigma*) en los bosques tropicales deciduos de América del Sur durante el Pleistoceno Superior. Estas mismas interpretaciones se extienden para la especie afín a *Gossweilerodendron*.

La población de *Gossweilerodendron* en África, su hábitat natural, se encuentra en retroceso y disminuida debido a la explotación de su hábitat natural para fines agrícolas (Blaser *et al.*, 2011). Sin dudas las bondades que puede ofrecer un recurso puede desaparecer si la sobreexplotación está fuertemente impuesta. Tanto la sobreexplotación como los eventos extremos del clima son efectos mortales para algunas especies arbóreas. Desde la aparición del género *Homo* el paisaje terrestre tuvo expuesto a estos eventos.

En cuanto a la anatomía de la madera, Brea *et al.* (2013) sugiere que el registro fósil de los géneros que presentan canales intercelulares axiales tuvieron en el pasado una distribución más amplia, relacionada con un clima continuo más cálido hacia mayores latitudes. Esta hipótesis de vínculos estrechos respecto a la flora compartida entre América del Sur tropical y África se basa en el supuesto que la dispersión de la tribu Detarieae ocurrió primero a través del Océano Atlántico desde África hacia la parte norte de América del Sur, y luego se continuó hacia el sur. Este modelo se apoya por la presencia de *Enterrioxylon victoriensis* del Mioceno de la Formación Paraná, y especies actuales compartidas entre ambos continentes como especies del género *Copaiifera*, distribuidas en el norte y centro de Brasil.

Sin embargo, para acentuar mejor los modelos de ruta de dispersión de especies es necesario un amplio estudio paleoxilológico y paleontológico en general, de esta manera se podrá dilucidar la presencia-dispersión de varios géneros de Caesalpinioideae tales como *Oxystigma* y *Gossweilerodendron*.

## Fabaceae – Papilionoideae

	Nº de ejemplares	LF Punta Viracho
<i>Holocalyxylon cozzoi</i>	1	1

La subfamilia Faboideae o Papilionoideae se encuentra ampliamente distribuida en zonas boreales, templadas y tropicales.

*Holocalyx balansae*, la especie afín a CIDPALBO-MEG 150, se distribuye naturalmente desde los 20° 50'S hasta los 28°S en América del Sur. Se encuentra en el sur de Brasil, Paraguay y norte de Argentina. Altitudinalmente se distribuye entre los 160 y 1000 msnm, con precipitaciones de 1200 a 2200 mm y temperaturas que rondan entre los 18 y 22°C. Es una especie esciófita que forma parte del

estrato intermedio de los bosques altos. Prefiere suelos que no tengan problemas de escases de agua (Tortorelli, 1956; Prado, 2000; Mansano & Vianna Filho, 2004).

## Combretaceae

	Nº de Ejemplares	LF PN El Palmar	Punta Viracho	Santa Ana
<i>Terminalioxylon lajaum</i>	1	1		
<i>Terminalioxylon</i> sp. nov.	1		1	
<i>Xilotipo 14</i> gen. nov. sp. nov.	1			1
<i>Xilotipo 15</i> gen. nov. sp. nov.	1		1	

La familia Combretaceae posee una distribución generalmente pantropical. Dentro de las Combretaceae *Terminalia australis* la especie afín al ejemplar *Terminalioxylon lajaum* (CIDPALBO-MEG 10) identificada en esta Tesis, posee una amplia distribución en el noreste de Argentina (Corrientes, Entre Ríos, Misiones y Buenos Aires), Paraguay y Sur de Brasil y oeste de Uruguay (Guaglianone, 1998; Graf & Delfino, 2000). La especie es siempreverde y solo habita en terrenos con una altura no superior 500 msnm (Arturi & Juárez, 1997).

*T. virens* afín a *Terminalioxylon* sp. nov. (CIDPALBO-MEG 154) tiene una distribución estrictamente tropical encontrándose en el Amazonia de Brasil y Venezuela, registros recientes señalan su presencia en Colombia en el municipio de Guainía (Funk *et al.*, 2007; Cárdenas López *et al.*, 2009; Stace & Alwan, 2010). Si bien la distribución actual no coincide con la localización del registro fósil, se suma a la lista de especies tropicales que derivan de la misma, como es el caso de *Buchenavia*, *Conocarpus*, entre otras. La presencia de numerosas especies tropicales en la Fm El Palmar sustenta el hecho que durante la depositación de al menos la parte superior de esta formación geológica el clima era cálido y húmedo.

El género *Conocarpus* se compone de 2 especies nativas de América del Norte y Costas tropicales de América y África. Se distribuye ampliamente en las costas de las Bermudas y las Bahamas, incluyendo a Puerto Rico e Islas Vírgenes, se extiende por las costas atlánticas desde México a Brasil (von Linsingen *et al.*, 2009). En la costa del Pacífico desde Ecuador a Perú, en las costas del oeste de África, en Melanesia y Polinesia (Alden, 1995).

*Conocarpus*, en conjunto con *Limnizera* y *Laguncularia*, son conocidas como mangles en los bosques tropicales de América y África. Sin embargo, Tan *et al.* (2002) señala que *Conocarpus* es un falso manglar y que actúa como invasor en aquellas zonas. Estudios anatómicos del xilema secundario muestran adaptaciones ecológicas comparables entre estos géneros, principalmente en densidad y tamaño de vasos y exponen diferencias en otros aspectos como tipo y cantidad de parénquima axial y tipo de radios, esto último refleja en parte la distinción entre un género y otro dentro del grupo de Combretoideae, en lo que respecta a la anatomía del xilema secundario.

Posiblemente el éxito adaptativo de los integrantes de *Conocarpus* en ambiente de manglares se debe a la filiación que posee con especies típicas de dicho ambiente, como son las correspondientes a *Laguncularia* y *Limnizera*.

El avance en el estudio ecológico y anatómico de *Conocarpus erectus* realizados por Tomlinson (1986) y Portillo & Ezcurra (2002) apoyan la postura de Tan *et al.* (2002). Estos autores, señalan que la especie no es un mangle verdadero, pues, la ausencia de raíces especializadas y la no germinación de sus semillas en la misma planta distancian a esta especie de las típicas especies de mangles *Laguncularia racemosa* y *Pelliciera rhizophorae*. Sin embargo reconocen a *C. erectus* como integrante en los manglares del Caribe en Centro América, en Sudamérica y oeste de África.

Natura (2000) devela que la estructura de los mangles responde a la capacidad de adaptación a lo largo del gradiente topográfico de las especies arbóreas que lo integran. En este sentido León (2001c) encontró que *Conocarpus erectus* proliferan mejor en tierra firme, es decir, más alejado del mar.

*Buchenavia* se extiende en América tropical desde el Caribe, en Venezuela hasta el sur de Brasil; el mayor número de especies se concentran en el norte de América del Sur. El género está representado por arbustos hasta árboles grandes de alrededor de 3 a 50 m de altura, prolifera con gran éxito en los bosques húmedos de tierras bajas y frecuentemente inundadas (Exell & Stace, 1963).

## Anacardiaceae

	Nº de ejemplares	LF Santa Ana	LF Arroyo Chajarí	LF Punta Viracho	LF PN El Palmar	LF Arroyo Yuquerí	Concordia
<i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov.	3	1	1	1			
<i>Astroniumxylon</i> 17 sp. nov.	2			1	1		
<i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. sp. nov.	3	1				1	1
<i>S. herbstii</i>	1					1	
<i>Schinopsisxylon</i> 19 sp. nov.	1					1	

La familia Anacardiaceae tiene una distribución principalmente Pantropical, con algunas pocas especies en regiones templadas.

Las especies de *Schinopsis* poseen una distribución geográfica importante en el norte del país. La gran mayoría de ellas forman asociaciones boscosas y en algunas de ellas es la especie dominante (Ragonese & Covas, 1940; Morello & Adámoli, 1974; Lewis & Pire, 1981; Mereles, 2005).

En Entre Ríos se han constatado sólo individuos aislados (Báez, 1935; Muñoz, 2000); en Santiago del Estero aparece exclusivamente en la zona limítrofe con las provincias de Santa Fe y Chaco, donde forma parte de los llamados “bosques de tres quebrachos” (Torrella *et al.*, 2011); en Chaco ocupa la mayor parte del territorio provincial (Morello & Adámoli, 1974), en Corrientes una porción del noroeste (Carnevali, 1994) y en Formosa se extiende hacia el oeste hasta aproximadamente la zona ubicada entre las localidades de Ibarreta y Estanislao del Campo (Morello & Adámoli, 1968).

El *Schinopsis balansae* se distribuye por El Chaco húmedo u Oriental que es la subregión del Gran Chaco con mayor pluviosidad, lo que genera mayor cantidad de cursos fluviales y humedales, por lo tanto, una flora y fauna distinta a las subregiones chaqueñas más secas del oeste de esa provincia fitogeográfica, en Paraguay ocupa el centro de ese país (Cabrera, 1976; Lewis & Pire, 1981; Carnevali, 1994; Navarro *et al.*, 2011). Numerosos autores sugieren que el óptimo ecológico de la especie se daría sobre suelos arcillosos, alcalinos y con drenaje insuficiente (Meyer, 1937; Hueck, 1955; Morello & Adámoli, 1968; Lewis & Pire, 1981; Carnevali, 1994; Navarro *et al.*, 2011), también puede encontrarse en otros ambientes a lo largo de su amplia distribución geográfica (Eskuche, 1986; Mereles, 2005)

En los sectores boscosos de Santa Fe, la especie suele formar las poblaciones densas y a veces monoespecíficas, sobre las planicies frecuentemente sometidas a largos períodos de anegamiento (Durland, 1924; Biani *et al.*, 2006). Estas comunidades se caracterizan por la presencia de especies acompañantes de claro linaje chaqueño como *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Caesalpinia paraguariensis*, *Ziziphus mistol*, *Prosopis nigra*, entre otras (Ragonese & Covas, 1940; Lewis, 1991; Lewis *et al.*, 1994, 1997, 2004; Hilgert *et al.*, 2003; Marino & Pensiero, 2003). En esta región el quebracho colorado crece tanto en los bordes de las áreas convexas, donde es una de las especies dominantes del estrato alto (Lewis *et al.*, 1997; Barberis *et al.*, 2002), como en las áreas planas frecuentemente anegables, donde es una de las especies más frecuentes (Barberis *et al.*, 1998, 2002, 2005)

En particular, *Astronium graveolens*, especie más afín a *Astroniumxylon 17* sp. nov., es una especie heliófita caducifolia a principios de la estación seca, que posee gran adaptabilidad con un buen crecimiento tanto en bosques secos como húmedos (Jiménez, 1999), actualmente se distribuye en México hasta Brasil, Bolivia y Paraguay (Holdridge & Poveda, 1975). Los caracteres en la anatomía del leño antes mencionado, y descrito por diversos autores en diferentes países de América del Sur, señalan un parentesco cercano a las muestras que integran *Astroniumxylon* en la presente Tesis Doctoral.

En América del sur, existen dos especies andinas distribuidas en las tierras altas y las tierras bajas de los bosques estacionalmente secos de los Andes y las regiones costeras del norte de América del Sur. *L. grisebachii* y *L. huasango*, y una tercera especie (*L. sagotii*) se encuentra distribuida en los bosques primarios húmedos de Venezuela, Surinam y Guyana. Esto sugiere una buena plasticidad del género a diferentes ambientes. Las características compartidas de *Xilotipo 18* gen. nov. y sp. nov. con la actual *L. sagotii* que habita exitosamente en bosques húmedos, sugieren un ambiente con características similares para el Pleistoceno Superior en la cuenca media del río Uruguay, pues los caracteres mesomórficos en su xilema secundario avalan lo propuesto.

Números autores proponen la correlación existente entre las características de vasos de un individuo y el ambientes en el que están expuesto (Carlquist, 1984, 1988, 2001; Wheeler & Baas, 1991; Roth & Giménez de Bolzón, 1997; Moglia & Giménez de Bolzón, 1998; Baas *et al.*, 2004; Brea

& Franco, 2013). Según las interpretaciones de algunos de estos autores el predominio de vasos solitarios, como ocurre en la especie en *Schinopsisixylon herbstii* (este trabajo), sugiere un hábitat con buen aporte hídrico. Sin embargo, *Schinopsis balansae* no posee un predominio destacable de vasos solitarios imponiéndose una buena disposición de vasos en series múltiples y su distribución natural abarca bosques húmedos sin una marcada estacionalidad como la provincia fitogeográfica Paranaense, esta última discrepancia lleva a sugerir que ciertos taxones (como por ejemplo géneros de Anacardiaceae) responden a factores endógenos específicamente genéticos sumados a los factores ambientales, por lo menos con respecto a la eco-anatomía de la madera en general.

Wheeler & Baas (1991) plantean que la presencia de engrosamientos espiralados, porosidad semicircular y anillos de crecimientos en varios grupos taxonómicos, incluyendo las Anacardiaceae, se debe a la exposición a climas estacionales. La ausencia de estas características a excepción de los anillos de crecimiento delimitados por parénquima axial terminal sugiere que las especies fósiles en estudio habitaron en un clima con estacionalidad poco demarcada.

En cuanto a la ecología del grupo taxonómico, trabajos desarrollados por Miller *et al.* (2003) sobre la resistencia a ataques fúngicos de especies tropicales llegaron a concluir que *Astronium urundeuva* es resistente mostrando alta durabilidad. En tanto, las contribuciones realizadas por Luna *et al.* (2012) señalan una elevada vulnerabilidad de la madera de *Schinopsis haenkeana* frente a los efectos de *Phellinus chaquensis* (Basidiomycota – Hymenochaetales). Estos estudios son importantes de destacar a fin de efectuar análisis de adaptación, brindando sustento a posibles hipótesis referidos a su presencia y resistencia de la familia a lo largo del tiempo (Martínez Millán, 2000).

La presencia de especies fósiles afines a especies actuales de *Astronium*, *Loxopterygium* y *Schinopsis* llevan a proponer para la cuenca media del río Uruguay en el Pleistoceno tardío una asociación florística selvática de clima tropical pero con un sector tendiente de transición hacia un área de clima subtropical. De acuerdo a las características ecológicas y fisiológicas de las especies actuales afines a los fósiles hallados, representarían a la zona más húmeda (tropical) las especies afines a *Loxopterygium* y *Astronium* y a la zona subtropical especies afines al género *Schinopsis*.

## Apocynaceae

	Nº de ejemplar	Perfil Concordia
<i>Xilotipo 20 sp. nov.</i>	1	1

Las especies de Apocynaceae están presentes en todos los continentes, excepto en Antártida. La mayoría de las especies ocurren en regiones tropicales, pero algunas alcanzan hasta 61° N o 50° S. Por lo general los hábitats donde se las encuentra varían desde selvas tropicales a regiones semiáridas. Habitan desde el nivel del mar a las cimas de las montañas, principalmente en suelos secos, pero también en rocas o en áreas inundadas, y a veces en las márgenes de ríos.

*Aspidosperma*, afín al ejemplar fósil CIDPALB-MEG 107, es el único género de la tribu Aspidospermeae (Endress *et al.*, 2007), posee alrededor de 100 especies distribuidas principalmente en América del Sur (Morillo, 1995). De acuerdo a Veillon (1994), las especies de *Aspidosperma* habitan en bosques tropicales húmedos y secos, así como también en el pedemonte de la franja tropical. En la Argentina se extienden por las provincias fitogeográficas de las Yungas, Chaqueña y Paranaense (Cabrera, 1976), la plasticidad fenotípica del género permite su presencia en diversos ambientes (Gonçalves, 2006; León, 2011).

Actualmente las especies de *Aspidosperma* son muy abundantes en Brasil, el fósil estudiado resulto tener una relación estrecha con especies de ambientes cálidos y húmedos de la Argentina para el caso de *A. australe* y *A. pichonianum* de Brasil. El presente aporte torna en valor al dar evidencia de la presencia de esta importante identidad en la paleoflora a fines del Cuaternario, demostrando según el pariente actual más cercano, un clima tropical a subtropical para el área de estudio.

## Vochysiaceae

	Nº de ejemplar	LF Punta Viracho
<i>Qualeoxylon</i> 21 sp. nov.	1	1

Vochysiaceae es una familia de origen sudamericano constituida por ocho géneros, seis nativos de los trópicos de Centroamérica, México y Suramérica tropical. Y dos géneros, *Erismadelphus* y *Korupodendron* nativos del oeste de África. Existen algunos trabajos que sustentan que *Erismadelphus* divergió de *Erisma* hace aproximadamente unos 30 Ma y migró hacia África como resultado de la dispersión a larga distancia (Carmo-Oliveira & Lange de Morretes, 2009; Hiroaki Shimizu, 2009; Rissi & Cavassan, 2013).

Los registros más antiguos de la familia se remontan a 36–33 Ma. Sytsma *et al.* (2004) propone que la presencia de especies Vochysiaceae en ambos lados del Océano Atlántico responden a una dispersión a larga distancia en el Oligoceno (aproximadamente 80 millones de años) en un momento en que el Atlántico ya se había desarticulado en la región ecuatorial. Independientemente del origen de las Vochysiaceae, se cree que la familia se diferencia de su grupo emparentado Myrtaceae hacia fines del Eoceno tardío (Sytsma *et al.*, 2004; Hiroaki Shimizu, 2009).

El género *Qualea* comprende 45 especies aproximadamente distribuidas en la región amazónica, siendo raramente encontradas en el Sur de Brasil (Suguio & Mussa, 1978). Posiblemente hacia fines del Pleistoceno aún mantenían una distribución más amplia hasta el sector Noreste de Argentina, las condiciones más húmedas y cálidas durante el Pleistoceno lo permitían (Moya & Brea, 2015).

## Areceaceae

	Nº de ejemplar	LF Arroyo Yuquerí
<i>Palmoxylon yuqueriense</i>	1	1

Las Arecaceae se distribuyen principalmente en regiones tropicales y subtropicales tanto del antiguo y nuevo mundo, sólo unas pocas especies crecen sobre las regiones templadas del norte. Sin embargo las regiones más ricas en palmas son las áreas tropicales de Sudamérica, particularmente la Amazonia y también las Indias Orientales. En África la población de este grupo taxonómico se encuentra disminuida.

Las especies que integran la familia poseen una elevada plasticidad ecológica, ocupando ambientes de selvas tropicales de tierras bajas, de montaña, desiertos hasta mangles. Los registros más antiguos sugieren la presencia del taxón desde Cretácico superior (Kvaček & Herman, 2004; Harley, 2006; Gomez & Martín-Closas, 2008).

Si bien las características del material fósil analizado posee carácter compartidos entre los géneros *Syagrus* y *Butia*, en esta sección se menciona la distribución de las especies actuales afines dentro de estos géneros, en primer lugar se hablara de *Syagrus romanzoffiana*; la especie está asociada a los bosques ribereños y de quebradas de todo el país y es la única palma nativa que presenta regeneración natural, lo que sugiere un mejor estatus de conservación que el resto de las palmáceas nativas. La especie es nativa del sur de Brasil, Paraguay, el Litoral argentino, Bolivia y Uruguay (Jiménez *et al.* 2000; Backes & Irgang, 2004).

En cuanto al género *Butia* los registros de habitat sostienen una distribución tropical y subtropical abarcando los países de Brasil, Paraguay, Argentina y Uruguay. Se han reportado numerosas formaciones de bosques de palma de las especies: *Butia capitata* y *Butia yatay* principalmente en el este de Argentina (Zuloaga *et al.*, 2008).

También se registraron asociaciones florísticas de numerosas especies en sectores aledaños y dentro del área donde se distribuye la Formación El Palmar, entre ellas se cita a *B. yatay*, *B. paraguayensis*, *B. campicola*, *B. capitata*. Particularmente *B. paraguayensis* posee una extensión superior sumando al centro y este de Paraguay y el sector suroeste de Brasil (Henderson *et al.*, 1995; Forzza, 2010).

*Butia capitata* forman extensos palmares en el este del territorio uruguayo, donde ocupa alrededor de 70.000 hectáreas, en tanto los palmares de *Butia yatay* se distribuyen al oeste del territorio uruguayo.

En referencia a *B. yatay*, es una especie nativa y se distribuye en Argentina (Entre Ríos, Corrientes y Misiones), Uruguay y Brasil. Su estudio de vida sugiere que es una palmera sumamente longeva y forma grandes palmares.



## CAPÍTULO V. DISCUSIONES

### Respecto a las implicancias sistemáticas y fitogeográficas:

304

Una de las novedades y discusiones en el trabajo de identificación de especies de la Formación El Palmar es la presencia de análogos modernos como *Oxystigma*, *Gossweilerodendron*, *Conocarpus*, taxones ausentes en Argentina y algunos ausentes en el continente americano. *Terminalia virens* al ser una especie tropical común de Venezuela y Colombia también se la incluye en la lista de presencia discutible en el área de estudio.

Por la distribución actual de *Oxystigma* y *Gossweilerodendron* afines a *Xilotipo* 12 gen. nov. sp. nov. y *Xilotipo* 13 gen. nov. sp. nov. se propone como hipótesis posible un endemismo en el centro-norte de Sudamérica y disyunción en el extremo noroeste de África de estas especies para el Pleistoceno Superior. Posteriormente, disminución y finalmente desaparición de esas poblaciones, por lo menos para el área occidental. Por lo cual el registro de estas especies en tiempos anteriores al Pleistoceno en Sudamérica brindaría sustentos importantes a la propuesta.

Los registros fósiles afines a especies de los géneros *Oxystigma*, *Gossweilerodendron*, *Conocarpus* y *Beilschmiedia* indicar que la dispersión se produjo a través del Océano Atlántico desde África hacia América del Sur, incluyendo el sur de Brasil. Esta hipótesis es compartida con numerosos

autores para otras especies presentes a ambos lados del océano atlántico en la franja tropical (Schrire *et al.*, 2005; Bruneau *et al.*, 2008; Pan *et al.*, 2010; Brea *et al.*, 2013; Moya & Brea, 2015).

El estudio ecológico de algunas especies de *Conocarpus* se asocia con un hábitat de manglares, aunque distribuidos en las áreas más retiradas del mar dentro de estas formaciones vegetales. Si bien en el Pleistoceno Superior no hay registros sobre eventos transgresivos marinos en el valle fluvial del Uruguay, los registros en el paisaje sobre de la transgresión holocena son claros (Iriondo & Krohling, 2008).

Corrêa *et al.* (2013) detectaron un paleocanal, perteneciente al Río de la Plata, que se ubica en la plataforma continental del sur de Brasil desde el Pleistoceno superior, caracterizando además depósitos transgresivos junto al paleocanal del Río de la Plata, dando como resultado la formación de ambientes de lagunas y manglares. Otros estudio geológicos realizados en el delta superior del Paraná señalan un área deltaica que se originó producto de los eventos de transgresión y regresión del Pleistoceno-Holoceno (Malvárez, 1999; Cavallotto *et al.*, 2004, 2005; Codignotto, 2004; Iriondo & Kröhling, 2008; Iriondo *et al.* 2007). Los análisis polínicos realizados por Corrêa *et al.* (2013) infieren ambientes con influencia marina que evolucionaron a mixohalinos, lagunares y posteriormente a cuerpos de agua dulce. Estos resultados son avalados por numerosos estudios (Corrêa, 1986; Urien & Martins, 1989; Martínez & Del Río, 2005; Corrêa *et al.* 2013).

La asociación entre *Gossweilerodendron*, *Oxystigma*, *Terminalia* y *Conocarpus* están presentes en la actualidad en ambientes tropicales del Oeste de África y Nigeria. Estas asociaciones forman eco-regiones bien diferenciadas desde el mar a tierra adentro, donde a orillas de la costa se presenta una franja de manglares (*Conocarpus*), seguido de bosques pantanosos (*Terminalia*) y finalmente bosques húmedos integrados por *G. balsamiferum* y *Oxystigma* (White, 1983; Romeiras *et al.*, 2014). Taxones fósiles afines a los cuatro géneros mencionados arriba se registran en la Formación El Palmar los cuales podrían estar indicando un ambiente palustre. Esta interpretación preliminar deberá ser avalada con futuros estudios de detalle y nuevos registros que certifiquen con exactitud lo propuesto.

Los ejemplares fósiles afines a *Terminalia* que presentan radios multiseriados, un carácter poco evolucionado y poco común dentro de las Combretaceae, se establecen principalmente en regiones tropicales (Funk *et al.*, 2007; Cárdenas López *et al.*, 2009; Stace & Alwan, 2010). Los taxones fósiles descritos para la Formación El Palmar con radios uniseriados, un carácter más representativo del género y más evolucionado, se establecen bastante bien tanto en regiones tropicales como subtropicales (Van Vliet, 1979, León, 2007).

Woodcock & Inga (1994) encontraron que el predominio de los radios homocelulares son comunes en latitudes altas y decrecen hacia el ecuador, pues su correlación con la temperatura es significativa. Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz (2008) señalan que los radios homogéneos y

homocelulares son también frecuentes en la flora tropical con alta evaporación. Estos estudios estarían avalando un ambiente tropical de la Formación El Palmar al considerar las características de los radios del *Terminalioxylon* nov. sp. (CIDPALBO-MEG 154, afín a *Terminalia virens*). Asimismo como se puede apreciar en la figura V.1, más del 50% de los radios que forman la asociación florística fósil poseen radios homocelulares y son homogéneos, y más del 10% de los radios son heterocelulares uni y biseriados, estos últimos con tendencia a tener carácter homogéneos.

A interpretaciones similares llegaron algunos autores que estudiaron la fauna del Cuaternario en América del Sur respecto a la presencia y ausencia (abundancia y distribución) actual de animales en respuestas al cambio climático (De la Fuente, 1999; Schmaltz Hsiou, 2007).

Tanto *Qualea*, *Eugenia*, *Buchenavia*, *Aspidosperma*, *Pseudopiptadenia*, *Enterolobium*, *Pithecellobium*, así como numerosas mimosoideas, forman una asociación común en un ambiente óptimo en los bosques húmedos y cálidos de Venezuela y Colombia (Cárdenas López *et al.*, 2009). La parte superior aflorante de la Formación El Palmar posee un registro arbóreo similar a la asociación vegetal descrita por Cárdenas López *et al.* (2009).

Numerosos autores como Richardson *et al.* (2001), Pennington *et al.* (2005), Panero & Funk (2008) y Marquínez *et al.* (2009) sostienen que la diversidad actual de especies de plantas en el Neotrópico es producto entre otros eventos del levantamiento de la Cordillera de los Andes.

Por otra parte, Villagrán & Hinojosa (1997) y Fiaschi & Pirani (2009) sustentan que numerosos organismos han quedado disyuntos en Sudamérica a raíz de los eventos geológicos y climáticos ocurridos desde el Paleógeno. Un alto número de aquellas especies disyuntas ha sido retenida en estructuras boscosas de las Yungas, la Mata Atlántica y el Bosque Templado Austral. Estos bosques presentan ciertas condiciones ambientales equivalentes en parte por la geomorfología propia de cada una, otorgando condiciones climáticas favorables para el establecimiento, desarrollo y permanencia de especies como *Podocarpus*, *Beilschmiedia* y *Terminalia*.

Otra novedad resulta de la identificación del ejemplar CIDPALBO-MEG 124 nominado provisoriamente *Xilotipo 5* gen. nov. sp. nov. afín a la especie Sudamericana *Bastardiopsis densiflora*. El registro de Malvaceae desde el Mioceno hasta el Pleistoceno es abundante y actualmente con una gran distribución. Sin duda la resistencia y plasticidad hasta su presencia actual renombra a la familia junto a otras como Fabaceae como grupos con una gran historia evolutiva (Christensen, 1986; Mautino *et al.*, 1997; Mautino *et al.*, 2002). Al parecer las especies de esta familia solo sobrevivieron en áreas húmedas y cálidas, con períodos secos muy breves; su intolerancia a ambientes extremos (fríos y xéricos) se refleja claramente en su biogeografía (Garralla & Anzótegui, 2012).

Dentro de la Familia Fabaceae el profundo análisis comparativo de los caracteres diagnósticos de las Mimosoideae llevo a proponer: en el caso de *Piptadenioxylon* y *Menendoxylon* sinonimia o

delimitación adecuada de los caracteres que diferencian a cada género fósil. Las sutiles diferencias, a veces ambiguas a la hora de diferenciar grupos de géneros fósiles mediante los caracteres de sus holotipos llevan a proponer futuros análisis multivariados para todas las especies Mimosoideae presentes en el área de estudio.

La presencia de especies afines a *Microlobius* y *Anadenanthera* resultarían ser dentro de Mimosoideae las más persistentes en cuanto a registro microfósil en la Mesopotamia, su registro en el Mioceno y distribución geográfica actual da indicios de ello. Respecto a la enmienda propuesta por Franco & Brea (2013) a la especie fósil *Anadenantheroxylon villaurquicense*, se sugiere extender el número de seriación de los radios hasta multiseriados de 5 células, ya que hay especies actuales como las descritas por Richter & Dallwitz (2000) y Tortoreli (1956) que encontraron estos caracteres en ejemplares actuales.

Diversos estudios señalan la semejanza morfológica de entidades pertenecientes a la misma familia pero diferentes géneros, o dentro de un género semejanzas entre especies. Morin (2002) al estudiar el hábito y caracteres vegetativos y florales de *Anadenanthera colubrina* observó un fuerte parentesco a *Pseudopiptadenia contorta* y menos semejanzas a *Anadenanthera peregrina* (Benth) Speng. A partir de este trabajo y otros como Evans *et al.* (2006), se propone la inclusión de nuevas estructuras de la planta (ecológicos-anatómicos) como la anatomía de la madera para los estudios sistemáticos y taxonómicos de las plantas.

Especies pertenecientes a los géneros *Pithecellobium*, *Chloroleucon*, *Enterolobium* y la especie única de *Cedrelinga* comparten hábitat en sectores convergentes tropicales y subtropicales y en la franja ecuatorial, principalmente en Brasil (Freitas *et al.*, 1992, Aróstegui & Díaz, 1992; Evans *et al.*, 2006; Idárraga-Piedrahita *et al.*, 2011). Esta asociación florística tiene la particularidad de ser natural en Sudamérica.

Según los resultados obtenidos en la presente Tesis, estas zonas convergentes en el Pleistoceno Superior ocuparon áreas en latitudes más altas. Adicionalmente, las especies de *Chloroleucon* y *Enterolobium* fenológica y filogenéticamente son cercanas en conjunto con otro género (*Samalea* no abordado en esta tesis) (Lewis & Rico Arce, 2005; Zapater *et al.* 2011), esta relación, sin duda, hace que su coexistencia sea posible al resistir ambientes y factores externos similares.

Con respecto a la familia Anacardiaceae, *Astronium balansae*, especie afín a los registros fósiles en estudio, forma una estrecha franja considerada como selvas en galería en el Chaco húmedo, en conjunto con otras especies también afines a las especies fósiles de la Formación El Palmar, como *Enterolobium contortisiliquum*, *Ocotea diospyrifolia* y *Syagrus romanzoffiana* (Ginzbug & Adámoli, 2005); este tipo de estructuras boscosas reafirma una vez más un bosque húmedo y cálido para la Formación El Palmar. Asimismo el conjunto de especies nos permite plantear que el área de estudio en

el Pleistoceno Superior fue un gran reservorio de entidades biológicas, donde las especies fósiles identificadas, como *Xilotipo* 12 gen. nov. sp. nov., *Xilotipo* 13 gen. nov. sp. nov. y otras, actuarían como equivalentes ecológicas de sus análogos modernos. En efecto, el presente estudio propone una diversidad más amplia de componentes arbóreos durante el período temporal en análisis.

En las grandes planicies de Sudamérica, ubicadas a bajas latitudes, alternaron episodios de clima húmedo con los de clima seco a lo largo del Cuaternario. Durante el Pleistoceno, las planicies argentinas estuvieron sujetas a dos largos períodos húmedos seguidos por intervalos secos. Las fluctuaciones globales en el clima se ven también reflejadas en secuencias geológicas de depósitos glaciales e interglaciales (Iriando, 1984; Iriando & Kröhling, 2008). Un período cálido entre dos eventos glaciales, que a su vez fue lo suficientemente cálido y perdurable como para permitir el establecimiento de vegetación templada, se denomina período interglacial, y se caracteriza por un aumento en la productividad biológica. Si el evento no es lo suficientemente cálido o bien presenta una corta duración temporal, los cambios en la vegetación no alcanzan a acceder el desarrollo de características templadas. En ese caso, el ciclo se conoce como período interestadial (Cox & Moore, 2000). El último interglacial (IS5), aproximadamente ubicado entre los 133 ka y 70 ka, fue bastante acentuado y presentó tres picos cálidos; a su vez este período fue prolongado e interrumpido por dos episodios que presentaron temperaturas similares a las glaciales. Los registros de testigos de hielo antárticos indican que el principal subestadial, representado por el IS 5e, podría haber sido interrumpido por períodos fríos que habrían durado entre 2000 y 6000 años (Dansgaard *et al.*, 1993; Kukla, 2000; Kröhling, 2009).

Iriando & Kröhling (2008) refieren que las características geológicas regionales y los cambios climáticos que han ocurrido en la región en los últimos 2 Ma han generado impacto en la cuenca del Río Uruguay, desarrollando un mosaico de formaciones geológicas cuaternarias y paleosuelos. A las mismas conclusiones llegaron Tófalo & Morrás (2009) al estudiar las sedimentitas continentales del oeste y sur de la República Oriental del Uruguay en el Cenozoico.

El registro fósil faunístico en momentos anteriores a la depositación de la Formación El Palmar sugiere que la región mesopotámica estuvo caracterizada por un ambiente templado a frío y seco (Iriando, 1996; Scillato-Yané *et al.*, 1998). La gran diversidad de registros faunístico para el Plioceno-Pleistoceno incrementa el conocimiento e interpretaciones de los aspectos paleoclimáticos y paleoambientales.

Carlini *et al.* (2010), al realizar un análisis de dos grandes asociaciones faunísticas en el período Plioceno-Pleistoceno, sugiere que las condiciones ambientales debieron ser diferentes en relación a la fauna del centro-norte de la Argentina, de Paraguay y del sur de Bolivia, donde reinarían condiciones más frías y áridas o semiáridas con un marcado predominio de ambientes abiertos.

Asimismo, habrían existido breves períodos más húmedos y, posiblemente, un poco más cálidos. Numerosos autores proponen que la fauna de la Mesopotamia, sur de Brasil y oeste de Uruguay, se asociaría a condiciones ambientales más benignas (húmedas y cálidas). Estas condiciones se repetirían y divagarían en torno a ese contexto, en varios episodios dentro del Pleistoceno (Tricart, 1973; Tonni & Fidalgo, 1979, 1982; Tonni *et al.*, 1985; Prado *et al.*, 1987; Tonni & Figini, 1999; Cione & Tonni, 2001; Kröhling, 2009).

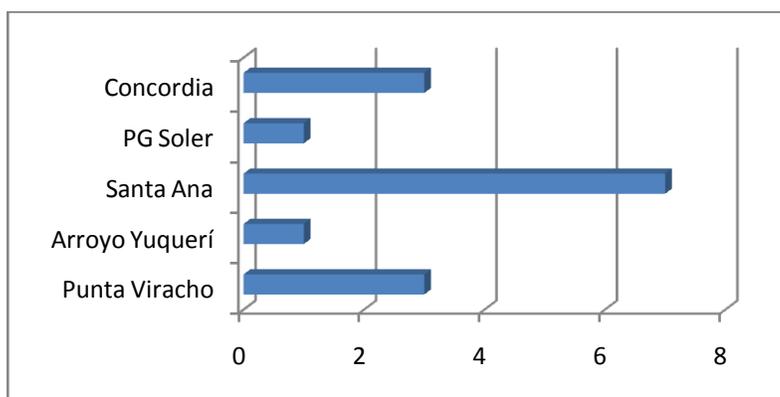
En base a estudios faunísticos, florísticos (excluidos los taxones alóctonos) y sedimentológicos de la Formación el Palmar, las condiciones ambientales debieron ser particulares dentro de un interestadial, altamente húmedo como para formar una selva de aspecto tropical, pero no lo suficiente como para resguardar especies con cierta estacionalidad como las afines a *Schinopsis* o *Aspidosperma*.

Los enterramientos de los ejemplares fósiles analizados e identificados son dominantes en los estratos gravosos que se interpretan como depósitos fluviales de alta energía de la Formación El Palmar (Kröhling, 2009). Con referencia al índice de redondeamiento de los clastos mayores presentes en la Formación El Palmar, Iriondo & Kröhling (2008) deducen que una parte importante de los mismos ya presentaban el carácter esférico desde la roca madre y que el desgaste a lo largo del transporte fluvial pudieron afectar su tamaño no así su forma. En este mismo sentido, las características exomorfológicas, el desgaste superficial y el tamaño de la muestra, permiten inferir el origen de los ejemplares fósiles. En la presente Tesis más del 60% de las ejemplares presentaron desgaste intermedio con dimensiones superiores a 10 cm de diámetro y longitud, estos fueron clasificados como paraautóctono y fueron los únicos usados en los análisis paleoecológicos y climáticos. Los ejemplares que presentaron dimensiones inferiores a las mencionadas se clasificaron como de origen alóctonos, ellos son:

<b>Afines a los géneros (nº de ejemplares)</b>	<b>Procedentes de:</b>
<i>Podocarpus</i> (7)	LF Concordia (2), Santa Ana (5)
<i>Enterolobium</i> (2)	LF Santa Ana; Concordia
<i>Anadenanthera</i> (1)	LF PG Soler
<i>Gossweilerodendron</i> (2)	LF Arroyo Yuquerí, Punta Viracho
<i>Buchenavia</i> (1)	LF Punta Viracho
<i>Terminalia virens</i> (1)	LF Punta Viracho
<i>Astronium</i> sp. (1)	LF Santa Ana

TABLA V.1. Grupos de ejemplares fósiles alóctonos afines a sus géneros actuales, cantidad de ejemplares por taxón y las localidades fosilíferas procedentes.

Los análogos modernos de los fósiles identificados como *Buchenavia*, *Gossweilerodendron*, *Terminalia virens* no se distribuyen cercanamente al área de estudio y son de linajes claramente tropicales; las especies de los géneros afines a *Enterolobium*, *Anadenanthera* y *Astronium* poseen alta plasticidad y son comunes en ambientes tropicales y subtropicales con resistencia a estaciones secas cortas; las especies afines a *Podocarpus* identificadas son consideradas de origen alóctono y procedentes de la sección superior de la cuenca media del río Uruguay.



**Figura V.1.** Número de ejemplares fósiles de origen alóctonos presentes en cada localidad fosilífera.

Las localidades fosilíferas que contienen ejemplares fósiles alóctonos se ubican en el sector norte y centro del área de estudio (Fig. III. 2), por lo que se propone un desplazamiento desde latitudes más bajas probablemente procedentes de la sección superior de la cuenca media del río Uruguay.

Aunque los perfiles expuestos presentados en la Tesis poseen baja potencia –constituida por el más bajo de 1,5 m del perfil Punta Viracho pasando por un intermedio correspondiente al perfil Concordia con 2,2 m y el mayor del perfil Santa Ana con más de 3 m– sus características son similares a las descripciones estratigráfica y sedimentológicas extensamente expuestas en Kröhling & Iriondo (2007, 2008), Iriondo & Kröhling (2008) y Kröhling (2009). En todos los perfiles analizados, las maderas silificadas fueron halladas en estratos de cantos rodados, con matriz arenosa, ello coincide con la posición de los ejemplares fósiles rescatados por Aznarez (1945) en la Formación Salto en Uruguay.

En referencia a la historia y riqueza del río Uruguay, ésta área ribereña está influenciada por una dinámica hidroclimática recurrente que a diferentes escalas de tiempo implican inundaciones anuales y suelos húmedos. De esta forma, sostienen ecosistemas que son más diversos estructuralmente y más productivos en biomasa animal y vegetal que las áreas adyacentes de tierra firme. Además, son zonas extremadamente importantes ya que proveen diversidad de nichos para animales y sirven como ruta de migración y zona de conexión (área ecotonal).

Ferrero (2009) encontró que los mamíferos presentes en la Formación El Palmar también son comunes a los de la Formación Touro Passo (Brasil) y localidades pleistocenas del sur de Brasil, estos hallazgos muestran la íntima relación de la Mesopotamia con el vecino país desde aquellos tiempos. Como se mencionó párrafos arriba, esto concuerda con la información paleofaunística obtenida por diversos autores (Herbst & Álvarez, 1977; Herbst & Santa Cruz, 1999; Scillato-Yané *et al.*, 2002; Gasparini & Zurita, 2005; Carlini *et al.*, 2004).

La presencia de especies fósiles arbóreas con porosidad anular y semi-anular, sugiere que la flora prosperó bajo un clima tropical y seguramente con algún grado de estacionalidad en la disponibilidad de agua y/o con elementos caducifolios, como es el resultado encontrado por Martínez Cabrera *et al.* (2014) en la Formación El Cien (México). Resulta interesante el análisis y conclusiones de estos autores, pues el ambiente de esta formación pareciera que tuvo eventos importantes donde la presencia de agua fue suficiente como para mantener algunos taxones con preferencias más méxicas, características detectadas por la presencia de vasos solitarios grandes y con poca densidad además de la presencia de porosidad anular. Gidde (1992) y Fischer *et al.* (1995) al analizar madera con características de porosidad anular y vasos grandes y pequeños sugieren un hábita poco estable pero con temporadas secas muy cortas, pues estas características de la anatomía de la planta muestran un carácter de estacionalidad y/o caducifoliedad, asimismo explican que esta estructura es desarrollada por algunas especies para superar estrés hídrico en temporadas cortas.

Aportes realizados por Sass & Eckstein (1992) sobre análisis de especies con porosidad difusa –es decir poros distribuidos uniformemente en todo el anillo– sostienen que esta característica está directamente relacionada con la precipitación constante. Villalba *et al.* (2002) sugieren que la temperatura tiene un efecto menor en el crecimiento de la madera, en relación a la precipitación. El registro de la asociación florística de la Formación El Palmar presentó un porcentaje alto de porosidad difusa con muy pocas excepciones. Baas (1973), al estudiar la estructura de madera de especies de *Ilex*, encontró que el diámetro del vaso y la abundancia de parénquima axial disminuyeron significativamente al aumentar la latitud. Asimismo concluye que la presencia de engrosamientos helicoidales es rara en los trópicos, pero tiende a ser común y visible en los subtropicos y las regiones templadas. Las características del xilema secundario de las especies fósiles de la Formación El Palmar no presentaron engrosamientos helicoidal, en tanto que la densidad y el diámetro de sus vasos poseen con carácter común de latitudes bajas, el 100% de los vasos presentan un amplio lumen con valores promedios que van desde los 70 a los 190  $\mu\text{m}$  (Ver Figura V.1).

Segala Alves & Angyalossy-Alfonso (2000) señalan que los xilemas secundarios que presentan porosidad diagonal o tendencia a la misma son un carácter adquirido por taxa expuestos a climas subtropicales, el ejemplar CIDPALBO-MEG 21 mostró una leve tendencia a la porosidad diagonal,

aunque contrasta con los autores, ya que su análogo moderno *Conocarpus* es típico de climas tropicales.

Carlquist (1975), al realizar un extenso análisis del sistema de conducción hídrica en especies botánicas, señaló que el diámetro de los vasos, su frecuencia, engrosamientos en espiral y anillos de crecimiento, están relacionados con la disponibilidad de agua. Sin embargo, en trabajos posteriores, se ha encontrado que la mayoría de los caracteres de la madera guardan una relación más estrecha con la temperatura de su hábitat, más que con la disponibilidad de agua (Baas & Schweingruber, 1987; Woodcock & Ignas, 1994; Weimann *et al.*, 1998; Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz, 2008). En el presente trabajo a partir de análisis cuantitativos y cualitativos se infirió la disponibilidad de agua y temperatura en las cuales estuvo expuesta la asociación florística hallada en la Formación El Palmar.

El comportamiento ecológico se puede entender como el conjunto de estrategia de reproducción y crecimiento que una especie presenta y que la hace capaz de permanecer en un sitio determinado. Carlquist (1975) señala la existencia de variación fenotípica de la estructura de madera a diferentes niveles: esto es, entre poblaciones dentro de la misma especie y entre especies del mismo género, asimismo remarca que son adaptaciones ecológicas vinculadas a la evolución. Metcalfe (1983) reconoce que las diferencias estructurales en la madera pueden ser causadas por variaciones genéticas resultantes de la selección natural (Denari & Marchiori, 2005). Sin embargo, Baas *et al.* (1983) hacen hincapié en que las características anatómicas también presentan gran plasticidad fenotípica, lo que contribuye a las observaciones de las tendencias ecológicas. Novaes *et al.* (2010) encontró variaciones fenotípicas en el xilema secundario de un grupo de especies que indican adaptaciones a los cambios micro-ambientales durante el desarrollo de las plantas. En síntesis, diversos autores remarcan el efecto de los factores ambientales en las estructuras celulares de entidades botánicas -promueven variaciones interespecíficas- principalmente en la frecuencia, diámetro de vasos, espesor de la pared en fibras, altura y ancho de radios, para el caso del xilema secundario (Carlquist & Hoekman, 1985; Barajas-Morales, 1985; Wilkins & Papassotiropoulos, 1989; Arnold & Mauseth, 1999; Noshiro & Baas, 2000).

Con respecto al diámetro de los vasos, Fahn *et al.* (1985) y Wheeler & Baas (1991) encontraron que el predominio de vasos con tamaño menor (de 50  $\mu\text{m}$ ) se incrementa desde el ecuador al norte y decrece en sentido contrario y por lo tanto la variación es explicada por la temperatura. Sin embargo, la precipitación puede ser un factor que también determine el tamaño de los vasos. Por ejemplo, en la vegetación de regiones tropicales con estaciones secas marcadas la incidencia de vasos pequeños es alta. Noshiro & Baas (1998) encuentran tendencias similares a las mencionadas en el género *Cornus*.

En conclusión, resulta juicioso afirmar que, la densidad de los vasos es un carácter que se relaciona con la temperatura y la precipitación, entonces los taxa con alta concentración de vasos pequeños tienden a ser más abundantes en latitudes altas, mientras que en las zonas tropicales se

encuentran, en general, maderas con escasos vasos por mm<sup>2</sup> pero con amplio lumen, esto coincide también con las conclusiones expresadas por Wheeler & Baas (1991).

Los resultados obtenidos respecto a los Índices de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfía (M) concuerdan con los comentarios emitidos por los autores antes mencionados, asumiendo que la Formación El Palmar fue depositada en un clima tropical con leves tendencias a un clima subtropical. El 100% del material fósil posee una estructura estrictamente mesomórfica con poca tolerancia a procesos de obstrucción de vasos y las características del sistema de conducción señalan una buena disponibilidad de agua (véase Tabla IV.45).

### **Respecto a los anillos de crecimiento:**

La dendrocronología utiliza parámetros mensurables de la estructura de los anillos de crecimiento de los árboles, fechando el año exacto de su formación, con la finalidad de deducir condiciones medioambientales del pasado, tales como el clima, plagas, incendios forestales, actividad volcánica, contaminación, entre los más importantes (Kaennel & Schweingruber, 1995). En cuanto a las reconstrucciones climáticas de los últimos milenios han sido un valioso *input* para los modelos de interpretación de los cambios climáticos globales (Chaloner & Creber, 1973; Lara & Villalba, 1993; Roig *et al.*, 2001; Le Quesne *et al.*, 2006; Brea *et al.*, 2014).

El árbol es un sensor e integrador de estímulos ambientales que afectan sus funciones fisiológicas e incorpora esa información en la estructura de sus anillos. Por ello, series de crecimiento anual radial constituyen verdaderos bancos de datos naturales que contienen información ecológica e histórica de largo plazo (Kitzberger *et al.*, 2000). La presencia o ausencia de anillos de crecimiento anuales indicarían climas estacionales o no estacionales respectivamente (Creber & Chaloner, 1984a; Francis *et al.*, 1994; Brea *et al.*, 2005; Marconetto, 2009). En los resultados de la Tesis los anillos de crecimientos demarcados por fibras fueron observados en taxones fósiles afines a especies actuales habituadas a climas tropicales estacionales, como es el caso de algunas especies de *Schinopsis* Engl. y representantes de la subfamilia Mimosoideae. Sin embargo, estos grupos de taxones poseen una elevada tolerancia climática y se establecen bastante bien en áreas tropicales con permanente humedad.

Segala Alves & Angyalossy-Alfonso (2000) han encontrado que en especies de bosques en galería en Brasil –con una estación seca de 4 meses– los anillos de crecimiento están demarcados por parénquima terminal, el cual se forma al final de la estación de crecimiento. También se detectaron árboles que crecen en bosques tropicales secos con estaciones xéricas muy marcadas por hasta 5 meses sin presentar anillos de crecimientos (Lindof, 1994). Wheeler & Manchester (2002) sugieren que esto

último es habitual en árboles actuales que crecen en latitudes medias. Varias investigaciones han demostrado que ejemplares de una misma especie, creciendo bajo diferentes condiciones ambientales, presentan variaciones en su anatomía (Castro, 1994; Moglia & Gimenez, 1998; Villagra & Roig, 1998; Laskowski, 2000; Barros *et al.*, 2006).

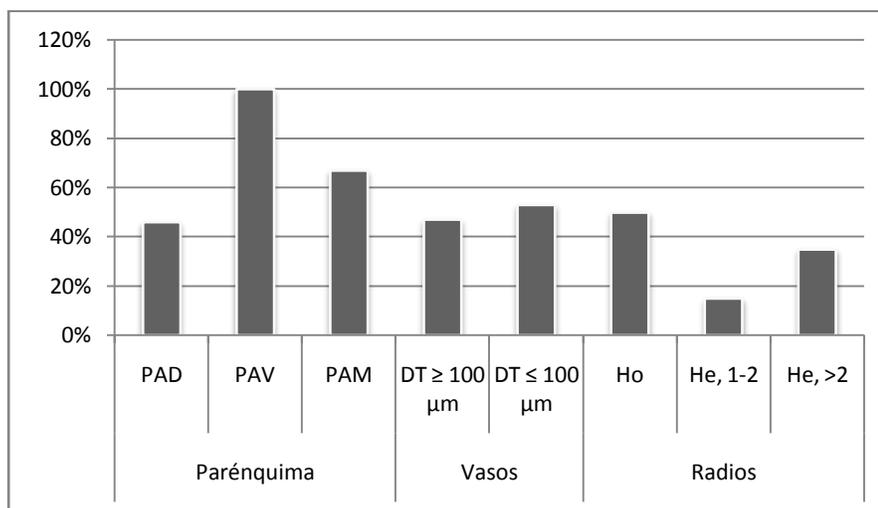
Los leños fósiles de la Formación Ituzaingó estudiados por Franco (2011) mostraron anillos de crecimiento, demarcados por parénquima terminal. Este carácter, junto con otros caracteres eco-anatómicos permitieron inferir un clima subtropical estacionalmente seco para eventos del Plio-Pleistoceno de la Cuenca del río Paraná.

Brea *et al.* (2010) sugieren que la presencia de *Mimosoxylon caccavariae* con anillo de crecimiento indefinidos a posiblemente demarcados por fibras, *Prosopisoxylon castroae* demarcados por parénquima axial y *Schinopsisoxylon heckii* demarcados por fibras presentes en la Formación El Palmar evidenciarían condiciones ambientales semiáridas a xéricas; y húmedas por la presencia de *Laurinoxylon mucilaginosum*, *L. artabeae*, *Amburanoxylon tortorellii*, *Holocalyxylon cozzoi* para fines del Cenozoico.

Los nuevos registros fósiles para la Formación El Palmar presentan un 73% del total de las especies identificadas, con anillos de crecimiento demarcados por parénquima axial terminal y marginal y el 15% no presentan esta estructura, ello podría estar indicando un ambiente sin estacionalidad, considerando al parénquima axial terminal o marginal como un carácter común regulado no precisamente por el clima sino por otros factores: ecológicos o de prescripciones genéticas de los taxones (Metcalf, 1983; Denari & Marchiori, 2005). Sustentan además estas interpretaciones estudios realizados por Acosta (2004) y Aguilar-Rodríguez & Barajas-Morales (2005), quienes sugieren que el desarrollo de estos anillos de crecimiento puede estar relacionados con la posición geográfica de la asociación florística. Schweingruber (1988) y León (2005) también refieren que la variabilidad de las características de los anillos de crecimiento es el producto combinado de la influencia del clima, las condiciones del sitio y el genotipo. Los análogos modernos de las especies identificadas en la presente Tesis corresponden a especies establecidas en ambientes tropicales, los autores antes mencionados sustentan que las especies tienden a formar los anillos de crecimiento conforme la latitud aumenta.

Existen numerosas investigaciones que relacionan el tipo de parénquima axial respecto a la posición geográfica, factores climáticos y ecológicos a los que están expuestos los individuos que los contienen. Woodcock & Igna, (1994) y Estrada-Ruiz *et al.* (2007, 2008, 2010) señalan que la frecuencia del parénquima axial vasicéntrico, aliforme y confluyente se correlaciona directamente con la temperatura, por lo tanto son típicos de zonas tropicales, mientras que el parénquima axial marginal, se correlaciona de manera inversa con la precipitación, en áreas con pocas lluvias es común la

presencia de parénquima axial marginal en la anatomía de madera. Segala-Alves (1997) encontró que en los climas cálidos, el patrón apotraqueal del parénquima axial predomina en las latitudes más altas, mientras que los xilemas secundarios con parénquima axial paratraqueal y abundante son comunes en latitudes más bajas. Estas tendencias en la variación del parénquima son paralelas a las encontradas en distintas localidades americanas por otros autores (Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz, 2008; Estrada-Ruiz *et al.*, 2013). En la figura V.1 del total de muestras analizadas se representa el porcentaje de taxones que poseen parénquima axial de los tipos **vasicéntrico**, **marginal** y **difuso**. Véase que el 100% de los taxones presentaron parénquima axial vasicéntrico. Las tres cuartas partes presentan parénquima axial marginal que son las estructuras que demarcan los anillos de crecimiento, en conjunto estas tipos de parénquima axial con el tipo vasicéntrico denotan estructuras típicas de climas tropicales, coincidiendo con las afirmaciones de Martínez-Cabrera & Cevallos-Ferriz (2008) y Estrada-Ruiz *et al.* (2013).



**FIGURA V.2** Porcentajes de ejemplares con parénquima axial difuso (PAD), vasicéntrico (PAV), marginal; porcentajes de vasos con diámetro promedio inferior a 100 μm pero nunca inferiores a 70 μm, y mayor que 100 μm; finalmente porcentaje de radios homocelulares (Ho) y heterocelulares (He) uniseriados o con más de 2 células de ancho.

Es importante aclarar que las interpretaciones de la presencia de anillos de crecimientos en los ejemplares analizados se basan principalmente en la naturaleza o la estructura que los definen, es decir una banda de parénquima axial marginal o terminal. En efecto, las conclusiones respecto a los resultados obtenidos no son determinantes, pues no se debe omitir la cantidad de grupos taxonómicos con predominio de estrategias funcionales particulares y/o caracteres anatómicos filogenéticamente conservados (Baas & Carlquist, 1985; Martínez-Cabrera, 2009), así como la dinámica del fotoperíodo.

En este caso es importante tomar en consideración las afirmaciones realizadas por Zobel & Van Buijtenen (1989) y Carlquist (1975) respecto al comportamiento estructural de la madera ya que puede variar entre especies, dentro de cada especie, y entre árboles como resultado de la influencia de factores intrínsecos (genéticos) y extrínsecos (ambientales), sugiriendo que la naturaleza e intensidad de la influencia de estos factores sobre los elementos anatómicos puede diferir según la especie o el género, por lo que no solo los factores climáticos y ambientales estarían moderando la estructura anatómica del xilema secundario. En base a ello se cree importante acudir a estudios específicos de la fisonomía y el efecto filogenético en especies arbóreas y arbustivas. El complemento de aquella información nos dará un panorama más comprensivo sobre la correlación evolutiva e influencias de los caracteres de la madera, con variables como la temperatura o la precipitación, a fin de llegar a interpretaciones retrodictivas y predictivas más exactas.

Las coníferas ocuparon un lugar predominante en el desarrollo de la dendrocronología debido a la simplicidad de su estructura leñosa, lo que facilita en gran medida la visibilidad de sus anillos de crecimiento (Fritts, 1976; Schweingruber, 1988). El registro fósil desde el Cretácico inferior de *Podocarpoxylon* siempre coincidió en que su presencia estuvo moldeada por la disponibilidad de agua y la temperatura. Es así que en zonas templada-cálidas, es decir clima subtropical húmedo con inviernos también húmedos formaron extensas y densas poblaciones (Falaschi, 2009). El registro del género en la Formación El Palmar coincide de la misma manera con estas interpretaciones, siendo sus análogos modernos formadores de bosques continuos de *Podocarpus* en áreas templadas (Sur de Chile y Argentina), cálidas y húmedas como es actualmente la alta cuenca del Río Uruguay, así como también en las Yungas (en el NOA), extendiéndose ampliamente hacia las bajas latitudes.

### **Respecto de las implicancias eco-anatómicas de la madera:**

En el análisis de Intervalo de Coexistencia se observó que el 83% (19) de las especies afines a los ejemplares fósiles de origen parautóctonos de la Formación El Palmar tienen hábito perenne o siempreverdes, mientras que el 17% poseen hábito caducifolio. Si bien las especies fósiles de *Podocarpoxylon* sp. nov. 1 y *Podocarpoxylon* 2 sp. nov. espécimen de origen alóctono, representan también un carácter siempreverde. La dominancia de este tipo de hábito refleja claramente características tropicales de la asociación florística coincidiendo con los análisis realizados por Chabot & Hicks (1982).

El “análisis anatómico multivariado o Fisionómico” utilizado para determinar condiciones climáticas de un área determinada (Wiemann *et al.* 1998) relaciona caracteres anatómicos de los leños con el clima. Al analizar los valores obtenidos en las diferentes ecuaciones de MAT se observa un

ajuste bastante certero considerando la relación cuantificable de los caracteres del xilema. Se ajusta notablemente con los rangos de las temperaturas obtenidas en el análisis de Intervalos de Coexistencia y el pariente actual más cercano.

Las interpretaciones obtenidas a partir de la ecuación de rango de temperatura media anual (MART) sugieren que la Formación El Palmar en la cuenca media del río Uruguay estuvo expuesta, en uno de los períodos climáticos dominantes, a un ambiente donde la temperatura tuvo pocas variaciones durante el año. Esto se contrapone con los resultados obtenidos de DRY (meses de duración de la estación seca) arrojando valores de 6 meses. Este valor no coincide con las características mesomórficas de las especies identificadas para la unidad. Las características litológicas de los sedimentos contrastan también con los parámetros de precipitación y duración de la estación seca, ya que el análisis de facies sedimentarias de la Formación El Palmar indica un ambiente dominante de llanura de inundación con temperaturas inferidas superiores a 10 °C, temperatura óptima para la deshidratación de la ferrihidrita (Iriondo, 1980; Martín García *et al.*, 1996; Iriondo & Kröhling, 2008). Del mismo modo, los valores obtenidos de la precipitación media anual (MAP) subestiman el carácter mesomórfico de la asociación florística identificada.

Los valores de precipitaciones anuales obtenidos en el análisis de intervalos de coexistencia para las localidades fosilíferas coinciden una con otra y a su vez los valores obtenidos de precipitación y temperatura se enmarcan dentro de las características de Cfa - *Subtropical sin estación* seca (verano cálido) y de *bosques húmedos* de la Clasificación Climática propuesto por Köeppen (1900) y a los valores de este parámetro expuestos en Iriondo & Kröhling (2008) para ésta unidad.

### *Expresiones comunes en el desarrollo del eje con crecimiento secundario*

En la naturaleza es común que el crecimiento de las especies sea afectada por crecimiento en grosor, o por ramificación de los individuos (Cronk, 2001, 2002; Speck *et al.*, 2003; Olson & Rosell, 2006; Coturel & Bodnar, 2009). La especie *Xilotipo 11* gen. nov. sp. nov. (CIDPALBO-MEG 147) tiene la particularidad de una estructura de transición entre el eje principal y una ramificación en el tallo. Sin duda las manifestaciones de cambios en el crecimiento como procesos ontogenéticos tuvieron intervención en la evolución biológica, este proceso como otros implican que las especies adquieran fenologías variadas y estratégicas para su supervivencia. Estos estudios con especies actuales sobre nuevas manifestaciones estructurales en respuestas a factores exógenos sobre las plantas son de gran utilidad para interpretar eventos pasados.

Rothwell & Lev-Yadun (2005) aseguran que la presencia de una rama o nudo causa una disrupción del flujo de auxinas, y genera un patrón en espiral característico. En este patrón el conjunto

de traqueidas (en el caso que la especie lo tuviera), elementos de vaso y radios leñosos se curva formando un remolino. Es así que las auxinas son clave para el desarrollo del cambium y sus tejidos derivados. Los trabajos de Sachs & Cohen (1982), Sachs (1984), Hejnowicz & Kurczynska (1987), Lev-Yadun & Aloni (1990), Kurczynska & Hejnowicz (1991) y Larson (1994) sugieren que el patrón en espiral se desarrolla en las zonas de bifurcación de dos o más ramas, en zonas de ramificación y en regiones donde se perturbe el desarrollo normal del cambium (es decir en una heridas). Se sabe que la diferenciación vascular estaría regulada por el flujo polar de las auxinas, que transcurre desde las hojas o desde una fuente localizada hacia las raíces. En el desarrollo del patrón en espiral, el bloqueo del transporte polar de las auxinas causaría divergencia y hasta una total inversión de la polaridad de las señales, alterando la diferenciación de los vasos y otras estructuras (Larson, 1994). La especie fósil afín a *Cedrelinga* posee patrones coincidentes a los descritos por el autor, observándose claramente la inversión de la estructura de radios y fibras en la sección afecta (Fig. IV.48. 1, 3). Una vez más la materia prima (leños permineralizados) para el estudio de escenarios pasados muestra su potencial.

### **Respecto a la asociación florística:**

Actualmente la región fitogeográfica Neotropical propuesta por Cabrera (1976) es la más abundante en especies (Thomas, 1999). Pennington *et al.* (2000), en un intento por comprender, luego explicar la diversidad actual y los efectos de los cambios climáticos del Pleistoceno e inferir el comportamiento y reacción de las especies ante cambios climáticos futuros, hace una descripción sobre la ubicación, ecología y composición florística de los Bosques Neotropicales Estacionales Secos (BSEN). Esta unidad geobotánica del centro y norte de Sudamérica se la plantea con la categoría de Dominio (Prado, 2000), y corresponde a una de las grandes secciones en que se divide la región fitogeográfica Neotropical de Cabrera (1976). Incluyen a esta unidad la flora de linaje amazónico tropical y subtropical deciduo y semideciduo en razón de tolerar una definida estación seca, la que se despliegan por una amplia extensión del subcontinente (Oakley & Prado, 2011). Estos bosques tienen una menor estatura y menor área basal que los bosques tropicales (Murphy & Lugo, 1986) y las especies espinosas suelen ser prominentes. La productividad primaria es inferior que en las selvas tropicales, ya que sólo el crecimiento se lleva a cabo en la estación húmeda. La vegetación que la constituye es principalmente de hoja caduca y la luz solar penetra en el suelo, lo cual reduce la descomposición de la materia (Pennington *et al.* 2004).

La asociación florística identificada en la Formación El Palmar no coincide con las características descritas por los autores para los BSEN, las especies identificadas en esta unidad geológica se caracterizan por poseer especies actuales de ambiente húmedos donde la estacionalidad no es

perceptible, fisonómicamente predominan las especies perennes, típicas de bosques húmedos. Pennington *et al.* (2000) hace referencia a *Anadenanthera colubrina* como especie paradigmática de los BSEN, si bien se identificó una especie fósil afín a *A. colubrina*, sus características reflejan un estructura mesomórfica y forma una particular asociación arbórea diferente a las características señaladas para los BSEN.

La selva misionera, que a su vez integra la ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná, se demarca dentro de la provincia fitogeográfica Paranaense en Argentina, posee una asociación de especies que abarca un buen número de especies fósiles identificadas en la presente Tesis. Las especies compartidas son *Aspidosperma polyneuron*, *A. australe*, *Enterolobium contortisiliquum*, *Peltophorum dubium*, *Anadenanthera colubrina*, *Parapiptadenia rigida*, *Bastardiopsis densiflora*, *Astronium balansae*, *Holocalyx balansae*, *Ocotea puberula*, *Podocarpus lambertii*, *Eugenia pungens* junto a otras especies. Se suma, a esta asociación especies fósiles afines a especies tropicales como *Pseudopiptadenia*, *Terminalia virens*, *Buchenavia* sp., *Oxystigma* y *Gossweilerodendron*, en parte presentes en bajas latitudes de Brasil y Venezuela, así como en la franja tropical del continente africano. Vale aclarar que solo las especies fósiles afines a *Terminalia virens* y *Buchenavia* sp. son catalogadas como alóctonas y sus análogos modernos está ausente actualmente en la cuenca media del río Uruguay (véase Tabla V, Fig. V.1).

La selva Misionera está compuesta por un clima subtropical húmedo y tropical húmedo, el sector se encuentra afectado por lluvias recurrentes la mayor parte del año con un promedio de 1550 mm/año en los sectores menos favorecidos y superan los 2000 mm/año hacia el noreste de la provincia fitogeográfica. Estos valores se encuentran dentro del rango de los valores obtenidos en el análisis de intervalos de coexistencia de las localidades fosilíferas de Santa Ana y Arroyo Yuquerí. Desde el punto de vista fitogeográfico y climático, la selva Misionera es la asociación comparable con la asociación florística arbórea que se desarrolló en el área de estudio en períodos húmedos del Pleistoceno tardío. De acuerdo a estas interpretaciones paleofitogeográficas se realizó una reconstrucción de la paleoflora para un período dentro del Pleistoceno tardío, en el sector sur de la cuenca media del río Uruguay (véase Fig. V. 3).



**FIGURA V.3.** Reconstrucción esquemática de la paleoflora de la Formación El Palmar en la sección inferior de la cuenca media del Río Uruguay. Referencias 1. *Butia*, 2. *Holocalyx*, 3. *Syagrus*, 4. *Bastardiopsis*, 5. *Aspidosperma*, 6. *Peltophorum*, 7. *Anadenanthera*, 8. *Parapiptadenia*, 9. *Loxopterygium*, 10. *Podocarpus*, 11. *Astronium*, 12. *Schinopsis* y 13. *Eugenia* sp.

Los registros fósiles hallados en la presente Tesis Doctoral representan el mayor de los aportes al estudio de macrorestos vegetales para el último interglacial (considerando las dataciones de la unidad y referidas en la literatura) del Pleistoceno Superior en Argentina y Sudamérica. Existen pocos registros comparables con este estudio, uno de ellos son los depósitos antiguos de los ríos Pinheiros y Tietê “*Porto de areia de Itaquaquecetuba*” que representan un importante registro de especies fósiles identificadas a partir de leños. Según sus autores se trata de especies presentes en el Pleistoceno Superior en el centro y sureste de Brasil (Mussa, 1958; Suguio & Mussa 1978; Suguio, 1971). Debido al carácter de erosión y retrabajo del sedimento de estos depósitos fosilíferos surgieron dudas con respecto a su edad proponiéndose una edad más antigua para estos sedimentos (Eoceno tardío-Mioceno temprano), actualmente se encuentran en discusión (Dos Santos *et al.*, 2010; Suguio, 2010; Lima *et al.* 2012).

Los aportes realizados por Mussa (1958), Suguio (1971) y Suguio & Mussa (1978) indican la presencia de especies arbóreas que correlacionan con linajes actuales presentes en el área mencionada en Brasil, por lo que describen un ambiente cálido y húmedo, similar al actual para aquella zona. Entre las especies identificadas se menciona a *Terminalioxylon erichsenii* Mussa 1958, Brasil, Fm Barreiras; *Sapindoxylon lomagoi* Mussa 1959 Neog. Q Território do Acre. Alto Juruá Brasil; *Lecythioxylon milanezii* Mussa 1959; *Myrocarpus* sp. Suguio 1971 – Rio Pinheiros; *Piptadenia* sp. Suguio 1971 – Rio Pinheiros; *Centrolobium* sp. Suguio 1971 - Rio Pinheiros; *Astronioxylon mainieri* Suguio y Mussa 1978; *Myrocarpoxylon sanpaulense* Suguio y Mussa 1978; *Piptadenioxylon chimeloi* Suguio y Mussa 1978; *Matayboxylon tietense* Suguio y Mussa 1978; *Qualeoxylon itaquaquecetubense* Suguio y Mussa 1978.

La presencia de estas especies e interpretaciones climáticas para un período húmedo del Pleistoceno superior estarían apoyando la hipótesis de un área tropical con una amplia extensión proyectándose posiblemente hasta la cuenca media inferior del Río Uruguay.

Dataciones futuras podrán ajustar la edad de la Formación El Palmar y las interpretaciones paleoclimáticas asociadas, sin embargo la asociación florística identificada en la presente Tesis sumada a los estudios previos (*véase* Lutz, 1979; Brea 1998; Brea 1999; Brea & Zucol, 2001; Zucol *et al.* 2005; Brea *et al.* 2010) resultarían ser hasta el momento los únicos registros de especies arbóreas identificadas a partir del estudio paleoxilológico para fines del Cuaternario. Así la flora fósil de la Formación El Palmar al compartir un elenco importante de elementos tropicales del norte del área de estudio nos indica una estrecha vinculación con la flora brasilera actual. Es así que los materiales estudiados en el presente trabajo brinda nuevos registros de interpretaciones paleoclimáticas y biogeográficas de una sección temporal húmeda y cálida (con leves tendencias a subtropical) del Pleistoceno tardío en la cuenca media del río Uruguay. Los datos indican que durante el Pleistoceno

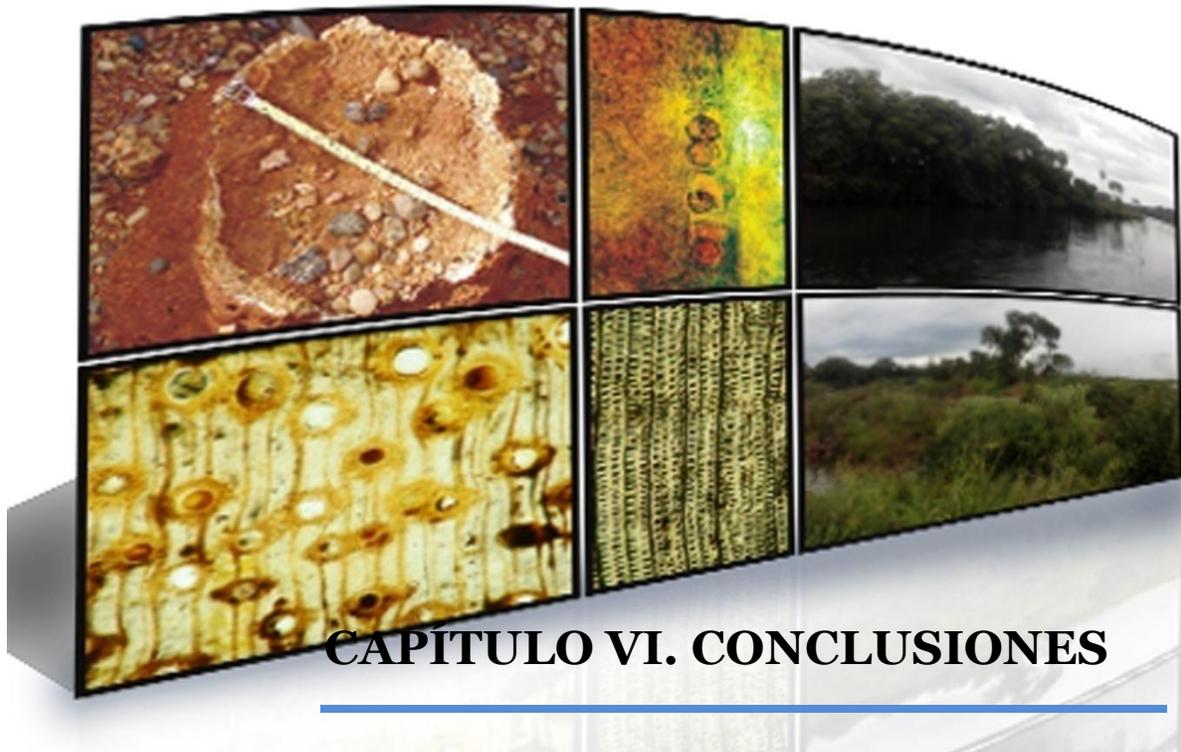
tardío la selva pluvial y el clima tropical tuvieron una extensión latitudinal de 5° hacia el sur de su posición actual.

De acuerdo a todo lo expuesto se puede concluir que los resultados obtenidos a partir del estudio del xilema secundario de los leños permineralizados concuerdan con las inferencias propuestas por Iriondo (1980), Iriondo & Krohling (2008) y Kröhling (2009). Un clima tropical más húmedo y cálido que el presente predominaba en el sector noreste de Argentina durante parte del Pleistoceno tardío, posiblemente con manchones de vegetación mixta, estas últimas con una mayor tolerancia ambiental, por poseer caracteres que responden a alguna estacionalidad climática. Los caracteres anatómicos y fisiológicos de todos los organismos, en este caso de las especies arbóreas, deben ser óptimos y eficientes para sobrevivir en su entorno y son reflejados en sus caracteres eco-anatómicos.

### **Respecto a la edad de la Formación El Palmar:**

La datación OSL obtenida a partir del proyecto de investigación donde se inserta esta Tesis (PICT 2008 N°0176), para la parte superior aflorante de la Fm El Palmar en el área tipo ( $184.491 \pm 13.946$  Ka AP), extiende el rango de edades absolutas de la unidad en la región, obtenidas previamente por Iriondo & Kröhling (2008). Estas correspondían a la parte alta aflorante de la unidad y resultantes del método de termoluminiscencia (TL, en  $80.670 \pm 13.420$  años AP en Federación y en  $88.370 \pm 35.680$ , en Salto (Uruguay) y que indican edades comprendidas en el EIO 5a, correspondiendo a un interstadial cálido (Kröhling, 2009). La nueva datación que se incluye aquí podría corresponder al EIO 7 (interglacial ocurrido entre ca. 180 y 245 ka. AP), que representa otro evento cálido a nivel global del Cuaternario Superior.

La discrepancia en la nueva edad de la unidad puede ser interpretada como correspondiente a la edad de estratos infrayacentes a los niveles datados previamente (es decir, que la parte superior del perfil datado previamente no esté presente en el nuevo perfil datado, por erosión o no acumulación), de la aplicación de métodos de datación diferentes y/o a la influencia del grado de epigénesis que presenta la unidad y a las diferencias observadas en lo que refiere a la movilización de la sílice y el hierro a lo largo de un mismo perfil. Futuras dataciones, en conjunción con detallados estudios estratigráficos y sedimentológicos, aportarán mayor información cronológica sobre la unidad, de utilidad en futuras reconstrucciones paleoclimáticas.



## CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES

Las conclusiones del estudio de las maderas permineralizadas del sector aflorante de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) son numerosas e incluyen implicancias: sistemáticas, nomenclaturales, paleoecológicas, paleofitogeográficas y paleoclimáticas; las que a continuación se detallan.

Según los resultados obtenidos a partir de un vasto análisis de las maderas identificadas se llega a la conclusión de no rechazar la hipótesis propuesta, *la paleoflora asociada a la faja fluvial del Río Uruguay en el Pleistoceno Tardío en su cuenca media tuvo una mayor diversidad y una distribución diferente a la actual*. El registro mostró linaje tropical y especies presentes actualmente en el área de estudio. Es así que la asociación florística similar a la selva mixta misionera tuvo una distribución más hacia el sur (ca. 32°S) de la cuenca media del río Uruguay.

Se enlista a continuación el cumplimiento de los objetivos propuestos

- ✓ En la presente Tesis se incluyeron 8 localidades fosilíferas para el análisis de la anatomía de la madera fósil.
- ✓ Para representar la estratigrafía de la Fm El Palmar se eligieron los mejores perfiles sedimentológicos aflorantes, con presencia de niveles fosilíferos (figuras del Capítulo IV.1)

- ✓ Las localidades fosilíferas Península Gregorio Soler, Arroyo Chajarí y al Perfil Concordia revisten importancia en esta Tesis por ser la primera vez que se registran especies arbóreas permineralizadas.
- ✓ La localidad con mayor número de material fósil es la Localidad Fosilífera Arroyo Yuquerí (22), seguida por la Localidad Fosilífera Santa Ana (12) y Concordia con (9) la gran mayoría de los ejemplares tiene buen estado de preservación lo que permitió realizar identificaciones taxonómicas de detalle.
- ✓ El estado general de los ejemplares fósiles desde el punto de vista exomorfológico permitió inferir su origen tafonómico. Ello fue de gran utilidad para el análisis paleoecológico y climático de poblaciones florísticas de áreas concretas y de origen parautóctono.
- ✓ En la tafoflora contenida en la Formación El Palmar se identificaron ejemplares de origen alóctono (16) y parautóctono (40). Se destacan los caracteres exomorfológicos de los ejemplares fósiles que dieron la posibilidad de un análisis tafonómico, aunque sencillo, resulta importante teniendo en cuenta que se trata de depósitos fluviales y por lo tanto constituidos por gran carga de material transportado por arrastre por la corriente fluvial.
- ✓ El 90% de las especies identificadas en el presente trabajo son por primera vez citadas para la Formación El Palmar; se proponen 13 géneros fósiles nuevos y 22 especies fósiles nuevas.
- ✓ Se describe por primera vez para la Formación El Palmar dos nuevas especies *Podocarpoxylon* con afinidad a las especies actuales *Podocarpus lambertii* y *Podocarpus nubigenus*.
- ✓ Se describe por primera vez la presencia del género *Ocotea* y una especie fósil de *Cryptocaryoxylon*, ambos de la familia Lauraceae para el Pleistoceno tardío en Sudamérica y Argentina.
- ✓ Se describe por primera vez un leño fósil con afinidad a la Familia Malvaceae y un leño fósil afín a la Familia Apocynaceae para Argentina.
- ✓ Dentro de las Fabaceae-Mimosoideae se registraran y proponen cuatro nuevos géneros afines a los géneros actuales *Chloroleucon*, *Enterolobium*, *Pseudopiptadenia* y *Cedrelinga*.
- ✓ En la misma subfamilia Mimosoideae se describe por primera vez dos especies nuevas afines a las actuales *Parapiptadenia* y *Pithecellobium*.
- ✓ Dentro de las Fabaceae-Caesalpinioideae se registran y se proponen dos nuevos géneros afines a los géneros actuales *Gossweilerodendron* y *Oxystigma*.
- ✓ Se reconfirma la presencia de *Holocalyxylon cozzoi* en el área de estudio, entidad que representa al actual género *Holocalyx*.

- ✓ En publicaciones recientes se propusieron y fueron aceptadas 4 nuevas especies *Beilschmiedioxylon parataubertiana*, *Terminalioxylon lajaum*, *Peltophoroxylon uruguayensis*, *Cryptocaryoxylon oleiferum* y se cita la presencia de *Piptadenioxylon chimeloi* una especie fósil hasta el momento sólo registrada para Brasil, la cual amplía su distribución áreal y temporal.
- ✓ Dentro de las Fabaceae, las Mimosoideae presentan un mayor registro por lo tanto muestran una mayor diversidad específica para la unidad en análisis.
- ✓ Se propone una enmienda para la diagnosis del género fósil *Anadenantheroxylon*.
- ✓ La Familia Combretaceae está representada en la Formación El Palmar por dos nuevos géneros *Xilotipo* 14 gen. nov. y *Xilotipo* 15 gen. nov. afines a los actuales géneros *Conocarpus*, *Buchenavia* y dos nuevas especies *Terminalioxylon*.
- ✓ En la presente Tesis, a través de un re-análisis del ejemplar CIDPALBO-MEG 2 identificado como *Schinopsisxylon* sp. por Zucol *et al.* (2005) es transferido al género *Astroniumxylon* sp.
- ✓ Se describe por primera vez un nuevo género fósil afín a *Loxopterigyum* y tres nuevas especies fósiles afines a los actuales *Astronium* y *Schinopsis*.
- ✓ Otra novedad dentro del trabajo sistemático de los especímenes se registra la presencia de una especie afín al género actual *Qualea* de la familia Vochysiaceae.
- ✓ Se describe por primera vez las raíces de *Palmoxyton yuqueriense*, las cuales fueron comparadas con las estructuras de las raíces actuales de *Syagrus romanzoffiana*.
- ✓ Se infiere por primera vez el hábito y la fenología de las especies fósiles de origen alóctono de *Podocarpoxyton* en base al estudio de sus anillos de crecimiento.
- ✓ Las variaciones en cuanto a la estructura del xilema secundario de las diferentes muestras y su examen de aproximación en cuanto a sus relaciones filogenéticas realizada en el presente trabajo, ha demostrado que el estudio xilológico es una fuente importante de caracteres particulares como para ser expuestos a análisis sistemáticos-filogenéticos.
- ✓ Los cambios climáticos encuentran su expresión en las modificaciones ambientales inferidas en torno a la expansión y retracción de las áreas de distribución de los taxones, es así que la paleocomunidad inferida de acuerdo a la asociación florística hallada en la Formación El Palmar es una vegetación arbórea formando un bosque tropical siempreverde posiblemente con un sector contiguo ecotonal donde iniciaría un bosque subtropical pero sin estación seca, con dos o tres estrato arbóreo integrado en buena medida por Fabaceae, Anacardiaceae, Combretaceae, Apocynaceae, Arecaceae, Vochysiaceae, Malvaceae, Podocarpaceae.
- ✓ El presente estudio representaría el primer registro fosilífero extenso para la cuenca media del Río Uruguay. Se trata de un período dentro del Pleistoceno tardío, muy probablemente en el

EIO 5, ya que solo se conocían datos parciales provenientes de áreas concretas. La diversidad arbórea actual ha sido modificada por la activa dinámica climática experimentada en la historia geológica reciente, pues su hostilidad ha acelerado los procesos naturales de extinción y especiación. Si bien la historia de la vegetación del Cuaternario en Argentina y en América del Sur aún tiene sus inciertos, el presente estudio aporta datos importantes para comprender la evolución del paisaje desde el Cuaternario tardío hasta la actualidad.

- ✓ Durante un determinado período del Pleistoceno tardío el área entrerriana, comprendida desde arroyo Chajarí hasta la ciudad de Colón, mostró un ambiente más cálido y húmedo que el actual, con predominio de elementos arbóreos vinculados a un área con buena predisposición del recurso agua, y con análogos modernos asociados a selvas tropicales. Se encuentran a su vez entidades vegetales procedentes del sector más alto de la cuenca media del río Uruguay, como es el caso de *Podocarpoxylon* y los ejemplares clasificados aquí como de origen alóctono.
- ✓ El registro faunístico, fitolítico y sedimentológico para la unidad estratigráfica confirma un ambiente con las características mencionadas en el párrafo anterior. En este sentido la Formación El Palmar refleja condiciones regionales, tanto paleoclimáticas como paleoecológicas particulares y distinguibles de otras floras del Pleistoceno Superior, constituyendo evidencia fehaciente de un clima dinámico en el subperíodo tardío del Pleistoceno para la Mesopotamia argentina.
- ✓ Las nuevas dataciones por OSL obtenidas en esta Tesis indican una edad de *ca.* 184 ka AP, la cual extiende el rango de edades absolutas de la Formación El Palmar y correspondería al EIO 7. Futuras dataciones, estudios estratigráficos detallados y sedimentológicos permitirán precisar información más detallada sobre la cronología de esta unidad.
- ✓ Si bien los niveles de variación térmica históricas siempre fueron menores en las zonas tropicales, este nivel va subiendo en sentido a los polos por lo tanto ésta dinámica pudo afectar la presencia de organismos (como *Podocarpus*, *Conocarpus*, *Buchenavia*, *Gossweilerodendron*, *Oxystigma* y *Terminalia virens*) en latitudes donde se establecía la asociación florística que representa a la Formación El Palmar. Las interpretaciones y análisis de esta Tesis coincide con otros autores como Araújo (*com. pers.*) quien sostiene que los organismos tolerantes a altas temperaturas presentan una variabilidad menor si los comparamos a especies que habitan en climas fríos. Esto tiene relevancia en cuanto a la evolución de las especies respecto a la tolerancia térmica. Teniendo en cuenta, como se mencionó antes, el dinamismo del clima durante el Pleistoceno–Holoceno, una menor

tolerancia a la variabilidad climática implicaría entonces que especies tropicales, por ejemplo, tengan mayor dificultad a adaptarse a mayor o menor temperatura que las que habitúan.

- ✓ Asumiendo que los últimos cambios climáticos del Pleistoceno fueron los motores evolutivos en el Neotrópico, posiblemente un complejo análisis del mismo podría ayudar a entender cómo las especies reaccionarían ante los cambios climáticos futuros, teniendo en cuenta además la acción antropogénica, es por ello que el presente aporte y avances futuros en identificaciones de leños fósiles para la Formación El Palmar y otras unidades estratigráficas cuaternarias, aportarían a tal fin.

El estudio paleoecológico del Pleistoceno tardío del este de la provincia de Entre Ríos abordado en sus aspectos sistemáticos, bioestratigráficos y bioecológico proporcionó interesantes hallazgos capaces de ser relacionados con un contexto más amplio, contribuyendo a la comprensión de la diversidad y evolución florística ocurrida fundamentalmente en la cuenca media del río Uruguay. Además esta tesis de acuerdo a los diferentes análisis de inferencias ambientales y otras aun no aplicadas, propone nuevas bases en el estudio de la flora arbórea en el período Pleistoceno-Holoceno.

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

A partir del estudio realizado en esta Tesis Doctoral han surgido nuevas hipótesis y líneas de trabajo para ser desarrolladas en el futuro:

- Estudiar nuevas localidades fosilíferas ubicadas en la cuenca alta del río Uruguay para tener un área de estudio mayor que permita comprender la distribución areal de los taxones fósiles durante el Cuaternario.
- Explicar las posibles causas de extinción de numerosos taxones presentes durante el Pleistoceno tardío.
- Analizar y comprender las antiguas relaciones entre las floras neotropicales de América del Sur y las floras tropicales de África.
- Realizar estudios multivariados para delimitar taxonómicamente las especies fósiles afines al grupo Piptadenia y los géneros identificados de la Subfamilia Mimosoidea en general (Fabaceae).
- Realizar estudios multivariados y de filogenia para delimitar taxonómicamente las especies fósiles afines a la familia Anacardiaceae en relación con otros taxones relacionados.
- Realizar estudios dendrocronológicos y dendroecológico y estructural de los leños fósiles de la Formación El Palmar.
- Extender el estudio interdisciplinario incorporando el estudio palinológico particularmente para los estratos arcillosos de las diferentes localidades fosilíferas de la Formación El Palmar, a fin de tener un conocimiento más cabal sobre su paleocomunidad vegetal.
- Ampliar material de referencia actual particularmente de la familia Arecaceae presente en la cuenca media y alta del río Uruguay.

**BIBLIOGRAFÍA**

- Aceñolaza F. 2007. Geología y Recursos Geológicos de la Mesopotamia Argentina. *Serie Correlación Geológica* 22. Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO). San Miguel de Tucumán. 160 pp.
- Alden H.A. 1995. Hardwoods of North America. Gen. Tech. Rep. FPL–GTR–83. Madison, WI: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Forest Products Laboratory. 136 pp.
- Alverson W.S., K. Karol, D. Baum, M. Chase, S. Swensen, R. McCourt & K. Systma. 1998. Circumscription of the Malvales and relationships to other Rosidae: Evidence from *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany* 85: 876-887.
- Alverson W.S., B. Whitlock, R. Nyffeler C. Bayer & D. Baum. 1999. Phylogeny of core Malvales: Evidence from *ndhF* sequence data. *American Journal of Botany* 86: 1474-1486.
- Alves E. & V. Angyalossy-Alfonso. 2000. Ecological trends in the Wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21(1): 3-30.
- Alwan Al-Mayah A.-R. A. & C. A. Stace (1985. Resurrection of two Eighteenth Century names in American Combretaceae - Studies on the flora of the Guianas 7 *Nordic Journal of Botany* 5(5): 447-449. DOI: 10.1111/j.1756-1051.1985.tb01674.x
- Alwan Al-Mayah A.R. & C.A. Stace. 1989. New species, names, and combinations in American Combretaceae. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 76(4): 1125-1128.
- Angyalossy-Alfonso V. & H.G. Richter. 1991. Wood and Bark Anatomy of *Buchenavia* Eichl. (Combretaceae). *IAWA Journal* 12(2): 123-141.
- Angyalossy-Alfonso V. & R.B. Miller. 2002. Wood anatomy of the Brazilian species of *Swartzia* and considerations within the tribe Swartzieae. *International Association of Wood Anatomists Journal* 23:359-390.
- Anzótegui L.M. 1980. Cutículas del Terciario superior de la provincia de Corrientes, República Argentina. II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. *Actas* 3: 141-167.
- Anzótegui L.M. 1990. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior, Pozo Joséna), Provincia de Santa Fe, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. *Facena* 9: 75-86.
- Anzótegui L.M. & S.S Garralla. 1986. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo Josefina, Provincia de Santa Fe, Argentina). I Parte – Descripción Sistemática. *Facena* 6: 101-177.
- Anzótegui L.M. & T.L. Acevedo. 1995. Revisión de *Ilexpollenites thiergart* y una nueva especie del Plioceno superior (Formación Ituzaingó) de Corrientes, Argentina. VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. *Actas*: 15-21.
- Anzótegui L.M. & G.A. Cuadrado. 1996. Palinología de la Formación Palo Pintado, Mioceno superior, provincia de Salta, República Argentina. Parte I : taxones nuevos. *Revista Española Micropaleontología* 28 (3): 77-92.
- A.P.G. [Angiosperm Phylogeny Group] III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linnean Soc.* 161: 105-121.
- Arambarri A.M., M. C. Novoa, N. D. Bayon, M. P. Hernández, M. N. Colares & C. Monti. 2011. Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos chaqueños occidental y serrano (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot.* 46: 251-270.
- Arambarri A.M., C. Monti, N. Bayón, M. Hernández, M.C. Novoa & M. Colares. 2012. Ecoanatomía foliar de arbustos y árboles del distrito Chaqueño oriental de la Argentina. *BONPLANDIA* 21(1): 5-26.
- Aragao de Oliveira M.L. 2009. A vegetação atual do Rio Grande do Sul, Brasil. In: RIBEIRO, A.M.; BAUERMAN, S.G. & SCHERER, C.S. Quaternário do Rio Grande do Sul: integrando conhecimentos. Sociedade Brasileira de Paleontologia, Porto Alegre, 272 p.
- Araújo M.B., F. Ferri-Yáñez, F. Bozinovic, P.A. Marquet, F. Valladares & S.L. Chown. Heat freezes Niche evolution. *Ecology Letters*. DOI: 10.1111/ele.12155
- Arguijo M. 1981. *Palmoxyylon vaterum*, n. sp. del Paleoceno (Daniano) de la Provincia de Chubut, Argentina. *Physis* (Buenos Aires), Secc. C. 39(97): 49-59.

- Aróstegui A. & M. Díaz. 1992. Propagación de especies forestales nativas promisorias en Jenaro Herrera. Instituto de Investigación de la Amazonia Peruana IAP. Iquitos, Perú. 119 pp.
- Arturi & Juárez, 1997 <http://www.ecologiaaustral.com.ar/files/7-2-3.pdf>
- Asmussen C.B., J. Dransfield, V. Deickmann, A. Barfod, J. Pintaud & W. Baker. 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. & Y. Prakash 1986. Fossil woods of Kingiodendron and Bauhinia from the Namsang beds of Deomali, Arunachal Pradesh. *Palaeobotanist* 35: 178-183.
- Axtell S.S., L. Prince, W. Kress, K. Nixon & J. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL, and atpB sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 133: 381-461.
- Ayensu E. & A. Bentum. 1974. *Commercial timbers of West Africa*. QK1 .S2747 no. 14. 69 pp.
- Ayoub A.N. 2010. A trimethoxyellagi acidglucuronide from *Conocarpus erectus* leaves: Isolation, characterization and assay of antioxidant capacity. *Pharmaceutical Biology* 48 (3): 328-332.
- Aznarez J. 1945. Apuntes y notas sobre una nomenclatura para los suelos del Uruguay, basada en la geología, con referencia especial a los departamentos de Paysandu, Rio Negro, Artigas, Salto y Rivera. *Revista de la Facultad de Agronomía*. 40:67-201. Montevideo.
- Baas P. & S. Carlquist. 1985. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of Southern California and Israel IAWA Bulletin n.s. Vol. 6.
- Baas P. & E. Wheeler. 1996. Parallelism and reversibility in xylem evolution a review. *IAWA Journal* 17 (4): 351-364.
- Baas P. & E. Wheeler. 2011. Wood anatomy and climate change. Chapter 6. En: Hodkinson, T.; Jones, M.; Waldren, S. y Parnell, J. (eds). *Climate Change, Ecology and Systematics*. Systematic Association Special Volume Series.
- Baas P., E. Wheeler & M. Chase. 2000. Dicotyledonous wood anatomy and the APG system of angiosperm classification. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 134: 3-17.
- Baas P., F.W. Ewers, S.D. Davis & E.A. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. En: A.R. Hemsley y I. Poole (Eds.), *The Evolution of Plant Physiology*. Linnean Society Symposium Series number 21, Elsevier Academic Press, Londres. 273-295.
- Backes P. & B. Irgang. 2004. *Mata Atlântica: as árvores e a paisagem*, Porto Alegre, Paisagem do Sul. pg. 133.
- Báez J.R. 1935. La verdad sobre el área geográfica del quebracho colorado en Entre Ríos. *Revista Argent. Agron.* 2: 38-39.
- Bailey I.W. 1924. The problem of identifying the wood of cretaceous and later Dicotyledons: *Paraphyllanthoxylon arizonense*. *Annals of Botany* 38: 439-452.
- Bailey I.W. & W.W. Tupper. 1918. Size variations in tracheary cells I. A comparison between the secondary xylems of vascular crytogoms, gymnosperms and angiosperms. *Proc. Am. Acad. Arts. Sci.* 54: 149-204.
- Baitello J.B. & J.R. Marcovino, 2003. Lauraceae: *Ocotea* Aubl. In: Wanderley, M. G. L.; Shepherd, G. J.; Giulietti, A. M. & Mehem, T. S. Flora fanerogâmica do Estado de São Paulo.
- Bamford M.K. & I.B. Corbett. 1994. Fossil wood of Cretaceous age from the Namaqualand Continental Shelf, South Africa. *Palaeontol. Afr.* 31: 83-95.
- Bande M.B. & U. Prakash. 1980. Fossil woods from the Tertiary of West Bengal, India. *Geophytology* 10: 146-157.
- Bande M.B., R.C. Mehrotra & U. Prakash. 1986 [1987]. Occurrence of Australian element in the Deccan Intertrappean flora of India. *Palaeobotanist* 35: 1-12.
- Banks H. 2003. Structure of pollen apertures in the Detarieae *sensu stricto* (Leguminosae: Caesalpinioideae), with particular reference to underlying structures (Zwischenkörper). *Annals of Botany* 92: 425-435.
- Banks H. & P. Gasson. 2000. Pollen morphology and wood anatomy of the *Crudia* group (Leguminosae, Caesalpinioideae, Detarieae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 134: 19-59.
- Barberis I.M., E.F. Pire & S J.P. Lewis. 1998. Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46: 515-524.

- Barberis I.M., J.P. Lewis & W.B. Batista. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales, en M. Oesterheld, M. R. Aguiar, C. M. Ghera S J. M. Paruelo (eds.). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas: un homenaje a Rolando J.C. León*, pp. 43-58. Editorial Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.
- Baretta-Kuipers T. 1981. Wood anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. In: Polhill RM & Raven PH (eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 2: 677–705*. Royal Botanical Garden, Kew.
- Barghoorn E.S. 1941. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. *Amer. J. Bot.* 28: 273-282.
- Barreda V., L.M. Anzótegui, A.R. Prieto, P. Aceñolaza, M.M. Bianchi, A.M. Borromei, M. Brea, M. Caccavari, G.A. Cuadrado, S. Garralla, S. Grill, G.R. Guerstein, A.I. Lutz, M.V. Mancini, L.R. Mautino, E.G. Ottone, M.E. Quattrocchio, E.J. Romero, M.C. Zamaloa & A. Zucol. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. *Ameghiniana* 50º aniversario: 173-191. Buenos Aires.
- Barros C. F., M. L. Marcon-Ferreira, C. Henriques Callado, H. Pinto Lima, M. Da Cunha, O. Marquete & C. Gonçalves Costa. 2006. Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da reserva biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57(3): 443-460.
- Batista W.B., A.G. Rolhauser, F. Biganzoli, S.E. Burkart, L. Goveto & A. Maranta. 2014. Las comunidades vegetales de la sabana del parque Nacional El Palmar (Argentina). *Darwiniana, nueva serie* 2: 5-38.
- Bayer C., M. Fay, A. de Bruijn, V. Savolainen, C. Morton, K. Kubitzki & M. Chase. 1999. Support for an expanded family concept of Malvaceae within a recircumscribed order Malvales: A combined analysis of plastid *atpB* and *rbcL* DNA sequences. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 267-303.
- Bayer C. & K. Kubitzki. 2003. Malvaceae. In K. Kubitzki and C. Bayer [eds.], *Flowering plants, dicotyledons: Malvales, Capparales, and non-betalain Caryophyllales*, 225-311. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- Beauchamp J., Y. Lemoigne & J. Petrescu. 1973. Les Paléoflorestertiares de Debré Libanos (Éthiopie). *Société Géologique du Nord Annales*. 93: 17-32.
- Beltrán Gutiérrez A.L. & G.M. Valencia Ramos. 2012. Anatomía de anillos de crecimiento de 80 especies arbóreas potenciales para estudios dendrocronológicos en la Selva Central, Perú. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744)* 61 (3): 1025-1037.
- Bentham G. 1837. *Commentationes de Leguminosarum Generibus*. Sollinger, Vienna
- Berry E.W. 1924. *The middle and upper Eocene floras of southeastern North America*. 206 pp. Government printing office. Washington.
- Berry E.W. 1938. *Tertiary flora from the Rio Pichileufú, Argentina*. The Johns Hopkins University Studies in Geology. 12:1- 149.
- Biani N.B., J.L. Vesprini & D.E. Prado. 2006. Conocimiento sobre el gran Chaco Argentino en el siglo XX, en M. F. Arturi, J. Frangi & J. F. Goya (eds.). *Ecología y Manejo de los bosques de Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata.
- Biondo E., S.T.S. Miotto, M.T. SchifinoWittmann & B. de Castro. 2005. Cytogenetics and cytotaxonomy of Brazilian species of *Senna* Mill. (Cassieae-Caesalpinioideae-Leguminosae). *Caryologia* 58 (2): 152-163.
- Blaser J., A. Sarre, D. Poore & S. Johnson. 2011. Estado de la ordenación de los bosques tropicales 2011. Serie técnica OIMT no 38. Organización Internacional de las Maderas Tropicales, Yokohama, Japón.  
[file:///D:/Estado\\_de\\_la\\_ordenaci%C3%B3n\\_de\\_los\\_bosques\\_tropicales\\_2011\\_\[SP\].pdf](file:///D:/Estado_de_la_ordenaci%C3%B3n_de_los_bosques_tropicales_2011_[SP].pdf)
- Bobadilla E.A. 2004 *Durabilidad Natural De La Madera De Cinco Especies Aptas Para La Industria De La Construcción*. Tesis de Maestría Universidad Nacional de Misiones. 135 pp.
- Bodnar J. & A. Artabe. 2007. Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana (Rev. Asoc. Paleontol. Argent.)* - 44 (2): 303-319.

- Bodnar J. 2010. *La paleoflora triásica de la Formación Cortaderita en la Quebrada homónima, Cuenca de Barreal - Calingasta, provincia de San Juan, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata. (Inédita) 291 pp.
- Bonetto A.A. 1961. Acerca de la distribución geográfica de las náyades en la República Argentina. *Physis* 22(63): 259-268.
- Bortoluzzi da Costa R.L., E. Biondo, S.T. Sfoglia Miotto & M.T. Schifino-Witmann. 2007. Abordagens taxonômicas e citogenéticas em Leguminosae-Caesalpinioideae na Região Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Biociências*, Porto Alegre 5(2): 339-341.
- Bose M.N. & H.K. Maheshwari. 1974. Mesozoic conifers. In: Surange, K.R., Lakhampal, R.N., Bharadwaj, D.C. (Eds.), *Aspects and Appraisal of Indian Palaeobotany*. 21-223.
- Boureau E. & M. Salard. 1962. Sur un bois fossile du département de Bolivar (Colombie). *Bol. Geo. Univ. Ind. Santander (Bucaramanga)* 11: 35-44.
- Böhme M., A. Bruch & A. Selmeier. 2007. Implication of fossil wood for the reconstruction of Early and Middle Miocene climate and vegetation in the North Alpine Foreland Basin. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 253(1-2): 107-130.
- Brandoni D., B. Ferrero & E., Brunetto. 2010. *Myلودon darwini* owen (Xenarthra, Mylodontinae) from the Late Pleistocene of Mesopotamia, Argentina, with remarks on individual variability, paleobiology, paleobiogeography, and paleoenvironment. *J. Vert. Paleontol.* 30(5): 1547-1558.
- Brazier J.D. 1958. The Anatomy of some timbers formerly included in Piptadenia. *Trop. Woods* 100: 46-64.
- Brea M. 1998. *Ulminium mucilaginosum* n.sp. y *Ulminium artabeae* n.sp., Dos leños fósiles de Lauraceae en sedimentos de la Formación El Palmar, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 35 (2): 193-204.
- Brea M. 1999. Leños fósiles de Anacardiaceae y Mimosaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno superior), del Departamento Concordia, provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 36 (1): 63-69.
- Brea M. & A. Zucol. 2000. Lignofloras del Cenozoico superior del Noreste argentino. En: *El Neógeno de Argentina* (Editores) F. G. Aceñolaza y R. Herbst, Serie de Correlación Geológica 14: 245-253.
- Brea M. & A. Zucol. 2001a. Estudios paleobotánicos del Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos, Argentina): Silicobiolitos en sedimentos continentales del Pleistoceno Superior. *Ameghiniana resúmenes* 38 (4-suplemento): 29R.
- Brea M. & A. Zucol. 2001b. Maderas fósiles de Combretaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 38 (4): 499-417.
- Brea M. & A. Zucol. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geological and Paleoenvironmental. In: *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. James S. Albert and Roberto E. Reis (Eds.). Chapter 4: 69-87. 388 pp. University of California Press. ISBN-10: 0520268687. ISBN-13: 978-0520268685.
- Brea M. & M.J. Franco. 2012. El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico tardío del noreste argentino. I Simposio de Mioceno-Pleistoceno del centro y norte de Argentina. 12-14 de septiembre de 2012, San Miguel de Tucumán, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4) Suplemento: R6.
- Brea M. & M.J. Franco. 2013. El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste argentino. *Acta Geológica Lilloana* 25 (1-2): 21-36. ISSN 0567-7513.
- Brea M. & M.J. Franco. 2014. El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste argentino. *Acta Geológica Lilloana*.
- Brea M., P. Aceñolaza & A.F. Zucol 2001a. 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., A. Zucol & A. Scopel. 2001b. Estudios paleobotánicos del Parque Nacional El Palmar (Argentina): I. Inclusiones minerales en leños fósiles de Myrtaceae. *Natura Neotropicalis* 32 (1): 33-40. Santa Fe.
- Brea M., S. Matheos, A. Zamuner & D. Ganuza. 2005. Análisis de los anillos de crecimiento del bosque fósil de Víctor Szlápelis, Terciario inferior del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* v.42 n.2. versión On-line ISSN 1851-8044.

- Brea M., A. Zucol & N. Patterer. 2010. Fossil woods from late Pleistocene sediments from the El Palmar Formation, Uruguay Basin, Eastern Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163: 35-51.
- Brea M., S. Matheos, M. Raigemborn, A. Iglesia, A. Zucol & M. Prámparo. 2011. Paleoecology and paleoenvironments of Podocarp trees in the Ameghino Petrified forest (Golfo San Jorge Basin, Patagonia, Argentina): Constraints for Early Paleogene paleoclimate. *Geologica Acta* 1 (3): 13-18.
- Brea M., M.J. Franco & A.I. Lutz. 2012. Redescription and reassignment of *Enterrioxylon victoriensis* from the Upper Miocene, Paraná Formation, South America. *Review of Palaeobotany and Palynology* 185:13-25. doi: 10.1016/j.revpalbo.2012.07.016. ISSN 0034-6667.
- Brea M., A.F. Zucol & M.J. Franco. 2013. A new Bambusoideae (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduiniae) from the Ituzaingó Formation (Pliocene–Pleistocene), Entre Ríos, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 192: 1-9. Elsevier. ISSN 0034- 6667. <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.12.006>.
- Brodribb J. & S. Hill. 1999. Turner review No. 2. Southern Conifers in Time and Space. *Australian Journal of Botany* 47: 639-696.
- Brown R. 1810. *Prodromus florae novae liollandiae et insulae van Diemen*. J. Johnson & Co. London.
- Bruch A.A. & Kovar-Eder J. 2003. Climatic evaluation of the flora from Oberdorf (Styria, Austria, Early Miocene) based on the Coexistence Approach. *Phytologia Balc.* 9: 175-185
- Bruneau, F., P. Herendeen, B. Klitgaan & G. Lewis. 2001. Phylogenetic relationship in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from the chloroplast trnL intron sequences. *Systematic Botany* 26: 487-514.
- Bruneau A., G.P Lewis, P.S. Herendeen, B. Schrire & M. Mercure. 2008. Biogeographic patterns in early-diverging clades of the Leguminosae. 98-99.
- Burnham R.J. & N.L. Carranco. 2004. Miocene winged fruits of *Loxopterygium* (Anacardiaceae) from the Ecuadorian Andes. *American Journal of Botany* 91(11): 1767-1773.
- Cabrera A.L. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fascículo 1. ACME, Buenos Aires.
- Cabrera A.L. & A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington DC. EEUU. 120 pp.
- Caccavari M.A. & L. Anzótegui. 1987. Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 1: 443-458.
- Callado C. & C. Costa. 1997. Wood anatomy of some *Anaueria* and *Beilschmiedia* species (Lauraceae). *IAWA Journal* 18(3): 247-259.
- Cañizares A., M. Sanabría & E. Rojas. 2005. Anatomía de la hoja de Lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka). *Revista UDO Agrícola* 5 (1): 68-73.
- Cárdenas López D., N. Castaño Arboleda & S. Sua Tunjano. 2009. Flora de la Estrella Fluvial de Inírida (Guainía, Colombia). *Biota Colombiana* 10 (1 y 2): 1-30.
- Carlini A., A. Zurita, G. Gasparini & J.I. Noriega. 2004. Los Mamíferos del Pleistoceno de la Mesopotamia argentina y su relación con los del Centro Norte de la Argentina, Paraguay y Sur de Bolivia, y los del Sur de Brasil y Oeste de Uruguay: paleobiogeografía y Paleoambientes. *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino*. INSUGEO, Miscelánea, 12: 83-90.
- Carlquist S. & D.A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* 6: 319-347.
- Carlquist S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal Botany* 64: 887-896.
- Carlquist S. 1984. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso* 10: 505-525.
- Carlquist S. 1988. Comparative Wood anatomy, systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledonous wood. Springer-Verlag, Berlín, Alemania.
- Carlquist S. 2001. Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood. Springer Series in Wood Science. Springer, 448 pp.

- Carmo-Oliveira R. & B. Lange de Morretes. 2009. Stigmatic surface in the Vochysiaceae: reproductive and taxonomic implications. *Acta Botanica Brasileira*, 23:780-785. doi: 10.1590/S0102-33062009000300018
- Carnevali R. 1994. *Fitogeografía de la provincia de Corrientes*. Gobierno de la Provincia de Corrientes e Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Corrientes.
- Carvalho M.R., F. Herrera, C. Jaramillo, S. Wing & R. Callejas. 2011. Paleocene Malvaceae from northern South America and their biogeographical implications. *American Journal Botany* 98: 1337-1355.
- Cassens D.L. & R.B. Miller. 1981. Wood anatomy of the New World *Pithecellobium* (sensu lato). *J. Arnold Arbor.* 62: 1-44.
- Castañeda-Posadas C., L. Calvillo-Canadell & S. Cevallos-Ferriz. 2009. Woods from Miocene sediments in Panotla, Tlaxcala, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 156: 494-506.
- Castro M. 1994. *Maderas argentinas de Prosopis*. *Atlas Anatómico*. República Argentina, Presidencia de la Nación, Secretaría General, 101 pp.
- Cavallotto J., R. Violante & F. Colombo. 2005. Evolución y cambios ambientales de la llanura costera de la cabecera del río de la Plata. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60: 353-367.
- Cavallotto J., R. Violante & G. Parker. 2004. Sea level fluctuation during the last 8600 yrs in the Río de la Plata (Argentina). *Quaternary International* 114: 155-165.
- Cervi A.C., G.G. Hatschbach & L. Von Linsingen. 2007. Composição florística de um trecho de Floresta Ombrofila Densa de Terras Baixas (Floresta Atlântica) na Reserva Ecológica de Sapitanduva (Morretes, Paraná, Brasil). *Fontqueria* 55(52): 423-438.
- Cevallos-Ferriz S. 1992. Tres maderas de Gimnospermas Cretácicas del Norte de México. *Anales Instituto de Biología – Universidad Nacional Autónoma de México, Ser. Bot.* 63(2): 111-137.
- Cevallos-Ferriz S.R.S. & J. Barajas-Morales. 1994. Fossil woods from the El Cien formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA J.* 15(3): 229-245.
- Chabot B. & D. Hicks. 1982. The ecology of leaf life spans. *Annual review of ecology and systematics* 13. 229-259. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.001305
- Chanderbali A.S., H. van der Werff & S.S. Renner. 2001. Phylogeny and historical biogeography of Lauraceae: Evidence from the chloroplast and nuclear genomes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88: 104-134.
- Chattaway M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20-28.
- Cheadle V. & N. Uhl. 1948. Types of vascular bundles in the monocotyledoneae and their relation to the late metaxylem conducting elements. *Amer. Jour. Bot.* 35: 486-496.
- Chebataroff J. 1980. La vegetación del algarrobal, monte espinoso del litoral, I. Divisiones de la provincia fitogeográfica uruguayense, II. componentes principales del algarrobal. Montevideo, Facultad de Humanidades y Ciencias.
- Chiaruji A. 1031. *Palmoxydon Tyrrhenicum* Chiar. n. sp., E *Palmoxydon lacunosum* (UNG.) Felix Nuovo Elemento Paleoxilologico Sahariano Della Sardegna. *Giornale botanico italiano* 38 (3): 475-478.
- Chaverri-Polini A. 1998. Las montañas, la diversidad biológica y su conservación. *Unasyuva* 195(49): 47-54.
- Chowdhury F.N.I. & S.S. Ghosh. 1946. On the anatomy of *Cynometroxylon indicum* gen. and sp. nov., a fossil dicotyledonous wood from Nailalung, Assam. *Proc. National Inst. Sci. India* 12: 435-447.
- Chowdhury F.N.I., S Ghosh & M. Kazmi. 1960. *Pahudioxylon bankurensis* gen. and sp. nov., a fossil wood from the Miocene bed of Bankura District, West Bengal, India. *Proc. National Inst. Sci. India B* 26: 22-28.
- Christensen P.B. 1986. Pollen morphological studies in the Malvaceae. - *Grana* 25: 95-117.
- Clarkson J., T. Payne, A. Mead & J. Whipps. 2002. Selection of fungal biological control agents of *Sclerotium cepivorum* for control of white rot by sclerotial degradation in UK soil. *Plant Pathology* 51: 735-745.
- Codignotto J. 2004. Delta. Evolución Geológica. Atlas ambiental de Buenos Aires. <http://www.atlasdebuenosaires.gov.ar>. [consultado, enero 2013].

- Conran J., G. Wood, P. Martin, J. Dowd, C. Quinn, P. Gadek & R. Price. 2000. Generic relationships within and between the gymnosperm families Podocarpaceae and Phyllocladaceae based on an analysis of the chloroplast gene *rbcl*. *Australian Journal of Botany* 48(6): 715-724.
- Contí E., A. Litt, S. Graham, B. Briggs & A. Johnson. 1997. Inter familial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Botany* 22(4): 629-647.
- Corrêa S.I.C., S. Medeanic, J. Weschenfelder, J. Toldo, E. Elírio, J.C. Nunes, R. Baitelli & C. Bahi dos Santos. 2013. Registro sedimentario del antiguo canal de desembocadura del Río de La Plata en la plataforma continental del sur de Brasil. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 30(1): 51-64.
- Costa C.G., V.T. Rauber Coradin, C.M. Czarneski & B.A. da S. Pereira. 1997. Bark Anatomy of arborescent Leguminosae of Cerrado and gallery Forest of Central Brazil. *IAWA Journal* 18(4): 385-399.
- Costa Ribeiro M.L.R. & C.F. Barros. 2006. Variação intraspecifica do lenho de *Pseudopiptadenia contorta* (DC.) G.P. Lewis & M.P.Lima (Leguminosae Mimosoideae) de populações ocorrentes em remanescentes de Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* 20:839-844.
- Cozzo D. 1948. Estructura leñosa estratificada no registrada en géneros de leguminosas argentinas. *Lilloa* 16:63-95.
- 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* 2: 63-146.
- Cozzo D. & L.Q. Cristiani. 1950. Los géneros de fanerógamas argentinas con estructura leñosa estratificada. *Rev. Instituto Nac. Investig. Ciencias Nat. - Ciencias Bot.* 1: 363-405.
- Crane A., D. Matten & J. Moon. 2004. Stakeholders as Citizens? Rethinking Rights, Participation and Democracy. *Journal of Business Ethics* 53: 107-22
- Creber G. 1972. Gymnospermous wood from the Kimmeridgian of east sutherland and from the Sandringham sands of Norfolk. *Palaeontology* 15(4): 655-661.
- Creber G. 1977. Tree-rings: a natural data-storage system. *Biological Reviews* 52: 349-383. Cambridge.
- Creber G. & W. Chaloner. 1984a. Climatic indications from growth rings in fossil woods. En: *Fossil and climate*. P.BRENCHLEY (Ed.): 49-73. John Wiley and Sons Ltd.
- Creber G. & W. Chaloner. 1984b. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50: 357-448.
- Creber G. & W. Chaloner. 1985. Tree growth in the mesozoic and early tertiary and the reconstruction of paleoclimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 52: 35-60.
- Crews T.E. 1999. The presence of nitrogen fixing legumes in terrestrial communities: evolution vs. ecological considerations. *Biogeochemistry* 46, 233-246.
- Crisafulli A. 2006. Maderas Gimnospermas del Grupo El Tranquilo (Triásico Superior) Santa Cruz Argentina. Resúmenes del Simposio de Paleobotánica y Palinología. pag. 35.
- Cronquist A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. USA.
- Cronquist A. 1988. The evolution and classification of flowering plants, 2nd edn. New York *Botanical Garden*, New York.
- Da Silva M. & J. de Medeiros. 2000. Anatomia da madeira de Canela-Preta: *Ocotea catharinensis* Mez (Lauraceae). *Insula Journal*. 67-87.
- Da Silva L.B., F. de Assis Ribeiro dos Santos, P. Gasson & D. Cutler. 2011. Estudo comparativo da madeira de *Mimosa ophthalmocentra* Mart. ex Benth e *Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir. (Fabaceae-Mimosoideae) na caatinga nordestina. *Acta Botanica Brasilica* 25(2): 301-314.
- Dahlgren R. & R. Thorne. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71: 633-699.
- Darwin C. 1846. *Geological observations on South America. Being the third part of the geology of the voyage of the Beagle during the years 1832 and 1836*. Smith Elder & Co., I-VII, London, 279 pp.
- De Candolle A. 1880. *La phytographie*. Paris: G. Masson Éditeur.
- Delteil-Desneux F. 1981. Sur l'association de trois bois fossiles dans un meme gisement tertiaire du Djebel Nara (Tunisie centrale). *Rev. Palaeobot. Palynol.* 31: 289-310.

- Détienne P., P. Jacquet & A. Mariaux. 1982. *Manuel d'Identification des bois tropicaux*. Centre Technique Forestier Tropical. Tome 3. Marne.
- Detienne P. & P. Jacquet. 1983. Atlas d'identification des bois de l'amazonie et des regions voiseines. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent s/Marne. 640 pp.
- Détienne P. & B.J.H. ter Welle. 1989. Wood and timber. In R.S. Cowan & J.C Lindemann (A.R.A. Gorts ven Rijn, editor) *Flora of the Guianas* 88 Caesalpinieae, 123-149. Koeltz Scientific, Koenigstein, Germany.
- Del Fueyo G., E. Taylor, T. Taylor & R. Cúneo. 1995. Triassic Wood from the Gordon Valley, Central Transantarctic Mountains, Antarctica. *IAWA Journal* 16(2): 111-126.
- Del Fueyo G.M. 1998. Coniferous woods from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Revista Española de Paleontología* 13: 43-50.
- Díaz Vaz J. 1979. Claves para la identificación de maderas de árboles nativos y cultivados en Chile, en: *Bosque* 3 (1): 26-38.
- Ding Hou. 1978. Anacardiaceae. *Flora Malesiana series* 1(8): 395-548.
- D'Orbigny A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Meridionale*. Pitoislevrautet *et cie*, Volume 3 *Paleontologie*. Paris.
- Donoso C. 2005. Árboles nativos de Chile. Guía de reconocimiento. Edición 4. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile. 136 pp.
- Doyle J.J., J.J. Doyle, J.A. Ballenger, & J.D. Palmer. 1996. The distribution and phylogenetic significance of a 50-Kb chloroplast DNA inversion in the flowering plant family Leguminosae. *Molec. Phylogen. Evol.* 5: 429-438.
- Doyle J.J., J.J. Doyle, J.A. Ballenger, E.E. Dickson & H. Ohashi. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcl* in the Leguminosae: Taxonomic correclations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541-554.
- Drinnan A.N., P.R. Crane, E.M. Friis & K.R. Pedersen. 1990. Lauraceous flowers from the Potomac group (mid Cretaceous) of eastern North America. *Bot. Gaz.* 151: 370-384.
- Duno de Estefano R. 2009. Nota sobre *Pithecellobium lanceolatum* (Willd.) Benth. (Fabaceae) [http://www.cicy.mx/sitios/desde\\_herbario/2009/marzo/notas-sobre-pithecellobium-lanceolatum-willd-benth-fabaceae](http://www.cicy.mx/sitios/desde_herbario/2009/marzo/notas-sobre-pithecellobium-lanceolatum-willd-benth-fabaceae)
- Dupéron-Laudoueneix M. & J. Dupéron. 2005. Bois fossiles de Lauraceae: nouvelle découverte au Cameroun, inventaire et discussion. *Annales de Paléontologie* 91: 127-151.
- Dupéron J., M. Dupéron-Laudoueneix, J. Sakala & D. De Franceschi. 2008. *Ulminium diluviale* Unger: historique de la découverte et nouvelle étude. *Annales de Paléontologie* 94: 1-12.
- Durland W. D. 1924. The quebracho region of Argentina. *Geogr. Rev.* 14: 227-241.
- Earle C.J. 2011. The Gimnosperm Data Base. <http://www.conifers.org/index.php>. (25 de Abril, 2012).
- Edwards S.L. 2014 Selected genera of Latin American Malvaceae. In: Latin American Malvaceae scratchpad <http://latinamericanmalvoideae.myspecies.info/content/selected-genera-latin-american-malvaceae-latin-american-malvaceae-scratchpad>
- Eichler (1839-1887) A.W. 1866. *Thiloa* and *Buchenavia*, zwei neue gattungen der Combretaceae. *Flora* 10: 145-167.
- Elias T.S. 1981. Mimosoideae. In R.M Polhill and P.H. Raven (editors). *Advances in legume systematics*, Part 1, pp. 143-151. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Endress M., S. Liede Schumann & U. Meve. 2007. Advances in Apocynaceae: The enlightenment, an introduction. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 2(94): 259-267.
- Eskuche U. 1986. Bericht über die 17 Internationale Pflanzengeographische Exkursion durch Nordargentinien (1983). *Veroff. Geobot. Inst. ETH, Stiftung Rubel, Zurich* 91: 12-117.
- Espinoza de Pernia N. 1987. Cristales y sílice en maderas dicotiledoneas de Latinoamérica. *Pittieria* 15: 13-65.
- Espinoza de Pernía N. & W. Leon. 2002. Identificación Macroscópica de 64 Maderas Latifoliadas de Latinoamérica. Instituto Forestal Latinoamericano (IFLA). Serie Madera No.2.
- Espinoza de P.N. & J. Melandri. 2006. Anatomía de la madera de 68 especies de la subfamilia *Caesalpinoideae* (*Leguminosae*) en Venezuela. Consejo de Desarrollo Científico, Humanístico y Tecnológico. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 189 pp.

- Estrada-Ruiz E., H.I. Martínez-Cabrera & S.R. Cevallos-Ferriz. 2007. Fossil woods from the late Campanian–early Maastrichtian Olmos Formation, Coahuila, Mexico. *Review of Palaeobotany and Palynology* 145 (1): 123-133.
- Estrada-Ruiz E., H. Martínez-Cabrera & S. Cevallos-Ferriz. 2010. Upper Cretaceous woods from the Olmos Formation (late campanian–early Maastrichtian), Coahuila, Mexico. *American Journal of Botany* 97: 1179-1194.
- Estrada-Ruiz E. & H.I. Martínez-Cabrera. 2011. A new Late Cretaceous (Coniacian-Maastrichtian) *Javelinoxylon* wood from Chihuahua, Mexico. *IAWA Journal* 32 (4): 521-530.
- Estrada-Ruiz E., H.I. Martínez-Cabrera, J. Callejas-Moreno & G.R. Upchurch. 2013. <http://www.herbario.encb.ipn.mx/pb/pdf/pb36/flor.pdf>
- Evans J.A., P.E. Gasson & G.P. Lewis. 2006. Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae). *IAWA Journal Supplement* 5, 117 pp.
- Exell A.W. & C. Stace. 1963. *Buchenavia congesta* Ducke. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Bot.* 3: 37.
- Falcon-Lang H.J. 2000a. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 317-328.
- Falcon-Lang H.J. 2000b. A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeoecological tool. *Palaeontology* 43: 785-793.
- Falcon-Lang H.J., 2003. Do tree rings in fossil woods give a palaeoclimatic signal? *International Association of Wood Anatomists Journal* 24. 316 pp.
- Falcon-Lang H.J. 2005. Intra-tree variability in wood anatomy, and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. *Palaeontology* 48: 171-183.
- Falcon-Lang H.J., in press. Global climate analysis of growth rings in woods and its implications for deep time paleoclimate studies. *Paleobiology* 31.
- Falcon-Lang H.J. & D.J. Cantrill. 2001 (2002). Leaf phenology of some mid-Cretaceous polar forests, Alexander Island, Antarctica. *Geological Magazine* 138: 39-52.
- Felix J. 1883. Untersuchungen über fossile Hölzer. I. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 35: 59-92.
- Ferguson I.K. & B.D. Schrire. 1994. A cladistic analysis of the pollen morphology of the tribe Swartzieae (Leguminosae). *Acta Bot. Gallica* 141: 207-215.
- Ferrero B., D. Brandoni, J. Noriega & A. Carlini. 2007. Mamíferos de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat.* 9(2): 109-117. Buenos Aires.
- Ferrero B. 2009. Mamíferos del Cuaternario de la provincia de Entre Ríos, Argentina: Diversidad y evolución. Aspectos bioestratigráficos y paleozoogeográficos de una fauna particular. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata. 425 pp.
- Forzza R.C. 2010. Lista de espécies Flora do Brasil <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010>. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Fougère-Danezan M., S. Moumont & A. Bruneau 2007. Relationships Among Resin-Producing Detarieae s.l. (Leguminosae) as Inferred by Molecular Data. *Systematic Botany*. 748-761.
- Fougère-Danezan M., P. Herendeen, S. Maumont & A. Bruneau. 2009. Morphological evolution in the variable resin-producing Detarieae (Fabaceae): do morphological characters retain a phylogenetic signal?. *Annals of Botany*. 1-15.
- Fougère-Danezan M., P.S. Herendeen, S. Maumont & A. Bruneau. 2010. Morphological evolution in the variable resin-producing Detarieae (Leguminosae): Do morphological characters retain a phylogenetic signal? *Annals of Botany*. 105: 311-325.
- Franceschi V. & H. Horner. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. *Botanical Review* 46: 361-427.
- Francis J. E., M. J. Arnott, K. J. Woolfe & P. Barrett. 1994. Permian climates of the southern margins of Pangea: evidence from fossil wood in Antarctica. *Pangea: Global Environments and Resources, Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists* 17: 275-282.
- 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 Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (inédita 368) 368 pp. Córdoba.
- Franco M. J. 2012a. Palmeras fósiles de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina. I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina, Tucumán-Argentina. Libro de Resúmenes pag. 18.
- Franco M.J. 2012b. Maderas fósiles de Lauraceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del río Paraná, Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia 14 (2): 307-324.
- Franco M.J. & M. Brea. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos. Ameghiniana 45: 699-718.
- Franco M.J. & M. Brea. 2010. *Microlobiusxylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae-Mimosoideae) from the Pliocene- Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. Revista Brasileira de Paleontología 13(2): 103-114.
- Franco M.J. & M. Brea. 2013. Leños fósiles de Leguminosas de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina: Implicancias paleoecológicas y paleobiogeográficas. Ameghiniana 50 (2): 167-191.
- Frechen M., G. Argüello, M. Budziac, M. Cantú, A. Carlini, J. Frilling, W. Kruck, J. Noriega, J. Sanabria, B. Scheele & E. Tonni. 2003. Chronostratigraphy of Pampa loess –a review (resumen). *Relatorio del II Congreso Argentino de Cuaternario y Geomorfología*. Tucuman.
- Freitas Da Silva M., L. Medeiros & C. Angélica De Lima. 1992. Leguminosas da Amazônia brasileira - II Cedrelinga Ducke (Leg. Mimos.).- Belém.
- Frenguelli J. 1920. Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos. *Academia Nacional de Ciencias* (Córdoba) 14: 55- 256.
- Fritts H. 1976. Tree-rings and Climate. Academic Press New York. 567 pp. New York.
- Frost F.H. 1930. Specialization in secondary xylem in dicotyledons. I. Origin of vessel. *Bot.Gaz.* 89: 67-94.
- Gadek P., E. Fernando, C. Quinn, S. Hoot, T. Terrazas, M. Sheahan & M. Chase. 1996. Sapindales: molecular delimitation and infraordinal groups. *American Journal of Botany* 83: 802-811.
- Gámez L. 2013. Estudio Ecoanatómico de cuatro especies Arbóreas de Malvaceae en la Estación experimental Caparo, Estado Barinas (Venezuela). *Pittieria* 37: 41-51.
- Gangenova E., A. Guzmán & F. Marangoni. 2012. Diversidad de anfibios anuros del Parque Nacional El Palmar (provincia de Entre Ríos, Argentina). *Cuadernos de Herpetología*, 26: 13-20.
- García Esteban L., P. Palacios de Palacios, A. Guindeo Casasús, L. García Esteban, I. Lázaro Durán, L. González Fernández, Y. Rodríguez Labrador, F. García Fernández, I. Bobadilla Maldonado & A. Camacho Atalaya. 2002. Anatomía e identificación de coníferas a nivel de especie. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid, Ediciones Mundi Prensa. 412 pp.
- García N.O., M.A. Ghietto & M.L. Silber. 2000. About the relations between ENSO and rainfalls in the southeast of South America. 15th Conference on Hydrology, Abstract. 4 pp.
- Garralla S. & L. Anzótegui. 2012. Otros componentes de la megafloora miocénica de la Formación Chiquimil en la localidad Cerro Pampa, provincia de Catamarca, Argentina. XVIII Reunión de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas (UNNE), CB 009. Corrientes, Argentina.
- Gasson P. 1994. Wood anatomy of the tribe Sophoreae and related Caesalpinioideae and Papilionoideae. In 'Advances in legume systematics 6, structural botany'. (Eds IK Ferguson, S Tucker) pp. 205–249. (Royal Botanic Gardens, Kew: London)
- Gasson P. 1996. Wood anatomy of the tribe Swartzieae with comments on related Papilionoid and Caesalpinioideae Leguminosae. *IAWA Journal* 17: 45-75.
- Gasson P. & P. Webley. 1999. Wood anatomy of *Exostyles venusta* (Swartzieae, Papilionoideae, Leguminosae). *IAWA Journal* 20(1): 59-66.
- Gasson P.; C. Trafford & B. Matthews. 2003. Wood anatomy of Caesalpinioideae, in B. B. Klitgaard & A. Bruneau (eds.), *Advances in Legume Sytematics*, part 10: Higher Level Systematics, pp. 63-93. Kew: Royal Botanic Gardens.
- Gasson P, K. Warner & G. Lewis. 2009. Wood anatomy of *Caesalpinia* s.s., *Coulteria*, *Erythrostemon*, *Guilandia*, *Libidia*, *Mezoneuron*, *Poincianella*, *Pomaria* and *Tara* (Leguminosae, Caesalpinioideae, Caesalpinieae). *IAWA J.* 30: 247-276.

- Gasparini G.M. & A. Zurita. 2005. Primer registro fósil de *Tayassu pecari* (Link) (Mammalia, Artiodactyla) en la Argentina. *Ameghiniana* 42(2): 473-480.
- Gazeau F. & J.-Cl. Koeniguer. 1975. Etude d'un bois hétéroxylé de l'Eocène du Vexin français. 100e Congr. Natl. Soc. Sav., Paris, Sci. 2: 75-81.
- Gentile C.A. & H.V. Rimoldi. 1979. Mesopotamia. En: Segundo Simposio de Geología Regional Argentina. (Ed. por Academia Nacional de Ciencias de Córdoba). Córdoba. Volumen I. 185-223.
- Gentry A. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Perú). The University of Chicago Press. Second Edition. Chicago, USA.
- Giménez A. & G. Moglia. 1995. Estructura cortical de Anacardiaceas Argentinas. *Invest. Agr.: Sist. Recur. For.* 4(2): 189-203.
- Giraud A. 2008 (Editor). Sitio Ramsar Jaaukanigás: Biodiversidad, Aspectos Socioculturales y Conservación (Río Paraná, Santa Fe, Argentina). 2da. Edición. Climax N°14, Asoc. Cienc. Nat. Litoral, Comité Intersectorial de Manejo del Sitio Ramsar Jaaukanigás, Ramsar. 145 pp.
- Gnaedinger S. 2007. Podocarpaceae woods (Coniferales) from middle Jurassic La Matilde formation, Santa Cruz province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147: 77-93.
- Gonçalves A. 2006. Contribuição ao conhecimento da anatomia da madeira das famílias: Anacardiaceae, Annonaceae, Aquifoliaceae, Apocynaceae e Araliaceae, através de amostras carbonizadas do lenho de espécies brasileiras. Tesis de grado. Instituto de Florestas da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, UFRRJ. 116 pp.
- Goso C. 2006. Aspectos sedimentológicos y estratigráficos de los depósitos cuaternarios de la costa platense del Departamento de Canelones (Uruguay). *Lat. Am. j. sedimentol. basin anal.*, La Plata, v. 13, n. 1. <[http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1851-49792006000100004&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-49792006000100004&lng=es&nrm=iso)>. 09/III/2015.
- Goso C. & Ubilla 2007. Cuaternario RS. Integrando cohecimientos. ULBRA-CANOAS, RS. 20-22 De Junio de 2007. 21-22 pp.
- Gothan W. 1908. Die fossilen Hölzer von der Seymour- und Snow Hill- Insel. In: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar-Expedition* 3(8): 1-33.
- Gottwald H.P.J. 1994. Tertiäre Kieselhölzer aus dem Chindwinn-Bassin im nordwestlichen Myanmar (Birma). *Documenta Naturae* 86: 1-90. München
- Govaerts R. & J. Dransfield. 2005. World Checklist of Palms. Kew. The Board of Trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew. 223 pp.
- Gray V. 1993. Origen y rutas de dispersión de los Mangles: una revisión con énfasis en las especies de América. *Acta Botánica Mexicana* 206: 1-13.
- Gregory M. 1994. Bibliography of systematic wood anatomy of dicotyledons. *IAWA Journal*, Supplement 1: 1-265.
- Gregory M., I. Poole & E. Wheeler. 2009. Fossil dicot wood names – an annotated with full bibliography. *IAWA Journal*, Supplement 6. 202 pp.
- Greguss P. 1955. *Identification of living gymnosperms in the basis of xylotomy*. Akadémiai Kiadó. Budapest. 263 pp.
- Guaglianone E.R. 1998 (1999). Combretaceae. En: A.T. Hunziker (ed.), *Flora Fanerogámica Argentina* 58: 1-8.
- Guleria J.S., S.S Gupta & Rashmi Srivastava. 2001. Fossil woods from Upper Tertiary sediments of Jammu region (Jammu & Kashmir) North-West India and their significance. *Palaeobotanist* 50: 225-246.
- Gupta S. & M. Agarwal. 2008. Wood anatomy of Anacardiaceae from India with special reference to the systematic position of *Rhus*. *IAWA Journal* 29: 79-106.
- Guimarães R. 2009. Anatomia do lenho de *Anadenanthera Colubrina* em diferentes fitofionomias da Floresta Atlântica no Estado do Rio de Janeiro: Ilha Grande e Itatiaia. Rio de Janeiro. 44 pp.
- Haston E.M., G.P. Lewis & J.A. Hawkins. 2005. A phylogenetic reappraisal of the *Peltophorum* group (Caesalpinieae: Leguminosae) based on the chloroplast *TRNL-F*, *RBCL* and *RPS16* sequence data. *Amer. J. Bot.* 92: 1359-1371.
- Herendeen P., W. Crepet & D. Dilcher. 1992. The fossil history of the Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. In: Herendeen PS & Dilcher DL (eds.), *Advances in Legume Systematics*, part 4: 303–316. The fossil record. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Henderson A., G. Galeano & R. Bernal. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 313 pp.
- Herendeen P.S. 1992a. The fossil history of the leguminosae from the Eocene of southeastern North America. En: Herendeen y D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 4. The fossil Record*, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 85-160.]
- Herendeen P.S. 1992b. The fossil history of the leguminosae: Phylogenetic and Biogeographic implication. En: Herendeen y D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 4. The fossil Record*, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 303-316.
- Herendeen P.S. 1995. Phylogenetic relationships of the tribe Swartzieae. In M.D. Crisp & J.J. Doyle [eds.], *Advances in Legume Systematics 7, Phylogeny*: 123-132. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hernández H. 1995. Estudio de Xilema secundario de las Lauraceae Argentinas. *Lilloa* 38(2): 41-71.
- Hoffman A. 1982. Flora silvestre de Chile, Zona Araucana. Edición 4. Fundación Claudio Gay, Santiago. 258 pp.
- Holdridge L. & L. Poveda. 1975. Arboleg de Cogta Rica. Vol. 1. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Hollick A. 1924. A review of the fossil flora of the West Indies, with descriptions of new species. *New York Botanical Garden Bulletin* 12: 259-323.
- Hollick A. 1930. The Upper Cretaceous floras of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 159: 1-123.
- IAWA Committee. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull. n. s.* 10 (3): 219-332.
- IAWA Committe. 2004. IAWA list of microscopic feature for softwood identification. (Ed) E.A. Wheeler, P. Baas y P.E. Gasson 430 pp.
- IBD. 2011. Flora del Conosur. Catálogo de las plantas vasculares. (consulta 28 de Agosto, 2011). <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp>
- Idárraga-Piedrahita A., R.D.C. Ortiz, R. Callejas Posada & M. Merello. 2011. Flora de Antioquia. Catálogo de las Plantas Vasculares, vol. 2. Listado de las Plantas Vasculares del Departamento de Antioquia. 1-939.
- INSIDE WOOD. 2004-*onwards*. Publicada en Internet. <http://insidewood/lib.ncsu.edu/search>.
- Iriondo M. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 11: 125-141.
- Iriondo M. 1996. Estratigrafía del Cuaternario de la Cuenca del río Uruguay. 13° Congreso Geológico Argentino y 3° Congreso de Exploración de Hidrocarburos (Buenos Aires). Actas 4, 15-25.
- Iriondo M. 1998. Loess in Argentina: temperate and Tropical, Excursion guide N8 3. International Union for Quaternary Research. International Joint Field Meeting, 12 pp.
- Iriondo M. & D. Kröhling. 1997. The tropical loess. In: Zhisheng, A., Weijian, Z. (Eds.), *Quaternary Geology*. Proc. 30th International Geological Congress. VSP International Sciences Publishing, Beijing. 61-77.
- Iriondo M. & D. Kröhling. 2004. The parent material as the dominant factor in Holocene pedogenesis in the Uruguay River Basin. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 1(21): 175-184.
- Iriondo M. & D. Krohling. 2007. Geomorfología y sedimentología de la Cuenca Superior del Río Salado (Sur de Santa Fe y Noroeste de Buenos Aires, Argentina). *Lat. Am. j. sedimentol. basin anal* 14(1): 1-23. Disponible en: <[http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1851-49792007000100001&lng=es&nrm=iso](http://www.scielo.org.ar/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1851-49792007000100001&lng=es&nrm=iso)>. ISSN 1851-4979.
- Iriondo M. & D. Kröhling. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el Presente hasta dos millones de años atrás). Colección Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Litoral. 330 pp. Santa Fe.
- Iriondo M., M. Parma & J. Paggi. 2007. *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Springer Verlag, 380 p., New York
- Jansen S., A. Pletsers, D. Rabaey & F. lens .2008. Vestured pits: a diagnostic character in the secondary xylem of Myrtales. *Journal of Tropical Forest Science* 20(4): 147-155.
- Jeyasingh D. & M. Devadass. 1996. A new species and new report of species of petrified angiosperm woods from the Cuddalore Sandstones, Tamil Nadu, India. *Rheedea* 6(1): 103-113.
- Jiménez Q. 1999. Árboles maderables en peligro de extinción en Costa Rica. II edición. Instituto Nacional de Biodiversidad. 163 pp.

- Jordan G.J. 1997. Contrasts between the climatic ranges of fossil and extant taxa: causes and consequences for paleoclimatic estimates. *Australian Journal of Botany* 45, 465-474.
- Judd W.S. & S.R. Manchester. 1997. Circumscription of Malvaceae (Malvales) as determined by a preliminary cladistic analysis of morphological, anatomical, palynological and chemical characters. *Brittonia* 49: 384-405.
- Judd W.S., C. Campbell, E. Kellogg, P. Stevens & M. Donoghue. 2002. Plant systematics, a phylogenetic approach, 2nd ed. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 576 pp.
- Junac. 1981. Descripción general y anatómica de 105 maderas del grupo Andino. Junta del Acuerdo de Cartagena. Proyecto PADT-REFORT, Lima.
- Kawasaki M.L. 2007 (2013). Vochysiaceae. In: Kubitzki, K. (ed.) The families and genera of vascular plants. Flowering plants eudicots, Springer, p. 480-487. doi:10.1007/978-3-540-32219-1\_55
- Kemp R., M. Zárate, P. Toms, M. King, J. Sanabria & G. Argüello. 2006. Late Quaternary paleosols, stratigraphy and landscape evolution in the Northern Pampa, Argentina. *Quat. Res.* 66:119-132.
- Kidwell S., F. Fúrsich & T. Aigner. 1986. Conceptual framework for the Analysis and classification of Fossil concentrations. Research reports. *PALAIOS* (1): 228-238.
- Koeppen R.C. 1980. Silica bodies in wood of arborescent Leguminosae. *IAWA Bull.* n.s. 1: 180-184.
- Kostermans A. 1936. Revision of the Lauraceae I. *Recueil des Travaux Botaniques Neerlandais* 33: 719-757.
- Kramer K. 1974. Die Tertiären Hölzer Südost-Asiens (Unter Ausschluss der Dipterocarpaceae). 1. Teil. *Palaeontographica Abt. B* 144: 45-181.
- Krentkowski F. & M. Duarte. 2012. Morpho-anatomical analysis of *Aspidosperma olivaceum* and *A. polyneuron*, Apocynaceae. *Revista Brasileira de Farmacognosia*. 9 pp.
- Kröhling D. 2009. La Formación El Palmar, una unidad fluvial asignable al subestadio cálido EIO 5a (Pleistoceno Tardío) de la cuenca del Río Uruguay. *Natura Neotropicalis*. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, 22 pp.
- Kröhling D. & M. Iriondo. 2008. Paleoambientes cuaternarios inferidos a partir del registro estratigráfico de la Cuenca del Río Uruguay. *Actas del XVII Congreso Geológico Argentino, Jujuy*. 710-711.
- Kribs D. 1935. Salient lines of structural specialization in the Wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547-557.
- Kribs D.A. 1968. Commercial foreign woods on the American market. Dover, New York.
- Kruse H. O. 1954. Some Eocene dicotyledonous woods from Eden Valley, Wyoming. *The Ohio Journal of Science* 54: 243-268.
- Kukachka B.F. & L.W. Rees. 1943. Systematic anatomy of the woods of the Tiliaceae. *Univ. Minnesota Agric. Exper. Stat. Tech. Bull.* 158: 1-70.
- Kukla G. 2000. The last interglacial. *Science*. 287:987-988.
- Kvaček Z. 2004. Early Miocene records of *Craigia* (Malvaceae s.l.) in the Most Basin, North Bohemia-Whole plant approach. *Journal of the Czech Geological Society* 49: 161-171.
- Kvaček Z. 2006. Fossil fruits of *Reevesia* (Malvaceae, subfam. Helicteroideae) and associated plant organs (seeds, foliage) from the Lower Miocene of North Bohemia (Czech Republic). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Monatshefte* (7): 431-448.
- Kvaček Z. 2008. Whole-plant reconstructions in fossil angiosperm research. *International Journal of Plant Sciences* 169: 918-927.
- Kvaček Z., C. Buzek & S.R. Manchester. 1991. Fossil fruits of *Pteleaecarpum*-Weyland Tiliaceous, not Sapindaceous. *Botanical Gazette* 152: 522-523.
- Kvaček Z., S.R. Manchester, R. Zetter & M. Pinggen. 2002. Fruits and seeds of *Craigia bronni* (Malvaceae-Tilioideae) and associated flower buds from the late Miocene Inden Formation, Lower Rhine Basin, Germany. *Review of Palaeobotany and Palynology* 119: 311-324.
- Laskowski L. E. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del "Semeruco" *Malpighia emarginata* DC. Cultivado en dos localidades del estado de Lara, Venezuela. *Bioagro* 12(2): 33-40.
- Lavin M. P. Herendeen & M.F. Wojciechowski. 2005. Evolutionary Rates Analysis of Leguminosae Implicates a Rapid Diversification of Lineages during the Tertiary. *Syst. Biol.* 54(4): 530-549.
- Leisman G.A. 1985. A fossil Lauracean (*Cryptocarya*) wood from the Tertiary of eastern Victoria, Australia. *American Journal Botany* 72: 888-896.

- Leisman G.A. 1986. *Cryptocaryoxylon gippslanicum* gen. et sp. nov., from the Tertiary of Eastern Victoria. *Alcheringa* 10: 225-234.
- Lemoigne Y. 1978. Flores Tertiaries de la haute vallee de l'Ómo (Ethiopie). *Palaeontographica* 165B: 89-157.
- Lemoigne Y, J. Beauchamp & E. Samuel. 1974. Etude paléobotanique des dépôts volcaniques d'âge tertiaire des bordures est et ouest du système des rifts éthiopiens. *Geobios* 7: 267-288.
- León W. 2000. Anatomía del leño de 17 especies del género *Ocotea* Aublet. *Pittieria* 29/30: 53-65.
- León W. 2001a. Anatomía del leño de 85 especies de la familia Lauraceae Juss. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Universidad de Los Andes. Mérida. Venezuela. 114 p. (Mimeografiado).
- León, W. 2001b. Anatomía de la madera de 15 especies del género *Ocotea* Aublet (Lauraceae). *Acta Botánica Venezolana* 21 (1): 13-36.
- León W. 2001c. Anatomía del leño, aspectos ecológicos y filogenia en Mangles de Venezuela. *Revista Forestal de Venezuela* 45(2): 191-203.
- León W. 2003a. Estudio anatómico del Xilema secundarios de 17 especies de la Familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Botánica Venezolana* 1(26): 1-30.
- León W. 2003b. Anatomía Xilemática comparativa de los Géneros *Qualea* y *Ruizterania* (Vochysiaceae). *Revista Pittieria* N° 32: 69-81.
- León W. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un Bosque Seco Tropical de Venezuela. *Acta Botánica Venezolana* 28 (2): 257-273.
- León W. 2006. Anatomía de la madera de 13 especies del orden Sapindales que crecen en el Estado Mérida, Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 269-296.
- León W. 2007. Anatomía de Madera en especies de *Terminalia* L. en Venezuela. *Ernstia* 17(1):35-53.
- León W. 2008. Anatomía de madera en 31 especies de la subfamilia Mimosoideae en Venezuela. *Revista Colombia Forestal* 11: 113-135.
- León W. 2011. Anatomía de la madera de 26 especies del género *Aspidosperma* Mart. (Apocynaceae). *Acta Botánica de Venezuela* 34 (1): 127-151.
- León W. & N. Espinoza De Pernía. 2000a. Estudios anatómicos del leño de ocho especies del género *Aniba* Aublet (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana* 44 (1): 37-46.
- León W. & N. Espinoza De Pernía. 2000b. Estudios anatómicos del leño de siete especies del género *Beilschmiedia* Nees (Lauraceae). *Revista Forestal Venezolana* 44 (1): 47-36.
- León W. & N. Espinoza de Pernía. 2001. Anatomía de madera. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- Léonard J. 1950. Étude botanique des copaliers du Congo belge. *Publications de l'I.N.É.A.C. Série Scientifique* 45: 1-158.
- Léonard J. 1996. Les délimitations des genres chez les Caesalpinioideae africaines (Detarieae et Amherstieae) (1957-1994). En L. J. G. van der Maesen et al. (eds.), *The Biodiversity of African Plants*. 443-455.
- Leonard J. 1999. *Colophospermum* n'est pas synonyme d'*Hardwickia* (Caesalpinaceae) Conclusion d'une méthode objective de travail. *Bulletin du Jardin botanique National de Belgique* 67: 21-43.
- Levit J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. 2nd. Edition. Academic Press, New York.
- Lewis G., B. Schrire, B. Mackinder & M. Lock. 2005. Page 592 in *Legumes of the world*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Lima R.S. P.L. Oliveira & L. Rodrigues. 2009. Anatomia do lenho de *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong (Leguminosae-Mimosoideae) ocorrente em dois ambientes. *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo* 32 (2): 361-374.
- Lindorf H. 1994. Eco-Anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15(4): 361-376.
- Li J., D.C. Christophel, J.G. Conran & H. Li-W. 2004. «Phylogenetic relationships within the 'core' Laureae (*Litsea* complex, Lauraceae) inferred from sequences of the chloroplast gene *matK* and nuclear ribosomal DNA ITS regions.». *Plant Systematics and Evolution* 246: 19-34.
- Liggieri C., M. Sardi, D. Obregón, S. Morcelle & N. Priolo. 2009. Análisis multivariado de las proteasas de la familia Asclepiadacea. *Dominguezia* 25(1): 13-20.

- Lindorf H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA* 15(4): 361-376.
- Linneo K. Von. 1767. *Systema naturae* (12 ed., 2a parte).
- López, 2014. [http://cedinfor.lamolina.edu.pe/Articulos\\_RFP/Vol10\\_no1-2\\_80-81\\_\(14\)/vol10\\_art10.pdf](http://cedinfor.lamolina.edu.pe/Articulos_RFP/Vol10_no1-2_80-81_(14)/vol10_art10.pdf) [consultado Enero de 2015]
- López-Portillo J. & E. Ezcurra. 2002. Los manglares de México: Una revisión. *Maderas y Bosques* 8(1): 27-51.
- Louvet P. 1964. Sur une Combretaceae fossilenouvelle du Tinrhert (Algerie). *89° Congres Société Savantes*. 281-301.
- Louvet P. 1965 [1966]. Sur une nouvelle légumineuse fossil du Tinrhert, *Afzelioxylon kiliani* n. gen. n. sp. *C.R. 90e Congr. Natl. Socs Sav., Paris Sect. Sci.* 2: 317-332.
- Luckow M. 2005. Tribo Mimosaceae. Pp. 163-183. In: Lewis, G.P.; Schrire, B.; Mackinder, B. & Lock, M. (Eds.). *Legumes of the world*. Kew, Royal Botanic Gardens.
- Luna M., M. Murace, G. Robledo & M. Saparrat. 2012. Characterization of *Schinopsis haenkeana* Wood decayed bay *Phellinus chaquensis* (Basidiomycota, Hymenochaetales). *IAWA Journal* 33(1): 91-104.
- Lutz A.I. 1978. Estudio anatómico del estípite de seis géneros de Palmae del NE de Argentina. *Facena* 2: 69-90.
- Lutz A.I. 1979. Maderas de angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena* 3: 39-63.
- Lutz A.I. 1980. *Palmoxylon concordiense* n. sp. del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, República Argentina. II Congreso Argentino de Paleobotánica y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología. Tomo III: 129-140. Buenos Aires.
- Lutz A.I. 1981. *Entrerrioxylon victoriensis* nov. gen. et sp. (Leguminosae) del Mioceno Superior (Fm. Paraná) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena*, 4: 21-29.
- Lutz A.I. 1984. *Palmoxylon yuqueriense* n. sp. del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Actas: 197-207, Corrientes.
- Lutz A.I. 1986. Descripción morfo-anatómica del estípite de *Palmoxylon concordiense* Lutz del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena* 6: 17-32.
- Lutz A.I. 1987. Estudio anatómico de maderas terciarias del Valle de Santa María (Catamarca-Tucumán), Argentina. *Facena* 7, 125-143.
- Lutz A.I. 1991. Descripción anatómica de *Mimosoxylon* sp. Del Plioceno (Formación Ituzaingó) de la provincia de Corrientes, Argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 22, 3-10.
- Mabberley D.J. 1990. *The Plant Book*. Cambridge University Press, Cambridge
- Mackinder B. 2005. Tribe detarieae. In: Lewis G, Schrire B, Mackinder B, Lock M, eds. *Legumes of the world*. Kew: Royal Botanic Gardens, 69-109
- Madriñán S. 2004. *Rhodostemonodaphne* (Lauraceae). *Flora Neotropica*. Monograph 92. New York, New York Botanical Garden.
- Mädel-Angeliewa E. & 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 Abteilung B* 142: 117-136.
- Malvárez A. 1999. El Delta del Río Paraná como mosaico de humedales. En Malvárez A. (ed.) *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*, Taller ecologista: 35-53, Montevideo.
- Mainieri C. 1958. Madeiras denominadas Caixeta. *Inst. Pesq. Tec., Sao Paulo*, No. 572, 94 pp.
- Mainieri C. & J. Peres. 1989. Fichas de características das madeiras brasileiras. Instituto de Pesquisas Tropicales. Sao Paulo.
- Manchester S.R. & R.B. Miller. 1978. Tile cells and their occurrence in malvlean fossil woods. *IAWA Bull.* 1978/2-3: 23-28.
- Manchester S, Z. Chen & Z. Zhou. 2006. Wood anatomy of *Graigia* (Malvales) from southeastern Yunnan, China. *IAWA Journal* 27 (2): 129-136.
- Mansano V. de F. & M.D. Vianna Filho. 2004 Uma reavaliação taxonômica da América do Sul: gênero *Holocalyx* (Leguminosae, Papilionoideae). *Brittonia* 62(2): 110-115.

- Marchiori J.N. & G.I. Muñiz de. 1996. Anatomía do xilema secundário de *Mimosa pilulifera* Benth. *Ciência Florestal* 6(1): 65-75.
- Marconetto M. B. 2009. Rasgos anatómicos asociados al estrés hídrico en carbón vegetal arqueológico, Valle de Ambato (Catamarca), fines del primer milenio. *Darwiniana* 47(2): 247-259.
- Marino G.D. & J.F. Pensiero. 2006. Catálogo de los árboles y arbustos de la provincia de Santa Fe (Argentina). *Com. Mus. Prov. Cs. Nat. «Florentino Ameghino»* 12: 1-28.
- Martijena N. 1987. Wood anatomy of *Lithraea ternifolia* (Gill.) Barkley & Rom. (Anacardiaceae). *IWA Bulletin* 8: 47-52.
- Martín García J. M., G. Delgado, M. Sánchez-Marañón, J. Párraga & R. Delgado. 1996. Los suelos rojos en las principales clasificaciones. Revisión. *Geogaceta* 20 (5): 1123-1126.
- Martínez L.C.A. & A.I. Lutz. 2006. Un nuevo género de Fabaceae fósil de la Formación Chiquimil (Mioceno Superior), Catamarca, Argentina. IX° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Resúmenes 44 pp.
- Martínez L.C. & R. Pujana. 2010. Sobre la presencia de *Resinaxylon schinusoides* Pujana en la Formación San Julián (Oligoceno), Santa Cruz, Patagonia argentina. *Ameghiniana* 47 (4): 535-539.
- Martínez L.C.A. & R. Rodríguez Brizuela. 2011. *Gleditsioxylon riojana* nov. sp. en el Neógeno de Argentina. Sus relaciones paleoambientales y biogeográficas. *Geobios* 44: 461-472.
- Martínez L.C.A. 2012. Estípites de palmera en el Campaniano del Grupo Neuquén, Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): 585-593.
- Martínez-Cabrera H.I., S.R. Cevallos-Ferriz & 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.
- Martínez Millán M. 2000. Biogeografía Histórica (Terciario y Cuaternario) de Anacardiaceae con base en caracteres anatómicos de la madera. Tesis. Universidad Autónoma de México.
- Martínez-Millán M. & S. Cevallos-Ferriz. 2005. Arquitectura foliar de Anacardiaceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76 (2): 137-190.
- MacDonald M.I.D. & J.H. Jefferson. 1985. Orientation studies of waterlogged wood: A paleocurrent indicator? *Journal of Sedimentary Petrology* 55(2): 235-239.
- Mautino L.R., L. Anzótegui & R. Herbst. 1997. Análisis palinológico de la localidad Nacimientos de Abajo, Neógeno en la Sierra de Hualfín, Departamento Belén, Catamarca, Argentina. *Geociencias* 2 (número especial): 121-127.
- Mautino L.R., G. Cuadrado & L. Anzótegui. 2002. Diversidad y significado evolutivo del polen de Malvaceae en la Formación San Jose (Mioceno Medio), Tucumán, Argentina. <http://www.unne.edu.ar/unnevieja/Web/cyt/cyt/2002/06-Biologicas/B-017.pdf> [consultada en septiembre de 2014].
- Melandri J.L. & N. Espinoza de Pernia. 2009. Wood anatomy of tribe Detarieae and comparison with tribe Caesalpinieae (Leguminosae, Caesalpinioideae) in Venezuela. *Rev. Biol. Trop.* 57 (1-2): 303-319. (*Int. J. Trop. Biol.* ISSN-0034-7744).
- Menéndez C.A. 1962. Leño petrificado de una leguminosa del terciario de Tiopunco, provincia de Tucumán. *Ameghiniana* 2, 121-126.
- Metcalf C. 1987. *Anatomy of the Dicotyledons*. Volumen III. Clarendon, Oxford. 224 pp.
- Metcalf C.R. & L. Chalk. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* 2 Vol. Clarendon Press, Oxford. 724 pp.
- Metcalf C.R. & L. Chalk. 1957 *Anatomy of the Dicotyledons* 1 Vol. Clarendon Press, Oxford. 743 pp.
- Medlyn D. & W. Tidwell. 2002. *Mesembrioxylon obscurum*, a new combination for Araucarioxylon? *Obscurum knowlton*, from the upper Jurassic Morrison Formation, Wyoming. *Western North American Naturalist* 62(2): 210-217.
- Mez C. 1889. Lauraceae Americanae. *Jahrb. kgl. bot. Gart. Berlin* 5: 1-556.
- Middleton D.J. 2007. Apocynaceae (subfamilies Rauvolfioideae and Apocynoideae), *Flora Malesiana*, ser. I, Seed plants, vol. 18. The National Herbarium of the Netherlands, Leiden, The Netherlands.
- Miller C.N. 1988. The origin of modern conifer families. Pp. 448-86 in Beck, C.B. (ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. (Columbia University Press: New York).
- Miller R.B. 2007. Fluorescent woods of the world. In: J.H. Flynn, Jr. (ed.), *A Guide to the More Useful Woods of the World*. Forest Products Society, Madison, WI. 271-305.

- Miller R. & P. Détienne. 2001. Major Timber Trees of Guyana Wood Anatomy. Tropenbos Series 218 pp.
- Miller A., R. Sam Williams, W. Stockman & F. Green. 2003. Characteristics of the ten tropical Hardwoods from certified forests in Bolivia. Part II natural durability to decay fungi. Wood and Fiber Science. 35(3): 429-433.
- Mirioni H. 1965. Étude anatomique de quelques bois Tertiares de Colombie. *Boletín de Geología, Universidad Industrial de Santander* 20: 27-59.
- Moglia G. & A. M. Giménez. 1998. Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña argentina. *Investigaciones Agrarias: Sistemas de Recursos Forestales* 7: 53-71.
- Moglia J. & C. Lopez. 2001. Variabilidad radial de algunos caracteres anatómicos de *Aspidosperma quebracho-blanco*. *Rev. Bosque Universidad Austral de Chile*. 22: 3-14 ISSN: 0304-8799.
- Moglia J., D. González & V. Sanchez. 2012. Anatomía del leño y dendrología del Quebracho lagunero *Aspidosperma triternatum* (Apocynaceae). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47 (1-2): 15-22.
- Mogni V.Y., L.J. Oakley & D.E. Prado. 2015. The Distribution Of Woody Legumes In Neotropical Dry Forests: The Pleistocene Arc Theory 20 Years On. *Edinburgh journal of botany* 72 (1): 35-60.
- Moraes P.L.R. de. 2007(2006). Taxonomy of *Cryptocarya* species of Brazil. ABC Taxa Series 1. 1-191.
- Morillo G. 1995. In: Berry, P.E., B. Holst & K. Yatskievych (eds.). *Flora of the Venezuelan Guayana. Vol. 2: Pteridophytes, Spermatophytes. Acanthaceae–Araceae*, 481-490. Missouri Botanical Garden Press. St. Louis.
- Morrone J.J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Vol. 3. M&T-Manuales & Tesis SEA, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 148 pp.
- Morrone J.J. 2014. Biogeographical regionalisation of the Neotropical region. *Zootaxa* 3782 (1): 1-110.
- Morrone J.J. & E. Lopretto. 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *Journal of Biogeography* 21: 97-109.
- Morley R.J. 2000. Origin and evolution of tropical rain forests. (Ed) John Wiley & Sons. 362 pp. New York.
- Mosbrugger V. 1999. The nearest living relative method. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.), *Fossil Plants and Spores Modern Techniques*. The Geological Society, London. 261-265.
- Mosbrugger V. & T. Utescher. 1997. The coexistence approach method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 134: 61-86.
- Mourier T., P. Bengtson, M. Bonhomme, E. Buge, H. Cappetta, J. Crochet, M. Feist, K. Hirsch, E. Jaillard, G. Laubacher, J. Lefranc, M. Moullade, C. Noblet, D. Pons, J. Rey, B. Sigt, Y. Tambareau & P. Taquet. 1988, The Upper Cretaceous-Lower Tertiary marine to continental transition in the Bagua basin, Northern Peru. *Newslett. Stratigr.* 19: 143-177.
- Moya E. & M. Brea. 2015. In press. The first fossil wood of Vochysiaceae from Argentina: Upper Pleistocene Arroyo Feliciano Formation. *Revista Brasileira de Paleontologia*. Rio de Janeiro (Brazil). ISSN 1519-7530.
- Muñoz J de D. 2000. Flora fanerógamica Argentina. Fascículo 65. 153. Anacardiaceae. Proflora. 29 pp
- Muñoz J de D. 2009. *Las plantas medicinales de la flora de la provincia de Entre Ríos, Argentina*. Paraná: UNT-UADER.
- Müller-Stoll W. R. & E. Mädler. 1967. Die Fossilen Hölzer Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und beschreibungen älter und neue Arten. *Paleontographica* B119: 95-174.
- Müller-Stoll W.R. & J. Schultze-Motel. 1990. Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura Teil: Abietoid (modern) getüpfelte Hölzer. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 141: 61-77.

- Muñiz G.I.B., S. Nisgoski, R. França, F. Schardosin. 2012. Anatomia comparativa da madeira e carvão de *Cedrelinga catenaeformis* Ducke e *Enterolobium schomburgkii* Benth. para fins de identificação. *Scientia Forestalis* 40 (94): 291-297.
- Murphy P.G. & A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annu Rev Ecol Syst* 17: 67-88.
- 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 à paleoanatomia vegetal. II. Madeiras fósseis do Território do Acre (Alto Juruá), Brasil. Divisão de Geologia e Mineralogia. *Boletim* 195: 1-54.
- Nardi Berti R. & M. Edlmann Abbate. 1992. Legnami tropicali importati in Italia: anatomia e identificazione. Vol. II. America Latina. CNR, Firenze. 406 pp.
- Natura. 2002. Manglares. <http://escenarios.com/natura/manglares.htm>
- Navale G. 1964. *Anogeissusoxylon indicum* gen. et sp. nov. from the Tertiary rocks near Pondicherry, India. *The Palaeobotanist* 11: 154-158.
- Nishida M., T. Ohsawa & H. Nishida. 1990. Anatomy and affinities of the petrified plants from the Tertiary of Chile VI. *Bot. Mag. Tokyo* 103: 255-268.
- Nishida S. 1999. Revision of *Beilschmiedia* (Lauraceae) in the Neotropics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86: 657-701.
- Normand D. & J. Paquis. 1976. Manuel d'identification des bois commerciaux. Tome 2. Afrique guinéo-congoise. Centre Technique Forestier Tropical. Nogent-sur-Marne. France 335 pp.
- Oakley L.J., D. Prado & J. Adámoli. 2005. Aspectos Biogeográficos del Corredor Fluvial Paraguay-Paraná. En: Aceñolaza, F.G. (ed.). *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial Argentino II*. INSUGEO, Miscelánea 14: 245-258.
- Oliveira E.V. & J.C. Pereira. 2009. Intertropical Cingulates (Mammalia, Xenarthra) from the Quaternary of Southern Brazil: Systematics and Paleobiogeographical Aspects. *édison R. Rev. Bras. Paleontol.* 12(3): 167-178.
- Ortiz T. 1888. Paleontología de Entre Ríos. En: (Ed.) Cayetano Ripoll, La Provincia de Entre Ríos bajo sus diversos aspectos. Museo de la Provincia. Paraná.
- Pan A., B. Jacobs, J. Dransfield & W. Baker. 2005. The fossil history of palms (Arecaceae) in Africa and New record from the Late Oligocene (28-27 Mya) of north-western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 69-81.
- Pan A.D. & B.F. Jacobs. 2009. The earliest record of the genus *Cola* (Malvaceae sensu lato: Sterculioideae) from the Late Oligocene (28-27 Ma) of Ethiopia and leaf characteristics within the genus. *Plant Systematics and Evolution* 283: 247-262.
- Pan A.D., F.B. Jacobs & P.S. Herendeen. 2010. Detarieae sensu lato (Fabaceae) from the Late Oligocene (27.23 Ma) Guang River flora of north-western Ethiopia. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 2010, 163, 44-54.
- Pardo R. 2012. Estudio de las características anatómicas de la madera de *Peltophorum dubium* Griseb. – “Ibira Pita”. Bachelor thesis. Ingeniería en Recursos Naturales y Medio Ambiente. Universidad Nacional de Salta. Salta, Argentina. 105 pp.
- Parra J. 2009. Determinación de índices de Vulnerabilidad y Mesomorfía en especies de Laurales de la selva San Eusebio (Merida, Venezuela). *Pittieria* 34: 13-22.
- Patel R. 1967. Wood anatomy of Podocarpaceae Indigenous to New Zealand. *N. Z. Journal of Botanic* 2(5): 171-184.
- Patel R. 1987. Wood anatomy of the dicotyledons indigenous to New Zealand. Lauraceae. *New Zealand Journal of Botany* 25: 477-488.
- Patterer N.I., A. F. Zucol & C.A. González. 2011. Análisis Fitolítico foliar de las principales especies de Palmeras (Arecaceae) de la Argentina. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. Misiones 7-10 de Octubre. En *Boletín Sociedad Argentina de Botánica* 46 (Supl.). pag. 260.
- Patterer N.I. & A.F. Zucol. 2011. Plant Communities Phytolith Assemblages relationships with native flora from El Palmar National Park (Entre Ríos province, Argentina). 8th International Meeting on Phytolith Research. Estes Park, Colorado, USA. Sept. 15-17. Abstracts. 43-44 p.
- Patterer N. 2012. Análisis fitolítico de la Formación El Palmar (Pleistoceno Superior) en la Cuenca del Río Uruguay (Este de la Provincia de Entre Ríos). Ph. D. Thesis. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba. 307 pp.

- Paula J. de & J. Alves. 2007. 897 Madeiras Nativas do Brasil. Anatomia dendrologia- dendrometria-produção. Cinco continentes editorial Ltda, Porto Alegre, Brasil, 438 pp.
- Paz Pérez Olvera De La C., T. Carmona Valdovinos & M. Rogel Gómez. 1980. Estudio anatómico de la madera de 43 especies tropicales. Boletín Técnico Número 63. INIF, México. 276 pp.
- Pearson R.S. & H. Brown. 1932. Commercial Timbers of India. Their Distribution, Supplies, Anatomical Structure, Physical and Mechanical Properties and Uses. Volume I. Government of India, Central Publication Branch, Calcutta, 548 pp.
- Pell S. 2004. Molecular systematics of the cashew family (Anacardiaceae). PhD diss. Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge. 193 pp.
- Pell S. & L. Urbatsch. 2000. Evaluation of evolutionary relationships in Anacardiaceae using matK sequence data. *Amer. J. Bot.* 87 (suppl.): 149 pp.
- Pell S. & L. Urbatsch. 2001. Tribal relationships and character evolution in the cashew family (Anacardiaceae): inferences from three regions in the chloroplast genome. In *Botany 2001 Abstracts*. Botanical Society of America, 132 pp.
- Pennington R.T., B.B. Klitgaard, H. Ireland & M. Lavin. 2000. New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. In P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds.], *Advances in legume systematics*, part 9, 233–248. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Pennington R.T., M. Lavin, H. Ireland, B. Klitgaard, J. Preston & J.-M. Hu. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast trnL intron. *Systematic Botany* 26: 537-556.
- Pennington R.T., M. Lavin, D.E. Prado, C.A. Pendry, S.K. Pell & C.A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences* 359: 515-358.
- Pérez A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy. Mérida, Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 33: 43-51.
- Petriella B. 1972. Estudio de maderas petrificadas del Terciaria Inferior del área Central de Chubut (Cerro Bororó). *Revista del Museo de la Plata (Nueva Serie) Sección Paleontología* 6. 159-254.
- Philippe, M., Bamford, M., McLoughlin, S., Alves, L.S.R., Falcon-Lang, H.J., Gnaedinger, S., Ottone, E.G., Pole, M., Rajanikanth, A., Shoemaker, R.E., Torres, T., Zamuner, A. 2004. Biogeographic analysis of Jurassic–Early Cretaceous wood assemblages from Gondwana. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 129, 141-173.
- Philippe M. & M.K. Bamford. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148, 184-207.
- Phillips E.W.J. 1941. The Identification of Coniferous Woods by their Microscopic Structure. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* 52: 259-320.
- Poole I., D. Cantril & T. Utescher. 2005. A multi-proxy approach to determine Antarctic terrestrial palaeoclimate during the Later Cretaceous and Early Tertiary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 222: 95-121.
- Polhill R.M. 1994. Classification of the Leguminosae. En: Southon I.W. Comp., Bisby F.A., Buckingham J. y Harborne J.B. Eds. *Phytochemical Dictionary of the Leguminosae*. Vol. 1, Plants and Their Constituents: XXXVLVII. Chapman & Hall, Londres.
- Polhill R.M. & P.H. Raven Eds. 1981. *Advances in Legume Systematics*. Part 1, The Royal Botanic Gardens, Kew.
- Pons D. 1980. Les bois fossile du Tertiaire Superieur de la region de Toluviéjo-Corozal (Dep. de Sucre, Colombie). *Comptes Rendus 105° Congrès national des Sociétés savantes*. 163-182.
- Pons D. 1983. Contribution à l'étude paléobotanique du Mésozoïque et du Cénozoïque de Colombie, Thèse Dr. Etat, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 655 pp.
- Pons D. & D. De Franceschi. 2007. Neogene woods from western Peruvian Amazon and palaeoenvironmental interpretation. *Bulletin of Geosciences* 82: 343-354.
- Póvoa de Mattos P. 2003. Anatomia de Madeiras do Pantanal Mato-Grossense (Características microscópicas). 182 pp.
- Prado D.E. 1995. Selva Pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro: 19-52. En: Brown, A.D. & Grau, H.R. (eds.). *Investigación, Conservación y desarrollo en Selvas subtropicales de montaña, Proyecto de Desarrollo Agroforestal - LIEY – UNT*. Tucumán.

- Prado D.E. 2000. Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437-461.
- Prado D.E. & P.E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Prakasa Rao P. S. 1972. Wood Anatomy of some Combretaceae. *Journal Jap. Botanic* 12(47): 359-377.
- Prakash U. 1973. Fossil woods from the Tertiary of Burma. *Palaeobotanist* 20: 48-70.
- Prakash U. 1979. Fossil dicotyledonous woods from the Tertiary of Thailand. *The Palaeobotanist* 26: 50-63.
- Prakash U. 1981. Further occurrence of fossil woods from the lower Simalikbeds of Uttar Pradesh, India. *The Palaeobotanist*. 28-29:374-380.
- Prakash U. & N. Awasthi. 1969. Fossil woods from the Tertiary of eastern India. 1. *The Palaeobotanist* 18: 32-44.
- Privé-Gill C. 1982. Sur deux bois fossiles du Tertiaire du Bassin Parisien et de Limagne: Myrtoïdoxylon noldeae Gottwald et *Grangeonixylon apocynorubioides* n. gen. et sp. 107e Congr. Natl. Soc. Sav., Brest, 1982, Sci., fas. I: 109-126.
- Pujana R. 2009. Fossil Woods from the Oligocene of southwestern Patagonia (Río Leona Formation). Atherospermataceae, Myrtaceae, Leguminosae and Anacardiaceae. *Ameghiniana* 46(3): 523-535.
- Pujana R.R., L.C.A. Martínez & M. Brea. 2011. El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s. 13 (2): 183-194. ISSN 1514-5158 (impresa). ISSN 1853-0400
- Quinet A. 2005. Sinopse taxonômica da família Lauraceae no estado do Rio de Janeiro. *Acta Botanica Brasilica* 19(3): 563-572.
- Quinn C.J. & R.A. Price. 2003. Phylogeny of the Southern Hemisphere Conifers. *Proc. Fourth International Conifer Conference*: 129-136.
- Quirk J.T. 1980. Wood anatomy of the Vochysiaceae. *IAWA Bulletin*, 1:172-179.
- Quirk R.M. & R.B. Miller. 1985. Vestured pits in the tribe Cassieae Bronn (Leguminosae). *IAWA Bulletin*, n.s. 6: 200-212.
- Quiroga M. 2009. Contribución para la conservación de Podocarpaceae del Sur de Sudamérica a partir de patrones Genéticos y Biogeográficos. Universidad Nacional del Comahue. Tesis Doctoral. 200pp.
- Ramalho de Carvalho P. 2004. Pinheiro-Bravo- *Podocarpus lambertii*. Circular técnica 95. *ISSN 1517-5278*.
- Ramanujam C.G. 1960. Silicified woods from the Tertiary rocks of South India. *Palaeontographica* 106B: 99-140.
- Ramos R.S., M. Brea & D. Kröhling. M. 2012a. Leños fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): 606-622.
- Ramos R.S., M. Brea & D. M. Kröhling. 2012b. Macrofósiles vegetales de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina. III Jornadas del Cenozoico. Montevideo, Uruguay. 1-5 pp.
- Ramos R.S. & M. Brea. 2013. Nuevos registros paleoixilológicos de Anacardiaceae en la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. II Simposio Del Mioceno-Pleistoceno Del Centro y Norte de Argentina. Libro de resúmenes p. 22. Diamante, Argentina.
- Ramos S.R, M. Brea & R. Pardo. 2014. A new fossil Wood of *Peltophoroxylon* (Leguminosae: Caesalpinioideae) from the El Palmar Formation (Late Pleistocene), Entre Ríos, Argentina. *IAWA Journal* 35 (2): 199-212.
- Ramos R.S., M. Brea & D. M. Kröhling. 2015. Primer registro de *Cryptocaryoxylon* Leisman, una Lauraceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, n.s. 17(1): 59-70.
- Rana R., R. Langenfeld-Heyser, R. Finkeldey & A. Polle. 2008. Functional anatomy of five endangered tropical timber wood species of the family Dipterocarpaceae. *Tree* 23: 521-529.
- Rancusi M.H., M. Nishida & H. Nishida. 1987. Xilotomy of important Chilean woods. Chiba University. Japan. 295 pp.

- Rapoport E. 1968. Algunos problemas biogeográficos del Nuevo mundo con especial referencia a la región Neotropical. In: Delamare Deboutteville, S.C. & E.H. Rapoport (eds.). *Biologie de l'Amérique Australe*, pp. 54-110. CNRS, Paris.
- Rapini A. 2012. Taxonomy "under construction": advances in the systematic of Apocynaceae, with emphasis on the Brazilian Asclepiadoideae. *Rodriguésia* 63(1).
- Rasmussen G. & P. Smith. 1961. Effects of calcium, potassium and magnesium on oxalic, malic and citric acid content of Valencia orange leaf tissue. *Plant Physiol.* 36: 99-101.
- Raven P.H. & D.I. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Annals of Missouri Botanical Garden.* 61: 539-673.
- Raven P.H. & R.M. Polhill, 1981. Biogeography of Leguminosae. In: Polhill, R.M., Raven, P.H. (Eds.), *Advances in Legume Systematics, Part 1.* Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 27-34.
- Ringuelet R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis* (Buenos Aires) 22: 151-170.
- Renninger H. & N. Phillips. 2012. Secondary stem lengthening in the palm *Iriartea deltoidea* (Arecaceae) provides an efficient and novel method for height growth in a tree form. *American Journal of Botany* 99(4): 607-613.
- Ricci M, H. González, R. Cerda, Á. Aguilar & O. Celis. 2007. Ampliación del límite norte de distribución del belloto del sur (*Beilschmiedia berteriana*, Lauraceae). *Chloris Chilensis* Año 2. N° 2. URL: <http://www.chlorischile.cl>
- Ritcher H. 1981. Wood and bark anatomy of Lauraceae. *Aniba* Aublet. *IAWA Bull. n.s.* 2: 79-87.
- Richter H.G. 1985. Wood and bark anatomy of Lauraceae. II. *Licaria* Aublet. *IAWA Bulletin* 6 (3):187-199.
- Richter H. 1987. Lauraceae. Mature Secondary Xylem. En: C. Metcalfe (Ed.). *Anatomy of the Dicotyledons* 3: 167-171. 2° Edition. Oxford Science Publications. Oxford.
- Richter H.G. & M. Dallwitz. 2000. Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. In English, French, German, Portuguese and Spanish. Version: 25th June 2009. <http://delta-intkey.com>
- Ringuelet R.A. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, 22(63): 151-170.
- Roberts D.L., M. Bamford & B. Millstead. 1997. Permo-Triassic macro-plant fossils in the Fort Grey silcrete, East London. *South African Journal of Geology* 100: 157-168.
- Rohwer J.G. 1986. Prodrómus einer Monographie der Gattung *Ocotea* Aubl. *Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg* 20: 1-278
- Rohwer J.G. 1993. *Nectandra*. *Fl. Neotrop.* 60: 1-333.
- Roig F. & E. Videla. 2009. Anatomía de la madera de arbustos de montaña del NW de Mendoza, Argentina. *Xama* 19-23. 157-238.
- Romeiras M.M, R. Figueira, M.C. Duarte, P. Beja, I. Darbyshire. 2014. Documenting Biogeographical Patterns of African Timber Species Using Herbarium Records: A Conservation Perspective Based on Native Trees from Angola. *Vendramin GG, ed. PLoS ONE* 9(7): e103403. doi:10.1371/journal.pone.0103403.
- Romero E.J. 1968. *Palmoxylon patagonicum* n. sp. del Terciario Inferior de la provincia de Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 5: 417-432.
- Roth I & Giménez de Bolzón. 1997. *Argentine Chaco Forest. Dendrology, tree structure, and economic use. 1- The Semid-arid Chaco.* Encyclopedia of Plant Anatomy, Gerbruder Borntraeger, Berlín Stuttgart, 180 pp.
- Roth I. & A. Giménez. 2006. Argentine Chaco forestes. Dendrology, tree structure, and economic use. The humid Chaco. Encyclopedia of Plant anatomy. 204 pp.
- Ruiz Selmo F.E., P. Minotti, A. Scopel & M. Parimbelli. 2007. Análisis de la heterogeneidad fisonómico-funcional de la vegetación del Parque Nacional El Palmar y su relación con la invasión por leñosas exóticas. In: R. Rivas, A. Grisotto, & M. Sacido (Eds.). *Teledetección – Hacia un mejor entendimiento de la dinámica global y regional.* 257-263. Buenos Aires: Martín.
- Rundel R. W. 1989. Ecological success in relation to plant form and function in the woody legumes. In C. H. Stirton and J. L. Zarucchi [eds.], *Advances in legume biology, Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 29: 377-398.

- Saadawi E.L., Wagieh, M.Kamal-El-Din, Marwah, Attia, Yusri, El-Faramawi & W. Marwa. 2011. The wood flora of the Cairo Petrified Forest, with five Paleogene new legume records for Egypt, Review of Palaeobotany and Palynology. doi:10.1016/j.revpalbo.2011.08.003
- Sahni B. 1964. Revisions of Indian Fossil Plants. Part III Monocotyledons. Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow – India. 89 pp.
- Sajo M.G. & P.J. Rudall. 2002. Leaf and stem anatomy of Vochysiaceae in relation to subfamilial and suprafamilial systematics. Botanical Journal of the Linnean Society, 138:339-364. doi:10.1046/j.1095-8339.2002.00025.x
- Sakala J., C. Privé-Gill & J.Cl. Koeniguer. 1999. Silicified angiosperm wood from the Dangu locality (Ypresian of the Gisors region, Eure, France): the problem of root wood. C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planetes/Earth & Planetary Sciences 328: 553-557.
- Sakala J. 2000. Silicified angiosperm wood from the Dangu locality (Ypresian of the Gisors region, Eure, France) - final part: the problem of palaeoclimate reconstruction based on fossil wood. *Geodiversitas* 22(4): 493-507.
- Sakala J. 2007. The potential of the fossil angiosperm wood to reconstruct the palaeoclimate in the Tertiary of Central Europe (Czech Republic, Germany). *Acta Palaeobotanica* 47: 127-133.
- Saurral R. & V. Barros. 2009: El ciclo hidrológico de los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay de la Cuenca del Plata en tres modelos de circulación general. Actas del CLIMET XIII/CONGREGMET X, 5-9 octubre 2009, Buenos Aires, Argentina. 11pp.
- Schatz G., G. Williamson, C. Cogswell & A. Stam. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica* 17: 206-209.
- Schembera E. 2004. The Legume Flora of the Golfo Dulce Rain Forests: Diversity and Ecological Observations. Diploma Thesis. Institute of Botany, University of Vienna. 215 pp.
- Schenk A. 1882. Die von den Gebrüchern Schlagenwelt 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 Abteilung* 30: 1-19.
- Schenk A. 1888. Fossile Hölzer aus Ostasien und Aegypten. *K. Sven. Vetenskapsakad. Handl* 14. 1-24.
- Schenk A. 1890. Abteilung: Paläophytologie II. In: Von Zittel KA, Schimper WP & Schenk W (eds.), *Handbuch der Paläontologie*. Von R. Oldenbourg, München, Leipzig.
- Schmaltz Hsiou A. 2007. O Estado Atual Do Registro Fóssil De Répteis E Aves No Pleistoceno Do Estado Do Rio Grande Do Sul, Brasil. *Quaternário RS. Integrando conhecimentos*. ULBRA-CANOAS, RS. 20-22 De Junio de 2007.
- Schmitz N., A. Verheyden, H. Beeckman, J. Gitundu Kairo & N. Koedam. 2006. Influence of a salinity gradient on the vessel characters of the mangrove species *Rhizophora mucronata*. *Annals of Botany* 98: 1321-1330.
- Schönfeld G. 1947. Hölzer aus den Tertiär von Kolumbien. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden. Gesellschaft* 474: 1-53.
- Schrire B.D., G. P. Lewis & M. Lavin. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. In I. Friis and H. Balsley [eds.], *Plant diversity and complexity patterns—Local, regional and global dimensions*. Biologiske Skrifter
- Schultze-Motel J. 1966. Gymnospermen-hölzer aus oberkretazischen Umzamba-Schichten von Ost-Pondoland (S-Afrika). *Senckenb. Lethaea* 47: 279-337.
- Schuster J. 1910. Ueber Nicolien und Nicolien ähnliche Holzer. *Kunigl. Svenska Vet. Handl*. 45: 1-18.
- Schweingruber F. 1988. *Tree-ring, basics and applications of dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company, Boston, 273 pp.
- Selmeier A. 1973. Verkieselte Leguminosenhölzer aus obermiozänen Glimmersanden der Südlichen Frankenalb. *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläontol. Hist. Geol.* 13: 183-197.
- Selmeier A. 2004. First record of *Matisia* (Bombacaceae) and *Crudia* (Caesalpiniaceae) wood from the Tertiary of Rio Paranaíba, Brazil. *Zitteliana* 44: 113-124.
- Seward A.C. 1919. *Fossil plants*, vol. 4. University Biological Press, Cambridge. 543 pp.
- Silva A., C. Blanco & H. Lindorf. 1989. Anatomia de la madera de nueve Leguminosas de Venezuela. *Acta boto bras.* 2(1): 115-134.

- Silva M. & J.D. Medeiros. 2000. Anatomia da madeira de *Ocotea catharinensis* Mez (1901), Lauraceae (Canela-Preta). *Insula* 29: 67-87.
- Sidiyasa K. 1998. Taxonomy, phylogeny, and wood anatomy of *Alstonia* (Apocynaceae). *Blumea* Suppl. 11, 230 pp.
- Soltis D.E., P.S Soltis, M. Chase, M.E. Mort, D.C. Albach, M. Zanis, V. Savolainen, W.H Hahn, S.B. Hoot, M. Fay, M. Axtell, S.M., Swensen, L. Prince, W. Kress, K. Nixon & J.S. Farris. 2000. Angiosperm phylogeny inferred from 18S rDNA, rbcL and atpB sequences. *Bot. J. Linn. Soc.* 133: 381-461.
- Sonnerat P. 1782. *Voyage aux Indes orientales et à la Chine, fait par ordre du roi, depuis 1774 jusqu'en 1781. Dans lequel on traite des mœurs, de la religion, des sciences & des arts des Indiens, des Chinois, des Pégouins & des Madéagasses; suivie d'observations sur le cap de Bonne-Espérance, les îles de France & de Bourbon, les Maldives, Ceylan, Malacca, les Philippines et les Moluques, & de recherches sur l'histoire naturelle de ces pays, ...* à Paris: chez l'auteur, Froulé, Nyon, Barrois le jeune, 2: 1-298; (octavo ed.) 3: 1-362.
- Sousa S.M. & S.A. Delgado. 1993. Mexican Leguminosae: phytogeography, endemism, and origins. En: Ramamoorthy T.P., Bye R., Lot A. y Fa J. Eds. *Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution*. 459-511. Oxford University Press, Nueva York, Oxford.
- Stenzel K.G. 1904. Fossile Palmenhölzer. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns und des Orients* 16: 107-228 .
- Stevens K. 2001. Systematic reviews: the heart of evidence-based practice. *AACN Clin Issues* 12(4):529-38.
- Stirton C.H. & J.L. Zarucchi. Eds. 1989. *Advances in Legume Biology*. Monographs in Systematic Botany of the Missouri Botanical Garden. 29:1-466.
- Suguió K. & D. Mussa. 1978. Madeiras fósseis dos aluviões antigos do Rio Tietê, São Paulo. *Boletim IG. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo* 9: 25-45.
- Sun N. & X.Q. Li. 2012. The quantitative reconstruction of the palaeoclimate between 5200 and 4300 cal yr BP in the Tianshui Basin, NW China. *Climate of the Past* 8: 625-636.
- Sytsma K.J., A. Litt, M.L. Zjhra, J.C. Pires, M. Nepokroeff, E. Conti, J. Walker & P.G. Wilson. 2004. Clades, clocks, and continents: historical and biogeographical analysis of Myrtaceae, Vochysiaceae, and relatives in the southern hemisphere. *International Journal of Plant Sciences*, 165: S85-S105. doi:1058-5893/2004/1650S4-0007.
- Takhtajan A.L. 1967. System and phylogeny of flowering plants. - Nauka, hloskva-Leningrad (in Russian).
- Takhtajan A.L. 1970. Flowering plants: Origin and dispersal. - Nauka, Leningad (in Russian).
- Takhtajan A.L. 1987. *Systerna hlagoliophytorum*. - Nauka, Leningrad (in Russian).
- Tan F., S. Shi, Y. Zhong, X. Gong & Y. Wang. 2002. Phylogenetic relationships of Combretoidae (Combretaceae) inferred from plastid, nuclear gene and spacer sequences. *The Botanical Society of Japan and Springer-Verlag Tokyo* 11: 475-481.
- Tapia C. & D. Pulido. 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo t comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Revista Colombia Forestal* 12: 183-203.
- Taylor T.N., E.L. Taylor & M. Krings. 2009. *Paleobotany, The Biology and Evolution of Fossil Plants*, Second Edition, Academic Press, Amsterdam, 1230 pp.
- Terrazas T. 1994. [Wood anatomy of the Anacardiaceae: Ecological and phylogenetic interpretation. PhD dissertation, University of North Carolina, at Chapel Hill, USA. Inédita].
- Thomas R. & D. De Franceschi. 2013. Palm Stem Anatomy and Computer-Aided Identification: The Coryphoideae (Arecaceae). *American Journal of Botany* 100(2): 289-313.
- Thorne R.F. 1992. Classification and geography of flowering plants. *The Botanical Review* 58: 225-348.
- Tomazello Filho M., J. Peres Chimelo & P. Vieitez Garcia. 1983 *Madeiras de Espécies Florestais do Estado do Maranhão: II -Caracterização Anatômica*. IPEF 23: 29-36.
- Tomlinson P. 1961. *Anatomy of the Monocotyledons*. II. Palmae. 453 pp. Oxford University Press. Londres.
- Tomlinson P.B. 1986. *The Botany of Mangroves*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 413 p.

- Tomlinson P., J. Horn & J. Fisher. 2011. *The Anatomy Palms, Arecaceae-Palmae*. 251 pp. Oxford University Press. Londres.
- Tonni E. 1987. *Stegomastodon platensis* y la antigüedad de la Formación El Palmar en el Departamento Colon, E. Rios. *Nota Paleontológica Ameghiniana* 24(3-4): 323-324.
- Tortorelli L. 1956. *Maderas y bosques argentinos*. Editorial Acme, Buenos Aires. 910 pp.
- Tortorelli L. 2009. *Maderas y Bosques Argentinos*. Editorial Acme, Buenos Aires. 1110 pp.
- Torres T., M. Calderón & L. Fadel Cury. 2009. Maderas fósiles de Gimnospermas en la Formación Yahgan, estratos de Tekenika, Isla Hoste, Chile. XII Congreso Geológico Chileno.
- Tressens S.G. 1997. El género *Cryptocarya* (Lauraceae) en Argentina. *Bonplandia* 9(3-4): 209-212.
- Unger F. 1842. Synopsis lignorum fossilium plantarum acramphibryarum. En: S. Endlicher (Ed.), *Genera Plantarum. Secundum Ordines Naturales Disposita*. (Suppl. II), Appendix, Wien, 100-102.
- Unger F. 1845. *Synopsis plantarum fossilium*. Leipzig. 330 pp.
- Uhl D., V. Mosbrugger, A. Bruch & T. Utescher. 2003. Reconstructing palaeotemperatures using leaf floras—case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 126: 49-64.
- Ulibarri E. 2009. Los Géneros De Caesalpinioideae (Leguminosae) Presentes En Sudamérica. *Darwiniana* 46(1): 69-163.
- Utescher T., V. Mosbrugger & A.R. Ashraf. 2000. Terrestrial climate evolution in Northwest Germany over the last 25 million years. *Palaios* 15: 430-449.
- Utescher T., A.A. Bruch, B. Erdei, L. François, D. Ivanov, F.M.B. Jacques, A.K. Kern, Y. Liu V. Mosbrugger & R.A. Spicer. 2014. The Coexistence Approach—Theoretical background and practical considerations of using plant fossils for climate quantification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 410: 58-73.
- Valderrama H. 1998. Anatomía comparativa del xilema del tronco y de la rama de *Cedrelinga catenaeformis* Ducke (Fabaceae). *Revista folia amazónica* VOL. 9.
- Varma C. 1954. On two new species of Mesembrioxylon from the Cretaceous rocks of the Trichinopoly District, Madras. *The Palaeobotanist* 3: 97-102.
- Van der Werff H. 1991. A key to the genera of Lauraceae in the new world. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78(3): 377-387.
- Van der Werff H. 2002. A synopsis of *Ocotea* (Lauraceae) in Central America and Southern Mexico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 89: 429-451.
- Van der Werff H. & J.G. Rohwer. 1999. Lauraceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana*, Vol 5: Eriocaulaceae Lentibulariaceae (Berry, P.E., K. Yatskiyevych & B.K. Holst, eds.), pp. 700-750. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Van Vliet G. 1979. Wood anatomy of Combretaceae. *Blumea* 25: 141-223.
- Van Vliet G. & P. Baas. 1985. Wood anatomy and classification of the Myrtales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 71:783-800.
- Veillon J. 1994. *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. Segunda Edición. Instituto Forestal Latinoamericano, Merida.
- Veroslavsky G. & M. Ubilla. 2007. A “snapshot” of the evolution of the Uruguay River (Del Plata Basin). The Salto depositional sequence (Pleistocene, Uruguay, South America). *Quat. Sci. Rev.* 26: 2913-2923.
- Von Linsingen L., A. Cervi & O. Guimarães. 2009. Sinopse taxonômica da família Combretaceae R. Brown na Região Sul do Brasil. *Acta botânica brasileira* 23(3): 738-750.
- Vozenin-Serra C. & J. Grant-Mackie. 1996. Les bois noriens des terrains Murihiku-Nouveau Zélande. *Palaeontographica* 241, 999-125.
- Waterhouse J. & C. Quinn. 1978. Growth patterns in the stem of the palm *Archontophoenix cunningghamiana*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 77: 73-93.
- Watson L. & M.J. Dallwitz. 1992 onwards. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Version: 19th October 2013. <http://delta-intkey.com>
- Weeks A., D. Daly & B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Bursaceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35: 85-101.

- Wheeler E., M. Lee & L.C. Matten. 1987. Dicotyledonous woods from the Upper Cretaceous of southern Illinois. *Botanical Journal of the Linnean Society* 95: 77-100.
- Wheeler E., T. Lehmann & P. Gasson. 1994. *Javelinoxylon*, a new genus of malvalean tree from the Upper Cretaceous and Paleocene of San Juan basin, New Mexico, U.S.A. *American Journal of Botany* 81: 703-710.
- Wheeler E. & P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin* n.s. 12, 275-332.
- Wheeler E. & P. Baas. 1992. Fossil wood of the Leguminosae: a case study in xylem evolution and ecological anatomy. In: Herendeen PS & Dilcher DL (eds.), *Advances in Legume Systematics* part 4: 281-301.
- Wheeler E. & P. Baas. 1993. The Potentials and Limitations of Dicotyledonous Wood Anatomy for Climatic Reconstructions. *Paleobiology* 19 (4): 487-498.
- Wheeler E. & T.M. Lehman. 2000. Late Cretaceous woody dicots from the Aguja and Javelina Formations, Big Bend National Park, Texas. USA. *IAWA J.* 21: 83-120.
- Wheeler E. & S.R. Manchester. 2002. Woods of the Eocene Nut Beds Flora, Clarno Formation, Oregon, USA. *IAWA Journal* 3: 1-188.
- Wheeler E., M. Wiemann & 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*. 146:193-200.
- Wheeler E. & T.A. Dillho. 2009. The middle Miocene fossil wood ora from Vantage, Washington. *IAWA Journal Supplement* 7. 101 pp.
- White F. 1983. The vegetation of Africa. Paris: UNESCO. 356 p.
- Whitlock C., M. Bianchi, P. Bartlein, V Markgraf, J. Marlon, M. Walsh & N. Mc Coy. 2006. Postglacial vegetation, climate and fire history along the east side of the Andes (lat. 41-42.5 S), Argentina. *Quaternary Research* 66: 187-201.
- Wiemann M.C., S.R. Manchester, D.L. Dilcher, L.F. Hinojosa & E.A. Wheeler. 1998a. Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* 85. 1796-1802.
- Wiemann M.C., E.A. Wheeler, S.R. Manchester & K.M. Portier. 1998b. Dicotyledonous wood anatomical characters as predictors of climate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 139, 83-100.
- Wiemann M.C., S.R. Manchester & E.A. Wheeler. 1999. Paleotemperature estimation from dicotyledonous wood anatomical characters. *Palaaios* 14: 459-474.
- Wiemann M.C., D. Dilcher & S. Manchester. 2001. Estimation of mean annual temperature from leaf and wood physiognomy. *Forest Science* 47(2): 141-149.
- Wolfe J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the northern hemisphere during the Late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62: 264-279.
- Woodcock D.W. 1994. Occurrence of Woods with a gradation in vessel diameter across thering. *IAWA Journal* 15. 377-385.
- Wojciechowski M.F., M. Lavin & M. Sanderson. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many wellsupported subclades within the family. *Am. J. Bot.* 91, 1846-1862.
- Yahara T., F. Javadi, Y. Onoda, L. Paganucci de Queiroz, D.P. Faith, D. Prado, M. Akasaka, T. Kadoya, F. Ishihama, S. Davies, J.W. Ferry Slik, T. Yi, K. Ma, C. Bin, D. Darnaedi, R.T. Pennington, M. Tuda, M. Shimada, M. Ito, A.N. Egan, S. Buerki, N. Raes, T. Kajita, M. Vatanparast, M. Mimura, H. Tachida, Y. Iwasa, G.F. Smith, J.E. Victor & T. Nkonki. 2013. Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *TAXON* 62 (2): 249-266.
- Yañez-Espinosa L., G. Angeles, J. López-Portillo & S. Barrales. 2009. Variación anatómica de la madera de *Avicennia geminas* en la Laguna de la Marcha, Veracruz-México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 85: 7-15.
- Zobel B. & J. Van Buijtenen. 1989. Wood variation: its causes and control. Springer-Verlag, Berlín. 418 pp.
- Zucol A.F., M. Brea, A. Lutz & L. Anzótegui. 2004. Aportes al conocimiento de la paleobiodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: Estudios paleoflorísticos. En: Temas de la

- Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino, publicación especial. INSUGEO, *Misceláneas* 12: 91-102. F. G. Aceñolaza (Coordinador-Editor).
- Zucol A.F., M. Brea, & A. Scopel. 2005. First record of fossil wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in El Palmar National Park (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 33-43.
- Zuloaga F.O. & O. Morrone (eds.). 1999. Catálogo de las Plantas vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). Monograph. 60. Missouri Botanical Gardens
- Zuloaga F.O., O. Morrone & D. Rodríguez. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27: 17-167.
- Zuloaga F.O., O.N. Morrone, M.J. Belgrano, C. Marticorena & E. Marchesi. (eds.) 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.* 107: 3 Vols. 3348 p.

Nº de material Campo	MACNC-Pb Nº	CIDPALBO-MEG Nº	Grupo	Nomina	Familia	Especial actual afín	Localidad fosilífera	Long (cm)	Diam. (cm)	Leg.	Det.	Tafonomia
*CIDPALBO 2		2	Angiosperma	<i>Astroniumxylon 17 sp. nov.</i>	Anacardiaceae	<i>Astronium sp.</i>	Parque Nac. El Palmar	13	7,8	A. Scopel	(Brea, Zucol) Ramos	P
8		8	Angiosperma	<i>Piptadenioxylon chimeloi</i>	Mimosoideae	<i>Parapiptadenia sp.</i>	Parque Nac. El Palmar	17	5,6	Brea, Zucol	Ramos	P
9		9	Angiosperma	<i>Beilschmiedioxylon parataubertiana</i>	Lauraceae	<i>Beilschmiedia taubertiana</i>	Parque Nac. El Palmar	11	11	Brea, Zucol	Ramos	P
10		10	Angiosperma	<i>Terminalioxylon lajaum</i>	Combretaceae	<i>Terminalia australis</i>	Parque Nac. El Palmar	7	15	Brea, Zucol	Ramos	P
*CIDPALBO 14		14	Angiosperma	<i>Xilotipo 9 gen. nov. sp. nov.</i>	Mimosoideae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Santa Ana	5	2,5	Brea, Zucol	Ramos	A
		19	Angiosperma	<i>Astroniumxylon 16 sp. nov.</i>	Anacardiaceae	<i>Astronium sp.</i>	Santa Ana	5	2,5	Brea, Zucol	Ramos	A
*CIDPALBO 21		21	Angiosperma	<i>Xilotipo 14 gen. nov. sp. nov.</i>	Combretaceae	<i>Conocarpus erectus</i>	Santa Ana	17	6	Brea, Zucol	Ramos	P
*1		106	Angiosperma	<i>Xilotipo 12 gen. nov. sp. nov.</i>	Caesalpinioideae	<i>Oxystigma oxyphyllum</i>	Concordia	11	7	Ramos	Ramos	P
*2		107	Angiosperma	<i>Aspidospermaxylon 20 sp. nov.</i>	Apocynaceae	<i>Aspidosperma sp.</i>	Concordia	10	4	Ramos	Ramos	P
*4		108	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 1 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>P. lambertii</i>	Concordia	7	5	Ramos	Ramos	A
*5		109	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 2 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>Podocarpus sp.</i>	Concordia	8	2	Ramos	Ramos	A
*7		110	Angiosperma	<i>Xilotipo 9 gen. nov. sp. nov.</i>	Mimosoideae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Concordia	7	4	Ramos	Ramos	A
*9		111	Angiosperma	<i>Peltophoroxylon uruguayensis</i>	Caesalpinioideae	<i>Peltophorum dubium</i>	Colonia Ayuí	13	9	C. Vasallo de Cettour	Ramos	P
*10		112	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 1 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>P. lambertii</i>	Santa Ana	2	5	Ramos	Ramos	A
*12		113	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 1 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>P. lambertii</i>	Santa Ana	6	8	Ramos	Ramos	A
*14		114	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 1 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>P. lambertii</i>	Santa Ana	3,5	8	Ramos	Ramos	A
*19		115	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 1 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>P. lambertii</i>	Santa Ana	3	5	Ramos	Ramos	A
*27		116	Gimnosperma	<i>Podocarpoxyylon 2 sp. nov.</i>	Podocarpaceae	<i>Podocarpus sp.</i>	Santa Ana	4,5	5	Ramos	Ramos	A
	2249	117	Angiosperma	<i>Xilotipo 8 gen. nov. sp. nov.</i>	Mimosoideae	<i>Chloroleucon sp.</i>	Arroyo Yuquerí			C. Vasallo de Cettour	Ramos	P
	995	118	Angiosperma	<i>Xilotipo 3 gen. nov. sp. nov.</i>	Lauraceae	<i>Ocotea acutifolia</i>	Arroyo Yuquerí			C. Vasallo de Cettour	Ramos	P
	1324	119	Angiosperma	<i>Xilotipo 13 gen. nov. sp. nov.</i>	Caesalpinioideae	<i>Gossweilerodendron</i>	Arroyo Yuquerí	11	9	C. Vasallo de Cettour	Ramos	P
	1349	120	Angiosperma	<i>Menendoxylon 6 sp.</i>	Mimosoideae	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Arroyo Yuquerí	39	6	C. Vasallo	Ramos	P

			nov.							de Cettour	
2242	122	Angiosperma	<i>Menendoxylon</i> 6 sp. nov.	Mimosoideae	<i>Parapiptadenia rigida</i>	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7434	123	Angiosperma	<i>Microlobiusxylon paranaensis</i>	Mimosoideae	<i>Microlobius</i> sp.	Arroyo Yuquerí	6			C. Vasallo de Cettour	Ramos P
1014	124	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 5 gen. nov. sp. nov.	Malvaceae	<i>Bastardiopsis</i> sp.	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
1347	127	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Cedrelinga</i> sp.	Arroyo Yuquerí	8	9		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7545	128	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Pseudopiptadenia</i>	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7542	129	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 9 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Arroyo Yuquerí	12	10		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
996	130	Angiosperma	<i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov.	Anacardiaceae	<i>Astronium</i> sp.	Arroyo Chajará	18	7		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7546	131	Angiosperma	<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	Lauraceae	<i>Cryptocarya</i> sp.	Salto grande	12	9		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7431	132	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 7 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Pseudopiptadenia</i>	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7424	134	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. sp. nov.	Anacardiaceae	<i>Loxopterygium</i> sp.	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7547	135	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Cedrelinga</i> sp.	Salto grande	12	6		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
2262	136	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 18 gen. nov. sp. nov.	Anacardiaceae	<i>Loxopterygium</i> sp.	Concordia				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7544	137	Angiosperma	<i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i>	Mimosoideae	<i>Anadenanthera</i> sp.	Arroyo Yuquerí	6			C. Vasallo de Cettour	Ramos P
7342	138	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 13 gen. nov. sp. nov.	Caesalpinioideae	<i>Gossweilerodendron</i>	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos A
7543	139	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Cedrelinga</i> sp.	Arroyo Yuquerí				C. Vasallo de Cettour	Ramos P
2173	141	Angiosperma	<i>Microlobiusxylon paranaensis</i>	Mimosoideae	<i>Microlobius</i> sp.	Arroyo Yuquerí	9	9		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
950	143	Angiosperma	<i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i>	Mimosoideae	<i>Anadenanthera</i> sp.	Colonia Argentina	5	6		C. Vasallo de Cettour	Ramos P
1346	144	Angiosperma	<i>Palmoxylon yuqueriense</i>	Arecaceae	<i>Butia/Syagrus</i> sp.	Arroyo Yuquerí	41x34			C. Vasallo de Cettour	Ramos P
191	145	Angiosperma	<i>Pithecellobioxylon</i> 10 sp. nov.	Mimosoideae	<i>Pithecellobium</i> sp.	Santa Ana	19	7,5		Brea, Zucol	Ramos P
56	146	Angiosperma	<i>Astroniumxylon</i> 16 sp. nov.	Anacardiaceae	<i>Astronium</i> sp.	Punta Viracho	10	6		Brea, Zucol	Ramos P
4-0	147	Angiosperma	<i>Xilotipo</i> 11 gen. nov. sp. nov.	Mimosoideae	<i>Cedrelinga</i> sp.	Santa Ana	12	8		Brea, Zucol	Ramos P
172	148	Angiosperma	<i>Peltophoroxylon uruguayensis</i>	Caesalpinioideae	<i>Peltophorum dubium</i>	Punta Viracho	7			Brea, Zucol	Ramos P
165	149	Angiosperma	<i>Qualeoxylon</i> 21 sp. nov.	Vochysiaceae	<i>Qualea</i> sp.	Concordia	9	6		Brea, Zucol	Ramos P

00	150	Angiosperma	<i>Holocalyxylon cozzoi</i>	Papilionoideae	<i>Holocalyx</i> sp.	Santa Ana	5	8	Brea, Zucol	Ramos	P
170	151	Angiosperma	<i>Xilotipo 15 gen. nov. sp. nov.</i>	Combretaceae	<i>Buchenavia</i> sp.	Punta Viracho			Brea, Zucol	Ramos	A
177	152	Angiosperma	<i>Xilotipo 7 gen. nov. sp. nov.</i>	Mimosoideae	<i>Pseudopiptadenia</i>	Península Gregorio Soler	7	5	Brea, Zucol	Ramos	P
168	153	Angiosperma	<i>Xilotipo 13 gen. nov. sp. nov.</i>	Caesalpinioideae	<i>Gossweilerodendron</i>	Punta Viracho	9	4	Brea, Zucol	Ramos	A
54	154	Angiosperma	<i>Terminalioxylon</i> sp. nov.	Combretaceae	<i>Terminalia virens</i>	Punta Viracho			Brea, Zucol	Ramos	A
201	155	Angiosperma	<i>Xilotipo 18 gen. nov. sp. nov.</i>	Anacardiaceae	<i>Loxopterygium</i> sp.	Santa Ana	13	5	Brea, Zucol	Ramos	P
171	156	Angiosperma	<i>Xilotipo 13 gen. nov. sp. nov.</i>	Caesalpinioideae	<i>Gossweilerodendron</i>	Punta Viracho	11	6	Brea, Zucol	Ramos	A
000	157	Angiosperma	<i>Astroniumxylon 17 sp. nov.</i>	Anacardiaceae	<i>Astronium</i> sp.	Santa Ana	10	8	Brea, Zucol	Ramos	P
139	158	Angiosperma	<i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i>	Mimosoideae	<i>Anadenanthera</i> sp.	Península Gregorio Soler		?	Brea, Zucol	Ramos	A
0000	159	Angiosperma	<i>Schinopsixylon herbstii</i>	Anacardiaceae	<i>Schinopsis</i> sp.	Concordia	8,5	6	Brea, Zucol	Ramos	P
A	160	Angiosperma	<i>Schinopsixylon 19 sp. nov.</i>	Anacardiaceae	<i>Schinopsis</i> sp.	a 500 m de Arroyo El Palmar	200	25	Ramos, Brea	Ramos	P

## Anexo 1