



Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos

María Jimena FRANCO^{1,2} y Mariana BREA^{1,2}

Abstract. FOSSIL WOODS FROM PARANÁ FORMATION (MIDDLE MIOCENE), TOMA VIEJA, PARANÁ, ENTRE RÍOS, ARGENTINA: RECORD OF SEASONAL MIXED FORESTS. Petrified woods of Middle Miocene from Paraná Formation are described and assigned to Anacardiaceae, Leguminosae and Solanaceae. The fossil descriptions are based on three anatomically preserved stems. The presence of a combination of characters in each one allowed to distinguish these families from other dicotyledonous and to assign the material to three new morfotaxa. The most related extant genera are *Astronium* Jacq., *Parapiptadenia* Brenan. and *Solanum* N. The affinities and paleogeographical relations are discussed. The fossil woods described in this contribution together with fossil material previously studied for this Formation (*Enterrioxylon victoriensis* Lutz, *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea et al. and *Astroniumxylon portmannii* Brea et al.), suggest the existence of a paleocommunity linked seasonally dry tropical forest (SDTF), which at present are relict in localities isolated in the North of Argentina, Southeast of Bolivia and Brazil, but in the past represented a continuous extension in South America. The presence of these woods in the Middle Miocene would indicate a climate warmer than the present for this region.

Resumen. Se describen tres leños permineralizados pertenecientes a las familias Anacardiaceae, Leguminosae y Solanaceae en la Formación Paraná (Mioceno Medio). La descripción de estos fósiles está basada en la preservación de los caracteres anatómicos del xilema secundario. La presencia de una combinación de caracteres en cada uno permitió distinguir estas familias de otras dicotiledóneas y asignar el material a tres nuevos morfotaxones. Los géneros actuales más afines son *Astronium* Jacq., *Parapiptadenia* Brenan. y *Solanum* N. Se analizaron las características paleogeográficas y paleoecológicas de su distribución. Las maderas fósiles descritas en esta contribución junto con las anteriormente descritas para esta Formación (*Enterrioxylon victoriensis* Lutz, *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea et al. y *Astroniumxylon portmannii* Brea et al.), sugieren la existencia de una paleocomunidad vinculada a bosques tropicales estacionalmente secos, que en la actualidad son relictos en localidades aisladas en el Norte de Argentina, Sudeste de Bolivia y Brasil, pero que en el pasado fueron una extensión continua en América del Sur. La presencia de estos leños en el Mioceno Medio indicaría un clima más cálido que el actual para esta región.

Key words. Argentina. Entre Ríos. Paraná Formation. Middle Miocene. Fossil woods. Anacardiaceae. Mimosoideae. Solanaceae.

Palabras clave. Argentina. Entre Ríos. Formación Paraná. Mioceno Medio. Leños fósiles. Anacardiaceae. Mimosoideae. Solanaceae.

Introducción

Durante el Mioceno Medio en el sur de América del Sur se desarrolló una transgresión marina conocida como "mar Enterriense o Paranense" que cubrió gran parte de la actual llanura Chaco-pampeana

e incluso el área patagónica. Los sedimentos depositados por ésta, tanto en el ámbito mesopotámico como pampásico, se conocen con el nombre de Formación Paraná (Bravard, 1858). Los afloramientos de la Formación Paraná en la provincia de Entre Ríos se registran en una gran área que va desde la margen derecha del río Nogoyá hasta las inmediaciones de la desembocadura del río Feliciano (Aceñolaza, 2000, 2007). Estos depósitos son portadores de una abundante paleoflora preservada en forma de palinomorfos (Gamerro, 1981; Anzótegui y Garralla, 1982, 1986; Anzótegui, 1990; Garralla, 1989), fitolitos (Zucol y Brea, 2000), impresiones foliares (Aceñolaza y Aceñolaza, 1996; Anzótegui y

¹Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas, Diamante (CICYTTP-Diamante, CONICET), Materi y España SN, 3105 Diamante, Entre Ríos, Argentina.

jimenafr@gmail.com, cidmbrea@infoaire.com.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Aceñolaza, 2006) y troncos permineralizados (Lutz, 1981; Brea *et al.*, 2001). Una síntesis de estos estudios se brinda en Zucol *et al.* (2004) y Barreda *et al.* (2007).

La presente contribución tiene por objeto dar a conocer la presencia de leños permineralizados hallados en la Formación Paraná. Los ejemplares fueron asignados a las familias Anacardiaceae, con afinidad al género *Astronium* Jacq., Solanaceae con un gran número de caracteres en común con *Solanum* N. y Leguminosae (Mimosoideae) estrechamente ligado a *Parapiptadenia* Brenan. El material fósil proviene de la localidad fosilífera de Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina (figuras 1 y 2).

Estos leños fueron estudiados teniendo en cuenta las características ecológicas y de distribución de los análogos modernos de las especies fósiles, con la finalidad de poder analizar las características paleogeográficas y paleoecológicas de su distribución.

Marco geológico y estratigráfico

Durante el Mioceno gran parte del continente sudamericano estuvo cubierto por una transgresión que cubrió una extensa área de Argentina, parte de Uruguay, Sur de Brasil, Sur de Bolivia y Paraguay (figura 3). Este mar conocido como "mar Paranense o Entrerriense" (Del Río, 1991; Marengo, 2000, 2006; Cione *et al.* 2000; Hernández *et al.*, 2005), es reconocido en distintas formaciones. Los espesores más potentes se encuentran en el subsuelo de la cuenca Chaco-Paranense, espesores que no superan los 200 m de potencia afloran en Patagonia nororiental (Formación Puerto Madryn) y en el este de la provincia de Entre Ríos aflora una delgada secuencia de pocos metros del sector cuspidal de estos depósitos conocidos como Formación Paraná (Frenguelli, 1920; Scartascini, 1954; Aceñolaza, 1976, 2000, 2007; Aceñolaza y Aceñolaza, 2000; Hernández *et al.*, 2005; Marengo, 2006).

La Formación Paraná, se encuentra aflorante en las barrancas de Entre Ríos en una franja angosta que corre de N a S aproximadamente paralela al río Paraná (Aceñolaza, 2007). Las principales características litológicas de esta formación fueron ampliamente expuestas en diversos trabajos (Frenguelli, 1920; Kantor, 1925; Scartascini, 1954, 1959; Iriondo, 1973; Aceñolaza, 1976, 2007; Marengo, 2006). Esta unidad está litológicamente compuesta por arcillas, arcillas limosas y limos arenosos de color gris verdoso-oliva, con delgadas intercalaciones de arenas finas blanquecinas-amarillentas. Comúnmente se observan bancos calcáreos organógenos, constituidos principalmente por *Ostrea patagonica* D'Orbigny (Iriondo, 1973; Aceñolaza, 1976, 2000, 2007; Del Río, 2000; Cione *et al.*, 2000).

La Formación Paraná habría sido depositada en un ambiente marino somero con influencia deltaica (Iriondo, 1973; Del Río, 2000). Por otra parte, Aceñolaza y Aceñolaza (2000) determinaron que esta unidad correspondería a una secuencia depositada desde ambientes aéreos o subaéreos a submareales, representados estos últimos por barreras arrecifales carbonáticas.

Herbst y Zabert (1987) proponen que esta unidad se habría depositado en un ambiente litoral de aguas con salinidad cambiante, por lo general salobre, bajo condiciones climáticas subtropicales a tropicales húmedas.

La edad de la Formación Paraná ha sido debatida por numerosos autores. D'Orbigny (1842) fue el primero en asignarle una edad terciaria. La asignación al Mioceno Superior está apoyada por los estudios sobre restos de vertebrados e invertebrados fósiles (Reinhart, 1876; Rossi de García, 1966; Aceñolaza, 1976; Zabert y Herbst, 1977; Herbst y Zabert, 1987; Cozzuol, 1993). Por otra parte, los estudios sobre las asociaciones de moluscos en esta unidad sugerirían una edad miocena media (Del Río, 1991). Los estudios paleomagnéticos en las márgenes del río Paraná ubican esta unidad en el Plioceno (Bidegain, 1993).

Numerosos estudios paleontológicos y geológicos del Cenozoico Tardío fueron realizados en las últimas décadas en el SO de Amazonia con la finalidad de comprender el origen y evolución de la región más diversa de la tierra y su probable conexión intracontinental entre el mar Caribe y el Atlántico Sur (Räsänen *et al.*, 1995; Hernández *et al.*, 2005; Hoorn, 2006a; Hoorn y Vonhof, 2006; Rebata *et al.*, 2006; Marengo, 2006; Latrubesse *et al.*, 2007). Los estudios realizados sobre el río Amazonas, el sistema fluvial más largo del mundo, son de fundamental importancia para comprender los cambios ambientales acontecidos durante el Cenozoico Tardío (Latrubesse *et al.*, 2007). Existen posturas a favor y en contra sobre la conexión e intrusiones marinas en el continente Sudamericano. Räsänen *et al.* (1995) proponen la existencia de una vía marítima intracontinental por el oeste de Amazonia, uniendo el oeste del Caribe con el estuario del Río de la Plata vía el oeste de Amazonia y la cuenca del Paraná. Estos autores interpretan que los sedimentos periódicos que afloran en los ríos Purus, Acre y Branco en el SO de Amazonia fueron depositados por un mar somero o estuarios. Nuevos estudios continúan postulando la existencia de las intrusiones marinas durante el Mioceno Tardío (Rebata *et al.*, 2006). Esta hipótesis fue apoyada por otros autores para explicar los patrones biogeográficos de diversos grupos de peces (Lovejoy *et al.*, 2006; Albert *et al.*, 2006). Sin embargo, este modelo ha recibido algunas críticas (Hoorn, 1996; Marshall y Lundberg, 1996; Praxton *et al.*, 1996).

Recientes estudios realizados en el este y noreste de Argentina (Cuenca Chaco-Paranense) y en la cuenca Solimoes en Brasil intentan aportar nuevos datos para resolver el marco temporal de este evento y las especulaciones sobre la conexión e intrusiones marinas durante el Mioceno (Hernández *et al.*, 2005). Las asociaciones de roedores en Brasil, los datos isotópicos sobre un nivel tobáceo en Bolivia y Argentina y los datos sobre polaridad magnética establecen que la ingresión atlántica registrada en Argentina entre los 15 y 13 Ma no tuvo conexión intercontinental con la caribeña registrada en Bolivia, cuya edad datada por $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ fue de 7.72 ± 0.31 Ma (Hernández *et al.* 2005).

Existen numerosos indicios en contra de la presencia prolongada de un brazo de mar en la Amazonia durante el Mioceno. Sin embargo, las inferencias sobre los registros fósiles de flora y fauna confirman la existencia de conexiones efímeras con el océano desde el norte y el sur (Hoorn, 2006a). Los palinomorfos indican la existencia de ambientes fluviales con incursiones marinas durante el Mioceno en la cuenca del Amazonas (Hoorn, 1993, 1994 a y 1994b). Recientemente, fueron hallados registro de bosques de manglares en el río Apoparis (Colombia) que aportan nuevos datos a esta postura (Hoorn, 2006b).

Por otro lado, Latrubesse *et al.* (2007) proponen un nuevo modelo paleogeográfico para el Mioceno Tardío (véase figura 1 en Latrubesse *et al.*, 2007) donde rechazan la conexión de un mar intracontinental a través del SO de Amazonia entre los 11-10 Ma conectando el mar Caribe con la cuenca del Paraná y postulan la existencia de una discordancia intra-Chaco en Bolivia. Estos autores analizaron los mismos sedimentos y afloramientos que Räsänen *et al.* (1995) e interpretaron de manera diferente su ambiente de deposición. Mientras Räsänen *et al.* (1995) postulan un origen marino somero y estuarios; Latrubesse *et al.* (2007) lo interpretan como un ambiente depositado bajo un régimen continental fluvial-lacustre. Apoyan esta última postura, las asociaciones de vertebrados fósiles y palinomorfos hallados en estos niveles. A similares conclusiones arriban Hernández *et al.* (2005) y Marengo (2006).

Materiales y métodos

El material corresponde a leños permineralizados por silicificación, que no muestran signos de distorsión ni procesos de aplastamiento y sólo se ha preservado la anatomía del xilema secundario. Para su estudio se realizaron secciones delgadas en sus tres cortes estándares (corte transversal, longitudinal tangencial y longitudinal radial).

Los ejemplares fósiles fueron hallados en la loca-

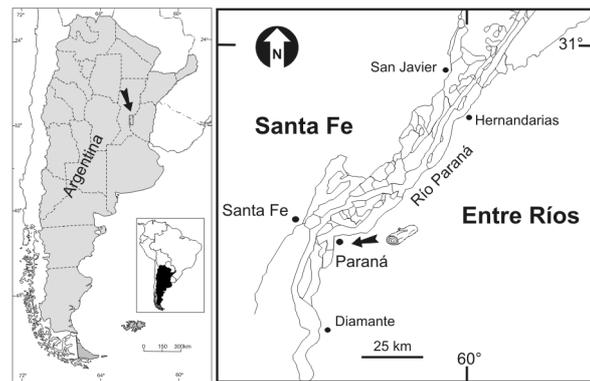


Figura 1. Ubicación geográfica mostrando la localidad fosilífera, provincia de Entre Ríos, Argentina / location map showing the fossil locality, Entre Ríos Province, Argentina.

lidad fosilífera de Toma Vieja ($31^{\circ} 42' 13.7''$ LS; $60^{\circ} 28' 41.9''$ LO), Paraná, provincia de Entre Ríos (figura 1). En los niveles de arenas medianas a gruesas de la Formación Paraná se preservaron troncos permineralizados de angiospermas dicotiledóneas, provenientes del nivel fosilífero 1 (figura 2).

La terminología empleada para el estudio xilológico fue tomada de los glosarios de términos en anatomía de maderas (Kribs, 1935; Boureau, 1957; Tortorelli, 1963; Cozzo, 1964; IAWA Committee, 1989; Carlquist, 2001), se utilizaron las clasificaciones estándares de Chattaway (1932) y la recopilación bibliográfica de Gregory (1994).

Para la determinación del material se utilizaron los atlas de anatomía de madera de Heimsch (1942); Wagemann (1948); Metcalfe y Chalk (1950); Tortorelli (1956); Barros y Callado (1997); Richter y Dallwitz (2000); Wheeler *et al.* (2004); Roth y Giménez (2006).

Las características anatómicas diagnósticas de las familias Anacardiaceae, Leguminosae (Mimosoideae) y Solanaceae fueron tomadas de Record y Hess (1941); Webber (1941); Heimsch (1942); Metcalfe y Chalk (1950); Tortorelli (1956); Dimitri (1978); Baretta-Kuipers (1981); Carlquist (1992); Gros (1992); Herendeen (1992a, 1992b); Wheeler y Baas (1992); Richter y Dallwitz (2000); León (2003); Inside Wood database (Wheeler *et al.* 2004) y Evans *et al.* (2006).

Las mediciones que se dan en las descripciones constituyen promedios de 20 medidas, en todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínimas y máximas del rango de distribución.

Los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP-CONICET, Diamante, bajo los números CIDPALBO 22, CIDPALBOmic 592; CIDPALBO 23, CIDPALBOmic 593 y CIDPALBO 24, CIDPALBOmic 594.

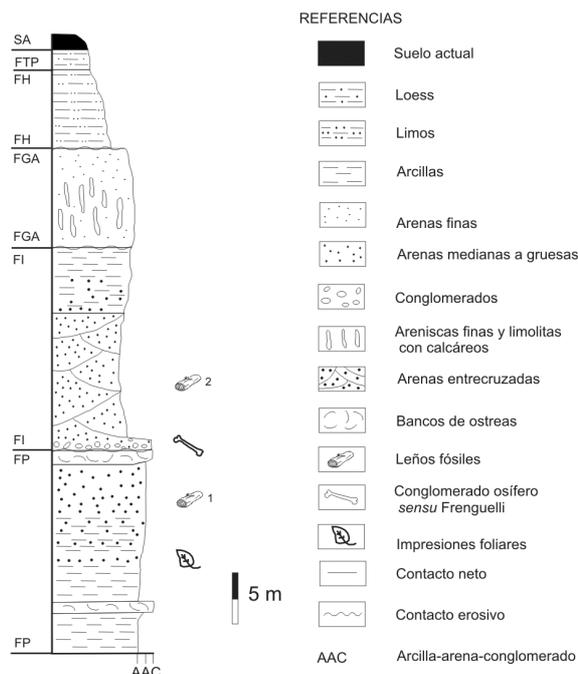


Figura 2. Perfil esquemático en la localidad Toma Vieja, Entre Ríos, Argentina, modificado de Aceñolaza (1976) / *schematic profile, in the Toma Vieja locality, Entre Ríos, Argentina, modified from Aceñolaza (1976).*

El material fue estudiado con microscopio Nikon Labophot y Nikon Eclipse E200. Las microfotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix S4.

Sistemática paleontológica

División MAGNOLIOPHYTA
Clase MAGNOLIOPSIDA
Familia ANACARDIACEAE

Género *Astroniumxylon* Brea et al. 2001

Especie tipo. *Astroniumxylon portmannii* Brea et al. 2001

Astroniumxylon parabalansae sp. nov.
Figura 4.1-8

Holotipo. PALBO 22 y PALBOmic 592.

Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Paraná.

Edad. Mioceno Medio.

Afinidad botánica. Dentro de la Familia Anacardiaceae, el ejemplar fósil tiene una marcada afinidad con el género actual *Astronium* Jacq. y a nivel específico se asemeja a *Astronium balansae* Engl. "Urunday".

Derivatio nominis. El epíteto específico alude a la semejanza con la especie actual *Astronium balansae*.

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

Diagnosis. *Dicotyledonous fossil wood. Diffuse porosity. Vessels in diagonal pattern or with tendency to this one. Solitary and radial multiples of 2-5. Vessels scarce small to medium sized. Vessels with tyloses. Intervessel pits alternate, bordered and small. Rays thin and wide, uniseriate and multiseriate of 4-5 cells. Rays multiseriate with or without schizogenous channels. Radial system heterogeneous. Rays numerous, heterocellular with body ray cells procumbent with one row of upright marginal cells. Fibers with hexagonal or rounded section, irregular arrangement, abundant, and thick-walled. Axial parenchyma apotracheal and paratracheal vasicentric, complete and incomplete.*

Diagnosis. Leño fósil de dicotiledónea. Porosidad difusa. Vasos en patrones diagonales o con tendencia a ésta. Poros solitarios y múltiples radiales cortos de 2-5 elementos. Vasos pequeños a medianos y moderadamente escasos. Poros con tilosis. Puntuaciones intervasculares alternas, areoladas y pequeñas. Radios leñosos finos a moderadamente anchos, uniseriados a multiseriados de 4-5 células de ancho. Los radios multiseriados con o sin canales esquizógenos. Sistema radial heterogéneo. Radios numerosos, heterocelulares con el cuerpo constituido por células procumbentes y una hilera de células cúbicas en los extremos. Fibras de sección hexagonal o redondeadas, disposición irregular, con paredes gruesas y abundantes. Parénquima axial apotraqueal y paratraqueal vasicéntrico completo o incompleto.

Descripción. En corte transversal no es posible distinguir los anillos de crecimiento. La porosidad es difusa, con tendencia a la disposición en patrones diagonales. Los poros son de contorno redondeados y sus paredes presentan un espesor promedio de 9,8 μm (figura 4.1, 4.4). La mayoría de los poros tienen contenidos marrones, negros y ocre y presentan abundante tilosis (figura 4.1, 4.4). Los poros se muestran mayormente solitarios (57%) pero también se observan en series múltiples radiales de 2, 3 y 5 elementos (35%, 6% y 2% respectivamente) (figura 4.1); presentan un diámetro radial promedio de 125,95 μm (39-186 μm) y un diámetro tangencial promedio de 103,88 μm (68-137 μm), y son moderadamente pocos con una densidad media de 8 por mm^2 (6-10 por mm^2). Los radios presentan trayecto sinuoso a levemente sinuoso (figura 4.1). Las fibras son muy abundantes de sección hexagonal o redondeada y presentan disposiciones desordenadas. Tienen paredes gruesas y lúmenes estrechos, con un diámetro promedio de 15,50 μm (10-20 μm) y un espesor de pared de 3,56 μm (2,5-5 μm) (figura 4.7). El parénquima axial es apotraqueal y paratraqueal. El apotraqueal es escaso y el paratraqueal es vasicéntrico completo e incompleto. También se observa parénquima axial confluyente uniendo 2 ó más elementos de vaso (figura 4.1).

En el corte longitudinal tangencial, los vasos presentan trayecto rectilíneo a levemente sinuoso. Los elementos de vaso presentan una longitud promedio de $377,25 \mu\text{m}$ ($107\text{-}646,8 \mu\text{m}$) y los tabiques son oblicuos. Las placas de perforación no se pudieron observar debido al alto contenido con color oscuro y a la abundancia de tilosis de los elementos de vaso. Los radios se presentan en un promedio de 7 por mm lineal ($6\text{-}10 \text{ mm}$ lineal), son uniseriados (13%), biseriados (23%), triseriados (40%) y multiseriados de 4 y 5 células de ancho (23%) (figura 4.2, 4.5). Los radios son lineales y fusiformes y se disponen irregularmente. Pertenecen al tipo Heterogéneo II B de Kribs (figura 4.2). Los multiseriados a veces presentan canales intercelulares esquizógenos con contenidos, observándose uno por radio (figura 4.5). Los radios tienen una altura promedio de $243,25 \mu\text{m}$ ($75\text{-}455 \mu\text{m}$) y son finos con un ancho promedio de $38,75 \mu\text{m}$ ($15\text{-}70 \mu\text{m}$). La altura promedio de los radios expresada en número de células es de 14 ($5\text{-}27$) y el ancho promedio expresado en número de células es de 3 ($1\text{-}5$). Las puntuaciones intervasculares son alternas, areoladas y pequeñas con un diámetro que varía entre $2\text{-}3 \mu\text{m}$ (figura 4.6).

En corte longitudinal radial, los radios son heterocelulares integrados por células procumbentes y una hilera de células cúbicas en los extremos (figura 4.3, 4.8).

Comparaciones. La combinación de caracteres diagnósticos indica que el material estudiado tiene afinidades con la Familia Anacardiaceae, ya que se diferencia de otras familias de dicotiledóneas debido a las características anatómicas diagnósticas que presentan, como son: la porosidad difusa con tendencia a la disposición en patrones diagonales; vasos moderadamente largos; placas de perforación exclusivamente simples y con tabiques generalmente oblicuos; puntuaduras intervasculares areoladas y alternas; parénquima escaso, paratraqueal, vasicéntrico o aliforme; radios comúnmente biseriados o triseriados, algunos con canales, generalmente heterogéneos (Wagemann, 1948; Metcalfe y Chalk, 1950; León, 2003).

La Familia Anacardiaceae está constituida por aproximadamente 73 géneros y 850 especies de amplia distribución a nivel mundial; incluye árboles, arbustos y lianas (León, 2003). Tortorelli (1956) menciona a las Anacardiáceas como la familia más importante de la flora dendrológica argentina, debido al valor de numerosas especies de los géneros *Astronium*, *Schinopsis* Engl. y *Schinus* L.

Esta familia junto con las Familias Burseraceae, Rutaceae, Simaroubaceae, y Meliaceae parecen constituir, en base a la estructura de sus leños, un grupo filogenético (Webber, 1941; Heimsch, 1942; Metcalfe y Chalk, 1983). Las anacardiáceas y burseráceas son muy similares en lo que respecta a la estructura del

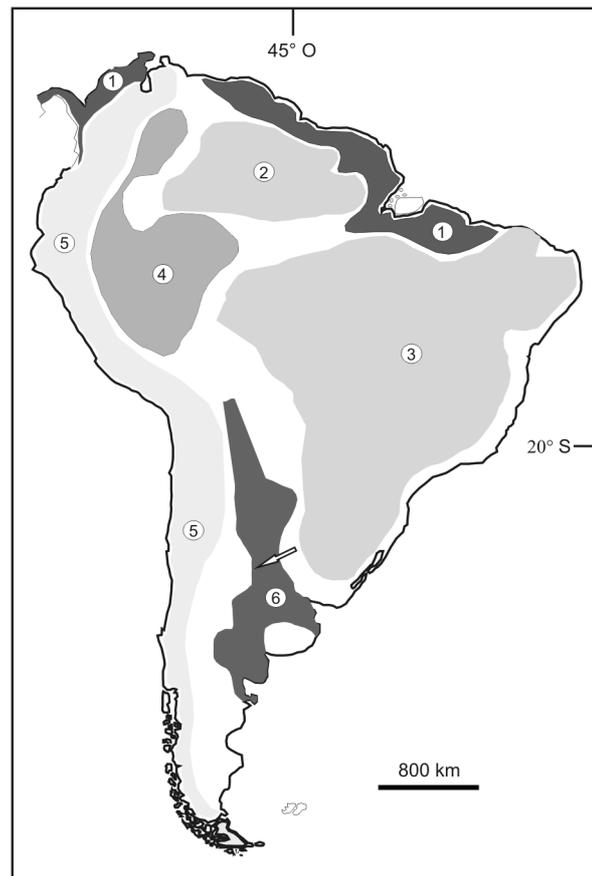


Figura 3. Paleogeografía de América del Sur durante el Mioceno Medio (15-10 Ma) tomado de Hubert y Renno (2006), Cozzuol, 2006, Latrubesse *et al.* (2007). 1, Transgresiones marinas marginales, 2, Escudo de Guayana, 3, Escudo de Brasil, 4, Formación Solomões/Pebas (Lago Pebas), 5, Andes, 6, Formación Paraná (Mar Entrerriense-Paranense). La flecha indica la localización fósil / paleogeography of South America during Middle Miocene (15-10 Ma) modified of Hubert y Renno (2006), Cozzuol, 2006, Latrubesse *et al.* (2007). 1, Marginal marine transgressions, 2, Guayana Shield, 3, Brazilian Shield, 4, Solomões/Pebas Formation (Lake Pebas), 5, Andes, 6, Paraná Formation (Entrerriense-Paranense Sea).

xilema, con presencia de canales intercelulares en los radios de ambas familias, siendo los mismos menos evolucionados que los de las Familias Rutaceae, Simaroubaceae y Meliaceae (Heimsch, 1942). Los canales intercelulares de origen traumático de los radios de las Rutáceas y Simarubáceas, sugieren el origen de estas familias a partir de las Burseráceas y Anacardiáceas (Webber, 1941).

Dentro de la Familia Anacardiaceae, el ejemplar fósil estudiado es similar a los leños de la especie actual *Astronium balansae*. Esta especie comparte con el material fósil las siguientes características: vasos predominantemente aislados y tripartidos, con abundante tilosis; puntuaciones intervasculares alternas, areoladas; fibras de sección poligonal, muy pequeñas y de pared gruesas; radios más anchos que bajos, predominan los biseriados y triseriados y en menor can-

tividad los uniseriados y multiseriados, siendo del tipo Heterogéneo II B de Kribs, algunos radios presentan canales intercelulares y parénquima leñoso escaso. Sin embargo, no fue posible observar en la especie en estudio los cristales de oxalatos de calcio ni distinguir los anillos de crecimiento.

Actualmente, existen descriptos en esta familia numerosos ejemplares fósiles. El primer género fósil estudiado de la Familia Anacardiaceae fue *Rhodium* Unger (1850), usado para asignar a los leños fósiles con afinidad al género actual *Rhus* L. (Brett, 1966). Por su parte, el género *Anacardioxylon* Felix (1882) es un género muy amplio, debido a que dentro de él están reunidas prácticamente las características de todos los géneros de Anacardiaceae (Lutz, 1979). Los restantes morfogéneros descriptos tienen diagnóstico más acotados y afinidades estrechas a diversos géneros actuales (Brea *et al.*, 2001), por tanto fueron los taxones que se utilizaron para realizar las comparaciones con el leño fósil descrito en el presente trabajo.

El morfogénero *Schinoxylon* Kruse (1954), tiene afinidad con la especie actual *Schinus*, y comparte casi todos los caracteres diagnósticos con este género con excepción de la disposición de los poros. *Astronioxylon* Suguio y Mussa (1978), afín al género actual *Astronium*, se diferencia con el material estudiado en el tamaño de los poros, la presencia de fibras septadas y la ausencia de radios uniseriados.

En lo que respecta al género *Schinopsisylon* Lutz (1979), el cual fue comparado con los géneros actuales *Astronium*, *Schinopsis* y *Schinus*, se diferencia con el material en estudio por la cantidad de canales intercelulares por radio, que puede llevar un número variable entre 1-3 y por la alineación radial de sus fibras.

El ejemplar en estudio tiene sus mayores similitudes con el género *Astroniumxylon* (Brea *et al.*, 2001). Este morfogénero es afín al género actual *Astronium* y sus caracteres anatómicos más importantes son: presencia de poros en su mayoría solitarios o múltiples radiales cortos de 2-3 elementos, de tamaño pequeño a mediano, radios uni-triseriados, y multiseriados de 4-7 células de ancho, estos últimos con canales intercelulares esquizógenos con contenido y parénquima axial escaso (Brea *et al.*, 2001). Este género tiene una sola especie fósil descrita: *Astronium-*

xylon portmannii (Brea *et al.*, 2001), registrada en la Formación Paraná (Mioceno Medio) en la localidad fosilífera de Villa Urquiza (Paraná, Entre Ríos). *Astroniumxylon portmannii* comparte con el ejemplar en estudio numerosas características, pero se diferencian en la proporción de radios uni-bi y triseriados que presenta cada uno.

Familia SOLANACEAE

Género *Solanumxylon* nov. gen.

Derivatio nominis. El epíteto específico hace referencia a la afinidad con el género actual *Solanum* N.

Diagnosis. *Dicotyledonous fossil wood. Growth ring indistinct. Diffuse porosity, solitary and rarely in radial multiple series of 2 and clusters, vessels small to medium sized, and scarce. Vessel elements short. Simple perforation plates. Interoessel pits bordered and alternate. Rays homocellular, numerous, with procumbent cells. Rays 2-3 or multiseriate, some uniseriate, thin and wide. Fibers polygonal and quadrangular in section, very abundant, in radial arrangement or irregular arrangement. Septate fibers. Axial parenchyma paratracheal and apotracheal, scarce and axial parenchyma diffuse-in-aggregates.*

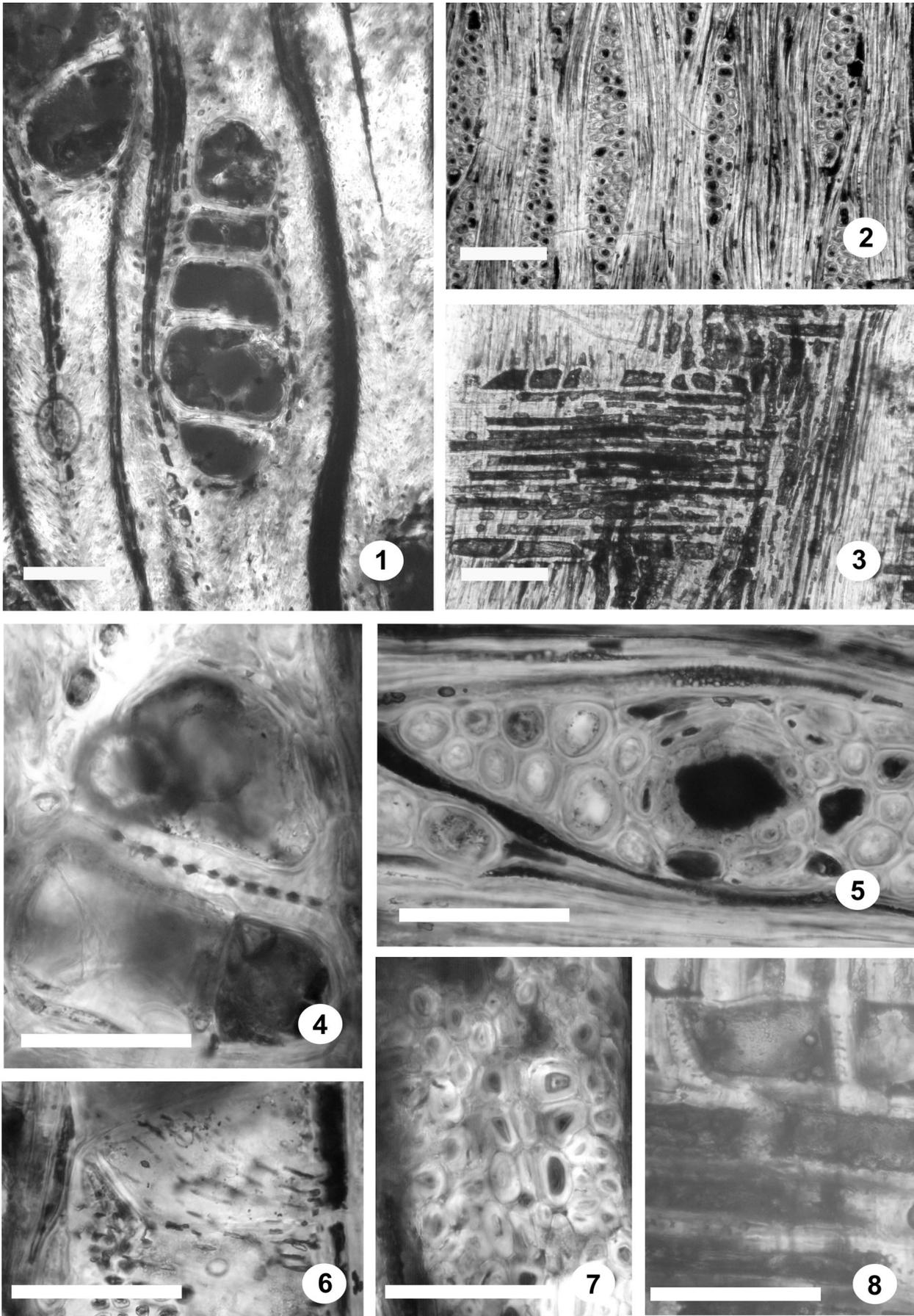
Diagnosis. Leño fósil de dicotiledónea. Anillos de crecimiento indistinguibles. Porosidad difusa. Vasos escasos mayormente solitarios, también múltiples radiales cortos de 2 elementos y agrupados, de pequeño a moderado tamaño. Elementos de vasos cortos. Placas de perforación simples. Puntuaciones intervasculares areoladas y alternas. Radios leñosos homocelulares, numerosos, formados por células procumbentes. Radios 2-3 seriados o multiseriados, raros los uniseriados, finos a moderadamente anchos. Fibras de sección poligonal a cuadrangular, con paredes delgadas a gruesas, muy abundantes, de disposición ordenada en hileras radiales o desordenadas. Fibras tabicadas. Parénquima axial paratraqueal y apotraqueal, escaso y difuso agregado.

Solanumxylon paranensis sp. nov.

Figura 5.1-8

Holotipo. PALBO 24. PALBOmic 594.

Figura 4.1-8, *Astroniumxylon parabalansae* sp. nov. 1, sección transversal mostrando vasos, radios y parénquima axial / *cross section showing vessels, rays and axial parenchyma. 2,* sección longitudinal tangencial, donde se observan los radios uni, tri y multiseriados / *tangential section, showing uni, tri and multiseriate rays. 3,* sección longitudinal radial mostrando radios heterogéneos formados por células procumbentes y células cúbicas / *radial section showing heterocellular rays composed by procumbent cells and square cells. 4,* detalle de tilosis vascular / *detail of the tyloses in vessels. 5,* canal esquizógeno con contenidos en radio multiseriado / *multiseriate ray showing schizogenous canals with contents. 6,* punteaduras intervasculares areoladas alternas, en corte longitudinal tangencial / *alternate interoessel bordered pits in tangential section. 7,* fibras en corte transversal / *fibres in cross section. 8,* células procumbentes y cúbicas en corte longitudinal radial / *procumbent and square cells in radial section. Escala / scale= 1, 2, 3: 100 µm; 4, 5, 6, 7, H= 50 µm.*



Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Paraná.

Edad. Mioceno Medio.

Afinidad botánica. Dentro de la Familia Solanaceae, el ejemplar fósil tiene una marcada afinidad con el género actual *Solanum* y a nivel específico se asemeja a *Solanum auriculatum* Aiton. "Caovetí o Fumo Bravo".

Derivatio nominis. El epíteto específico hace referencia al lugar de recolección del material fósil.

Diagnosis. *As for the genus for monospecific.*

Diagnosis. Como la del género por monoespecífica.

Descripción. En el corte transversal, los anillos de crecimiento son indistinguibles y la porosidad es difusa (figura 5.1). Los elementos de vaso son en su mayoría solitarios (91%) con contorno angular, múltiples cortos de 2 elementos (9%), habiendo unos pocos vasos agrupados (figura 5.1, 4, 5, 5.5). Presentan un diámetro tangencial promedio de 106,33 μm (78,4 - 205,8 μm) y son moderadamente pocos, con una densidad media de 9 por mm^2 (6 -12/ mm^2). Los radios presentan trayecto levemente sinuoso (figura 5.1). Las fibras son de sección poligonal a cuadrangular y lumen circular, con paredes de delgadas a gruesas de diámetro medio de 3,94 μm (2,54-5,08 μm), muy abundantes, presentándose en algunos sectores ordenadas en hileras radiales, mientras que en otros se disponen de manera desordenada (figura 5.7). Algunas fibras presentan tabiques y su diámetro promedio es de 13,08 μm (10-18 μm) (figura 5.7). El parénquima axial es paratraqueal y apotraqueal, escaso y difuso agregado (figura 5.1). En corte transversal, resulta muy difícil diferenciar las células del parénquima de las fibras (figura 5.1).

En el corte longitudinal tangencial, los elementos vasales presentan un trayecto rectilíneo a algo sinuoso, son cortos con una longitud media de 227,36 μm (137-343 μm), con tabiques oblicuos a rectos. Las placas de perforación son simples. Los radios se encuentran en un promedio de 7,5 por mm lineal (4-10/ mm), dispuestos irregularmente (figura 5.3). Son del tipo lineal Homogéneo I de Kribs, lineales y fusiformes, biseriados (20%), triseriados (67%) y multiseriados de 4 células de ancho (13 %), encontrándose unos pocos radios uniseriados (figura 5.3, 5.8).

Presentan una altura promedio de 288,61 μm (206-411 μm) y un ancho promedio 52,43 μm (39 -88 μm). La altura promedio de los radios en número de células es de 11 (7-18) y el ancho promedio en número de células es de 3 (2-4). Las puntuaciones intervasculares son areoladas y alternas (figura 5.6). También se observa parénquima constituido por células rectangulares y subdivididas por tabiques transversales. No se observaron cristales.

En el corte longitudinal radial, los radios son homocelulares heterogéneos, formados por células procumbentes (figura 5.2).

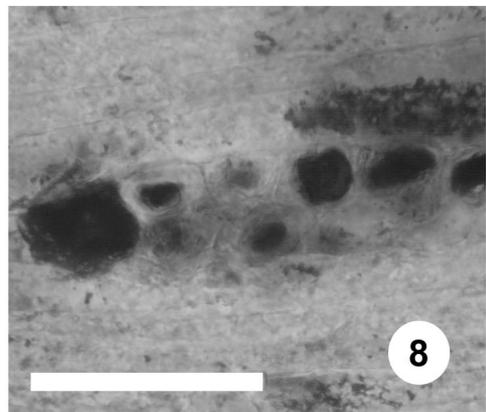
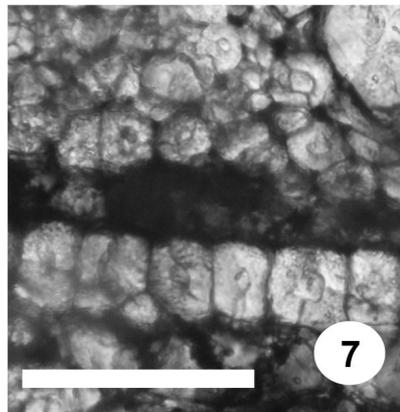
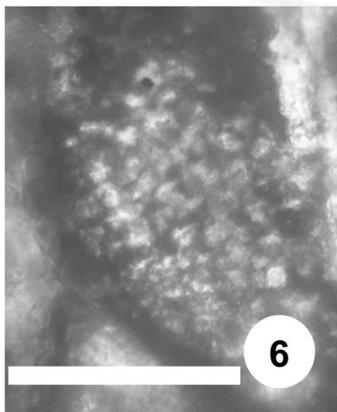
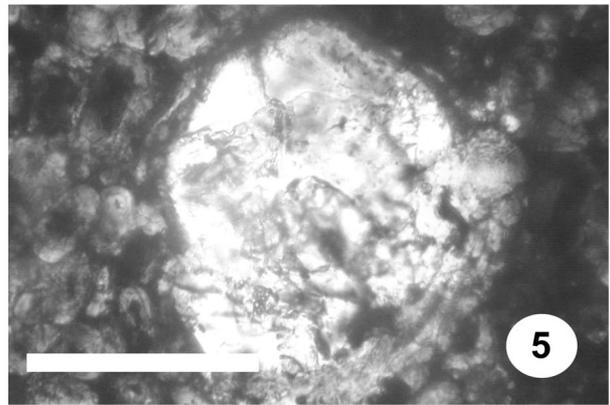
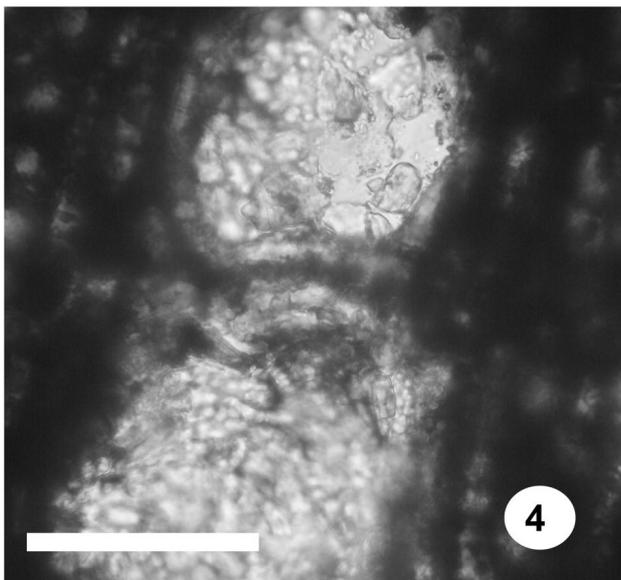
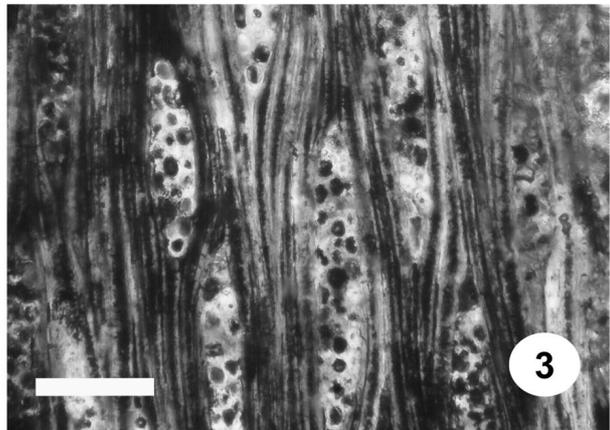
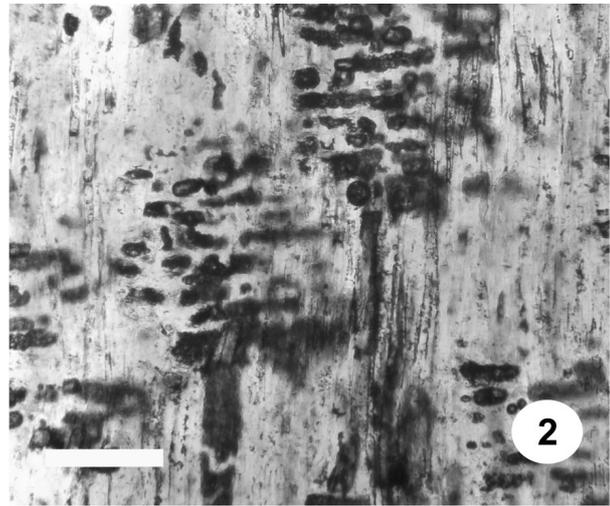
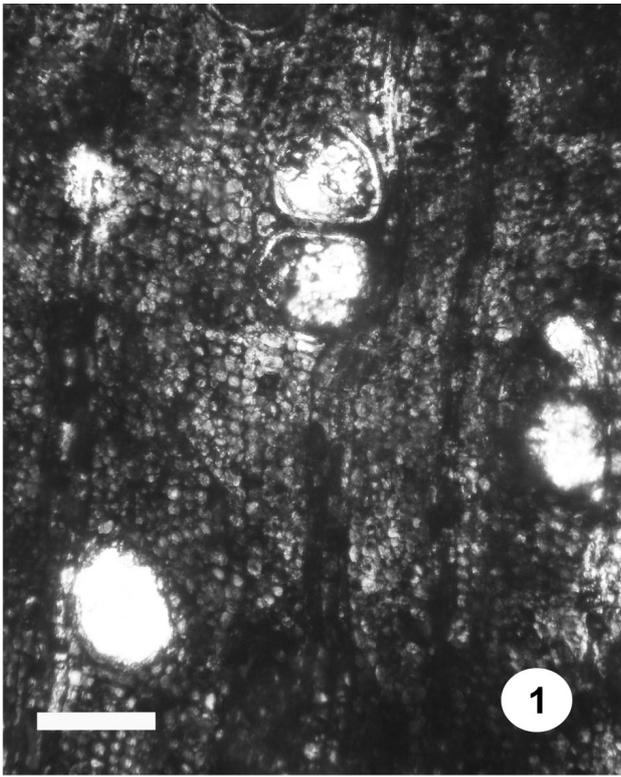
Comparaciones. La combinación de caracteres que presenta el ejemplar en estudio es diagnóstico de la Familia Solanaceae. Esta familia contiene aproximadamente 85 géneros y 3600 especies. Las solanáceas son mayormente herbáceas, presentan muy pocas especies arbóreas, lo que dificulta el estudio de la anatomía de su leño. Esta familia se encuentra más representada en regiones tropicales.

Por lo mencionado en el párrafo anterior, resulta interesante el estudio xilológico de las solanáceas. Además, presentan un amplio rango de características: a pesar de que esta familia exhibe típicamente placas de perforación simples, existen algunos vestigios de escalariformes; en lo que respecta al parénquima axial, es exclusivamente difuso en algunas especies y exclusivamente vasicéntrico en otras; los radios son predominantemente multiseriados en algunas especies y predominantemente uniseriados en otras, con células que varían de exclusivamente procumbentes a exclusivamente verticales o cúbicas; los cristales varían de formas romboidales a arenillas cristalinas en el parénquima axial, las células de los radios y en los idioblastos fibriformes (Carlquist, 1992).

Esta amplia variación en las características del leño que presentan las solanáceas, representa la distribución de la familia en un amplio rango de hábitats ecológicos, siendo importante destacar que las solanáceas comúnmente crecen en hábitats perturbados.

La Familia Solanaceae probablemente tuvo un origen en común con la Familia Convolvulaceae (Metcalf y Chalk, 1983; Carlquist, 1992). Las Duceodendraceae y Goetzeaceae son familias satélites de las Solanaceae. Las Nolanaceae también muestran ser cercanas a las Solanaceae. La Familia Goetzeaceae

Figura 5.1-8, *Solanumxylon paranensis* gen et sp. nov. 1, vista general en corte transversal mostrando vasos, radios y parénquima axial / general view in cross section showing vessels, rays and axial parenchyma. 2, vista general en corte longitudinal radial, mostrando radios homocelulares / general view in radial section showing homocellular rays. 3, vista general en corte longitudinal tangencial donde se observan los radios del tipo Homogéneo I de Kribs / general view in tangential section showing Homogeneous type I rays. 4, vaso múltiple radial de 2 elementos en sección transversal / radial multiples of 2 elements vessel in cross section. 5, Vaso solitario en sección transversal / solitary vessel in cross section. 6, corte longitudinal tangencial de un vaso donde se observan puntuaciones areoladas y alternas / bordered and alternate intervessel pits in tangential section. 7, en sección transversal, fibras septadas y no septadas / in cross section, septate and non-septate fibres. 8, detalle de un radio biseriado / details of biseriate ray. Escala / scale: 1-3 y 4-8? = 100 μm ; 4, 5, 6, 7, 8 = 50 μm .



y la Familia Nolanaceae poseen arenillas cristalinas, una característica poco común en las maderas de las dicotiledóneas. Esta característica sólo fue encontrada en siete familias además de Goetzeaceae, Nolanaceae y Solanaceae (Carlquist, 1988).

No se conocen trabajos realizados sobre leños fósiles pertenecientes a la Familia Solanaceae, por tal motivo se comparó el ejemplar fósil con especies sudamericanas de *Solanum* (cuadro 1). El morfotaxón estudiado presenta más afinidad con la especie *Solanum auriculatum*, que habita en el Selva misionera y en la Provincia de Chaco, compartiendo las siguientes características: anillos de crecimientos indistinguibles, tipo de disposición de los elementos vasales, punteaduras y diámetro de los elementos vasales, tipo y seriación de los radios leñosos, disposición, tipo y tamaño de las fibras y tipo de parénquima axial; presentando pequeñas diferencias respecto al trayecto de los radios y al tamaño de los mismos.

Familia LEGUMINOSAE
Subfamilia MIMOSOIDEAE

Género *Piptadenioxylon* Suguio y Mussa 1978

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

Piptadenioxylon paraexcelsa sp. nov.

Figura 6.1-8

Holotipo. PALBO 23. PALBOmic 523.

Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Paraná.

Edad. Mioceno Medio.

Afinidad botánica. Dentro de la Subfamilia Mimosoideae, el ejemplar fósil tiene una marcada afinidad con el género actual *Parapiptadenia* Brenan. y a nivel específico comparte la mayoría de sus caracteres con *Parapiptadenia excelsa* (Griseb.) Burkart.

Derivatio nominis. El epíteto específico hace referencia a la afinidad con la especie actual *Parapiptadenia excelsa*.

Diagnosis. *Dicotyledonous fossil wood. Growth rings indistinct or subtle. Diffuse porosity or semi-ring-porous. Vessels solitary, some in radial multiple series of 2-3 or in clusters. Small and numerous. Vessel elements very short. Simple perforation plates. Intervessel pits bordered and alternate. Rays homocellular, numerous, low, biseriolate and uniseriate. Fibers quadrangular in section, with an irregular arrangement are abundant. Fibers not septate. Axial parenchyma apotracheal and paratracheal; paratracheal vasicentric incomplete in wide bands and apotracheal diffuse-in-aggregates.*

AMEGHINIANA 45 (4), 2008

Diagnosis. Leño fósil de dicotiledónea. Anillos de crecimientos indistinguibles o poco demarcados. Porosidad difusa a semi-circular. Los vasos son predominantemente solitarios, algunos en series múltiples radiales de 2-3 elementos o en racimos, pequeños, numerosos. Elementos de vasos muy cortos. Placas de perforación simples. Puntuaciones intervasculares areoladas y alternas. Radios homocelulares, numerosos, de baja altura, biseriados y uniseriados. Fibras de contorno cuadrangular, parcialmente desordenadas, abundantes. Fibras no septadas. Parénquima axial apotraqueal y paratraqueal; paratraqueal vasicéntrico incompleto en bandas angostas y apotraqueal difuso agregado.

Descripción. En el corte transversal, los anillos de crecimientos son indistinguibles o muy poco demarcados. La porosidad es difusa a semi-circular. Los elementos de vaso son de contorno circular a oval y se presentan predominantemente solitarios (69,5%), aunque también se encuentran en series múltiples radiales cortas de 2 y 3 elementos (26% y 4,5% respectivamente) y unos pocos poros en racimos muy pequeños (de 3 elementos), con un diámetro tangencial promedio de 66 μm (45-80 μm) y son moderadamente numerosos, encontrándose en una densidad promedio de 14 poros por mm^2 (10-17 poros por mm^2) (figura 6.1, 6.7, 6.8). Los radios son de trayectoria rectilínea a levemente sinuosa cuando rodean a los vasos (figura 6.1). Las fibras son de contorno cuadrangular y se presentan parcialmente desordenadas (figura 6.1). Son abundantes, no septadas, con un diámetro promedio de 22,61 μm (17,78-29,21 μm). Presentan lumen circular y paredes delgadas, con un espesor promedio de la doble pared de 4,9 μm (2,54-7,62 μm). El parénquima axial es apotraqueal y paratraqueal. El paratraqueal es vasicéntrico incompleto, en bandas angostas. El apotraqueal es difuso agregado (figura 6.1).

Debido al estado de preservación, en el corte longitudinal tangencial se han podido observar sólo algunos de sus caracteres. Los elementos de vaso son de trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, integrados por elementos de vaso muy cortos, con una longitud media de 290,57 μm (117,6-480,2 μm) (figura 6.4, 6.5). Las placas de perforación son simples y los elementos de vaso presentan puntuaciones intervasculares areoladas alternas y tabiques generalmente oblicuos (figura 6.4, 6.5). Los radios leñosos son homocelulares y numerosos 8 (6-10) por mm lineal. Se presentan en su mayoría como biseriados (75%), y uniseriados (25%), corresponden al tipo Homogéneo I de Kribs. Los radios son de contorno fusiforme y bajos con una altura promedio de 268,52 μm (47-411,6 μm) y un ancho promedio de 35,28 μm (29,4-39,2 μm) (figura 6.3).

En corte longitudinal radial las punteaduras in-

Cuadro 1. Comparación de los caracteres xilológicos entre *Solanumxylum paranensis* gen. et sp. nov. y los leños del género actual *Solanum* / comparative chart among *Solanumxylum paranensis* gen. et sp. nov. and woods of *Solanum* extant genera. **Referencias / References:** 1 Inside Wood database (Wheeler et al.), 2004; 2 Descole y O' Donell, 1937; 3 Pérez Mogollón, 1993; 4 Roth y Giménez, 2006. **Abreviaturas / Abbreviations:** Anillos de crecimiento/ growth rings: **I** = indistinguibles/ indistinct, **P** = pocos demarcados/ intermediate between distinct and indistinct, **D** = distinguibles/ distinct. Disposición de los Vasos/ Vessel groupings: **S** = solitarios/ solitary, **MC** = múltiples radiales cortos de 2-4 / in radial multiples of 2-4, **ML** = Múltiples radiales de 4 ó + elementos/ in radial multiples of 4 or more elements, **R** = en racimos/ in clusters, **G** = agrupados/ grouped vessels. Placa de Perforación/ Perforation Plates: **C** = simple/simple, **CI** = circulares / circular. Punteaduras Intervasculares/ Intervessel Pits: **A** = areoladas/ bordered, **E** = pequeñas/ smalls, **T** = Alternas/ alternate, **PG** = poligonal/ polygonal, **EL** = elíptica / elliptical, **N** = numerosas/ numerous, **GD** = grandes / large, **MA** = muy abundantes/ very abundant. Tipos de radios/ Ray types: **H** = Homocelular/ homocellular, **HO** = homogéneo / homogeneous, **HE** = heterogéneo/ heterogeneous, **PM** = células procumbentes/ procumbent cells, **CD** = células cuadrangulares/ square cells. Seriación de los radios/ Ray width: **U** = uniseriados/ uniseriate, **BS** = biseriados/ biseriate, **TRS** = tetraseriados/ tetraseriate, **MS** = multiseriados/ multiseriate. Parénquima Axial/ Axial parenchyma: **AP** = apotraqueal/ apotracheal, **PA** = paratraqueal/ paratracheal, **D** = difuso / diffuse, **DA** = difuso agregado/ diffuse-in-aggregates, **V** = vasocéntrico / vasicentric, **ES** = escaso/ scarce. Cristales / crystals: **C OX** = cristales de oxalato / oxalate crystals, **C OX CA** = cristales de oxalato cálcico / calcic oxalate crystals, **AN** = arenilla cristalina / sand crystals.

Especie	Anillos de Crecimiento	Vasos				Radios				Parénquima	Inclusiones Mínerales
		Disposición	Diámetro (µm)	Placa de perforación	Punteaduras intervascuales	Ancho (µm)	Alto (µm)	Tipo	Seriación	Tipo	
<i>Solanum auriculatum</i> ¹	I	S y MC (2 poros), G	100 (60-200)	S	A (PG) y T	80	500	HO I	TRS a U.	PA ES	No
<i>S. acropterum</i> ¹	I	ML	---	S	T	---	---	PM y/o CD	U	ES o Ausente	No
<i>S. gayanum</i> ¹	I	---	50-100	S	---	---	>1mm	PM y/o CD	U -TRS	PA ES	No
<i>S. padulosum</i> ¹	I	---	50-200	S	T	---	---	HO (PM)	U	PA ES	No
<i>S. argentinum</i> Bitter et Lillo ²	---	S y MC	20-105	S, CI	A, T y N	32	Hasta 500	H y HE	TRS ó BS	PA V.	C OX
<i>S. trichoneuron</i> Lillo ²	---	G (2-4) y S	18-100	S y CI	A (EL ó PG), T	16-30	60-70	HE, más raros HO	U - TRS	PA V	C OX CA
<i>S. foetidum</i> Ruiz et Pav. ²	---	MC y ML raros S y A	20-140	---	A (EL), E y T	16-30	60-70	HE, más raros HO	U - TRS	PA V	AN y C OX CA
<i>S. verbascifolium</i> L. ^{2, 4}	D	S o MC (2-3)	22-220	S y CI	A, GD, MA, T	13-60	200-1000	HE	BS - MS	AP, ES; PA V	No
<i>S. sycophanta</i> ³	P	MC y ML (2-6), algunos G, escasos S	45-308	S	T	30-120	170-1100	HO y/o HE tipo III	U y MS	PA V o PA ES, también AP D	AN
<i>Solanumxylum paranensis</i> gen. et sp. nov.	I	S (91%), MC (9%), pocos G	106,33 (78,4 - 205,8)	----	A y T	52,43 (39 -88)	288,61 (206-411)	HO I	BS, TS y MS, pocos U	PA y AP, ES y DA	No

tervasculares son areoladas, alternas, pequeñas, disjuntas, de contorno circular y con abertura interna incluida. El sistema radial es homocelular, integrado por células procumbentes (figura 6.2, 6.6). No presenta estratificación celular.

Comparaciones. El material estudiado presenta un regular estado de preservación. No obstante, permitió la observación de numerosos caracteres anatómicos diagnósticos para su identificación a nivel familiar y genérico. El ejemplar fue comparado con las

especies actuales y fósiles de la Familia Leguminosae, en especial de la Subfamilia Mimosoideae.

La Familia Leguminosae es una de las familias de angiospermas más importantes debido a la diversidad de especies y géneros que presenta y por encontrarse en una gran cantidad de ambientes ecológicos diferentes en casi todo el mundo (Shuang-Xing y Zhe-Kun, 1992; Lavin *et al.*, 2005). Durante el Terciario temprano, esta familia tiene una rápida radiación, evidenciándose la diferenciación de las tres subfamilias (Caesalpinioideae, Mimosoideae y Papilionoideae) a partir del Eoceno (Herendeen, 1992b; Wheeler y Baas, 1992).

El registro fósil de las leguminosas del Terciario es muy abundante y diverso (Gros, 1992; Herendeen, 1992; Crepet y Herendeen, 1992), preservado en forma de leños fósiles, impresiones foliares, polen, flores, frutos y semillas, en numerosas regiones (Herendeen, 1992b; Awasthi, 1992). De acuerdo con lo registrado hasta la fecha, es en el Mioceno el período en el que se encuentra la mayor cantidad de maderas fósiles de las leguminosas, con numerosos registros con características que los ubican dentro de las mimosoideas (Wheeler y Baas, 1992).

En la actualidad, esta subfamilia se encuentra constituida por plantas leñosas, árboles y arbustos, representados por numerosos géneros y especies en las regiones cálidas, tropicales y subtropicales, de todos los continentes (Dimitri, 1978).

El ejemplar fósil analizado comparte los caracteres diagnósticos con el grupo *Piptadenia*. Este Grupo se caracteriza por presentar fibras no septadas, parénquima bandeado y radios uniseriados (Evans *et al.*, 2006).

El análisis filogenético de la subfamilia Mimosoideae está basado en las secuencias del ADN de cloroplastos y plástidos (Luckow *et al.*, 2000; Luckow *et al.*, 2003; Jobson y Luckow, 2007). Dentro de esta subfamilia el grupo *Piptadenia* ha sido reconocido como un grupo natural, presentando todos sus miembros un número cromosómico $X=13$ y polen en políadas (Luckow *et al.*, 2000). Este grupo no es en su totalidad monofilético, sino que está medianamente sostenido por una politomía encontrada en la mayo-

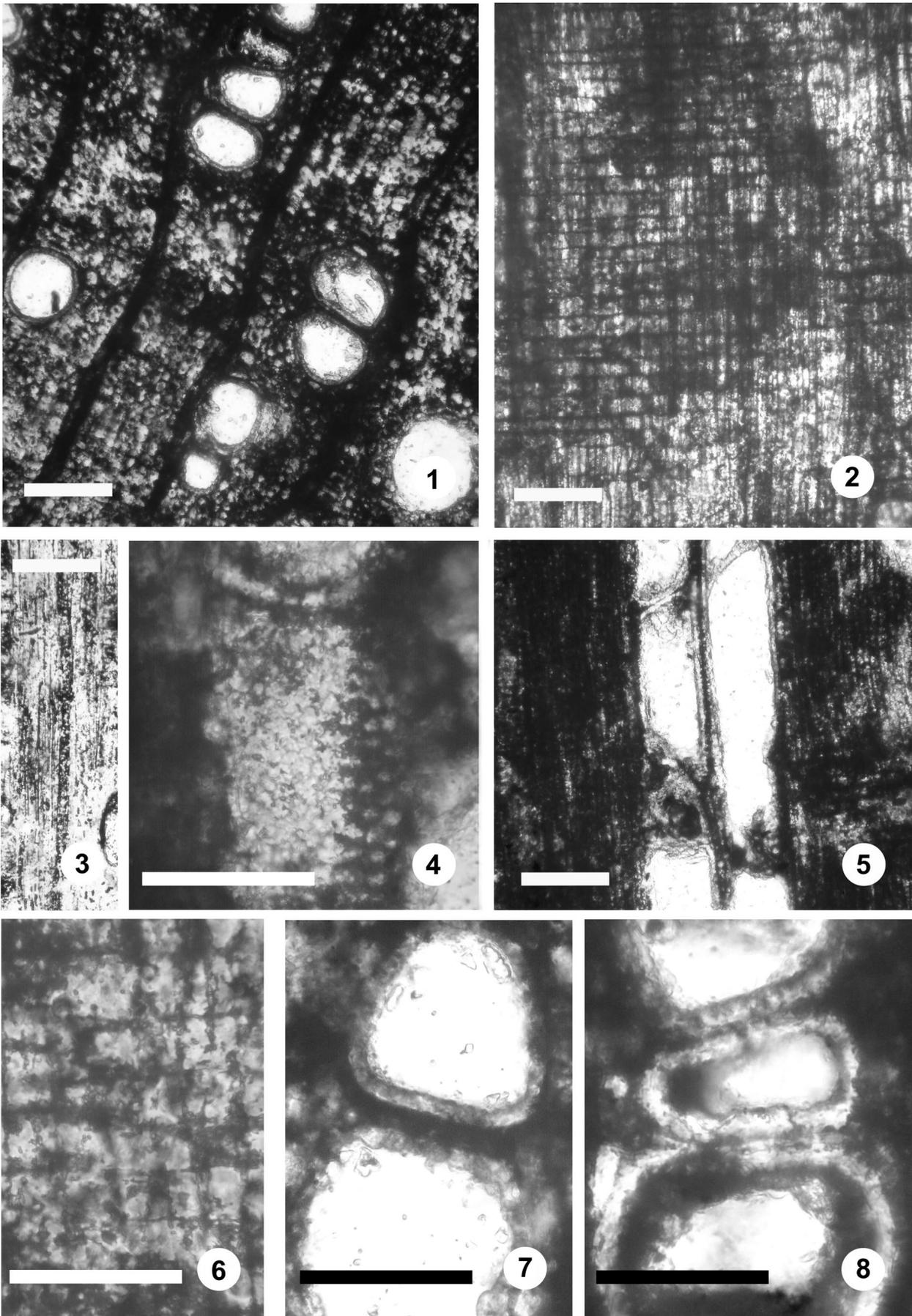
ría de los géneros piptadenioides (*Piptadenia* Benth., *Pseudopiptadenia* Rauschert, *Microlobius* C. Presl, *Parapiptadenia* Brenan, *Mimosa* L. y *Stryphnodendron* Mart.).

El grupo *Piptadenia* está más cercanamente emparentado con el clado *Ingeae/Acacia sensu lato* (incluyendo las acacias australianas) como sucede con *Anadenanthera* Speg. y *Piptadenia viridiflora* (Kunth) Benth (Luckow *et al.*, 2000; Luckow *et al.*, 2003; Jobson y Luckow, 2007). Asumiendo la naturaleza polimórfica de *Piptadenia*, actualmente se reconocen ocho géneros segregados: *Anadenanthera*, *Indopiptadenia* Brenan, *Microlobius*, *Newtonia* Baill., *Parapiptadenia*, *Piptadenia*, *Piptadeniastrum* Brenan. y *Pseudopiptadenia*.

El material estudiado se diferencia del género *Anadenanthera* en la densidad de poros por mm², en el espesor de la pared de las fibras, en la presencia de parénquima aliforme y en la seriación de los radios. Con *Microlobius* se encontraron diferencias en el espesor de la pared de las fibras, en la presencia de parénquima aliforme y en la proporción de radios uni y biseriados. El género *Piptadeniastrum* se diferencia en el diámetro tangencial de los vasos, la presencia de fibras septadas, presencia de parénquima aliforme, la ausencia de parénquima en bandas y la seriación de los radios. Con el género *Pseudopiptadenia*, se encontraron diferencias en el diámetro tangencial de los vasos, la presencia de parénquima aliforme y la ausencia de parénquima en bandas.

Los caracteres anatómicos del ejemplar fósil, lo relacionan en forma estrecha al género *Parapiptadenia* y en menor medida a *Piptadenia*. El género *Parapiptadenia* está integrado por más de 40 especies arbóreas, en su mayor parte americanas; casi todas las especies del género crecen en los bosques tropicales y selvas subtropicales y se caracterizan por presentar porosidad difusa, sin engrosamientos espiralados en los elementos de vaso, traqueidas ausentes o raras, radios 3-4 seriados y 1-2 seriados, homogéneos o cercanamente homogéneos, parénquima axial vasicéntrico angosto hasta bandeado, fibras liberiformes y estratificación ausente (Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956; Evans *et al.*, 2006).

Figura 6.1-8, *Piptadenioxylon paraexcelsa* gen. et sp. nov. 1, corte transversal mostrando vasos, radios y parénquima axial / cross section showing vessels, rays and axial parenchyma. 2, corte longitudinal radial mostrando radios homocelulares formados por células procumbentes / radial section showing homocellular rays with procumbent cells. 3, radio en corte longitudinal tangencial / ray in tangential section. 4, detalle del corte tangencial de un vaso donde se observan punteaduras intervascuales areoladas y alternas / detail of bordered and alternate interovessel pits in tangential vessel section. 5, en corte radial, se observan los vasos cortos con tabiques oblicuos / radial section showing short vessel elements with oblique septum. 6, detalle de un corte radial mostrando las células procumbentes / detail of radial section showing procumbent cells. 7, detalle de un vaso formado por 2 elementos en corte transversal / detail of 2 elements vessel in cross section. 8, detalle de un vaso multiple radial formado por 3 elementos en sección transversal / detail of a radial multiples of 2 elements vessels in cross section. Escala / scale: 1-3 y 4-8? = 100 µm; 4, 5, 6, 7, 8 = 50 µm.



Cuadro 2. Comparación de los caracteres xilológicos entre *Piptadenioxylon paraexcelsa* gen. et sp. nov. y los géneros fósiles de las Mimosoideae más afines / comparative chart among *Piptadenioxylon paraexcelsa* gen. et sp. nov. and woods of fossil genera of more affinity of Mimosoideae. Referencias / References: Lutz, 1987, Lutz, 1991. **Abreviaturas / Abbreviations:** Anillos de crecimiento/ growth rings: **I** = indistinguibles/ indistinct, **P** = pocos demarcados/ intermediate between distinct and indistinct, **D** = distinguibles/ distinct. Disposición de los Vasos/ Vessel groupings: **S** = solitarios/ solitary, **MC** = múltiples radiales cortos/ in radial multiples of 2-4, **R** = en racimos/ in clusters, **G** = agrupados/ grouped vessels. Diámetro de los vasos/ Diameter of vessel: **DT** = diámetro tangencial/ tangential diameter, **DR** = diámetro radial/ radial diameter. Vasos por mm²/ vessels per square millimetre: **MN** = muy numerosos/ very numerous, **N** = numerosos/ numerous, **NN** = moderadamente numerosos/ moderately numerous. Placa de Perforación/ Perforation Plates: **C** = simple/ simple. Punteaduras Intervasculares/ Intervessel Pits: **A** = areoladas/ bordered, **SA** = semi-areoladas/ semi-bordered, **E** = pequeñas/ small, **T** = Alternas/ alternate. Ancho de los Radios/ Ray width: **MF** = muy finos/ very narrow, **F** = finos/ narrow, **AM** = ancho medio/ average wide. Altura de los Radios/ Ray height: **AM** = alto medio/ average high, **MB** = moderadamente bajos/ moderately low, **B** = bajos/ low, **EB** = extremadamente bajos/ very low. Tipos de radios/ Ray Types: **H** = Homocelular/ homocellular, **HO** = homogéneo/ homogeneous, **HO I** = homogéneo tipo I / Homogeneous Type I, **HO II** = homogéneo tipo II / Homogeneous Type II, **HO IIb** = homogéneo tipo IIb / Homogeneous Type IIb, **HE IIa** = heterogéneo IIa / Heterogeneous Type IIa, **HE IIb** = heterogéneo tipo IIb / Heterogeneous Type IIb. Seriación de los radios / Ray width (cells): **U** = uniseriados/ uniseriate, **BS** = biseriados/ biseriate, **TS** = triseriados/ triseriate, **TRS** = tetraseriados/ tetraseriate, **MS** = multiseriados / multiseriate. Parénquima Axial / Axial parenchyma: **AP** = apotraqueal / apotracheal, **PA** = paratraqueal/ paratracheal, **DA** = difuso agredado/ diffuse-in-aggregates, **V** = vasicéntrico/ vasicentric, **VI** = vasicéntrico incompleto / incomplete vasicentric, **ES** = escaso/ scanty, **AL** = aliforme / aliform, **BA** = bandeado/ in bands, **CF** = confluyente / confluent.

Especie	Procedencia	Anillos de crecimientos	Vasos					Radios				Parénquima Axial
			Disposición	Diámetro (µm)	Nº/mm ²	Placa de perforación	Punteaduras inter-vasculares	Ancho (µm)	Alto (µm)	Tipo	Seriación	
<i>Menendoxylon vasallensis</i> Lutz 1979	Hernadarias. Fm. Salto Chico. Plioceno	P	S, MC y G	DT 59-132	30, MN	C	A y T	MF, 17 (13-26)	B 290 (171-448)	HO I	U	PA (V y ES)
<i>M. areniensis</i> Lutz 1979	Concordia Fm. Salto Chico. Plioceno	D	S y MC	S 52-132. MC 130-224	17-20, N	C	A y T	F 23 (13-29)	EB 198 (145-300)	HE IIb	U y BS	PA (AL y BA)
<i>M. mesopotamiensis</i> Lutz 1979	A° Yuquerí, Concordia. Fm. Salto Chico. Plioceno	P	S y MC	DT 118-246	12-20, NN	C	A y T	F 26 (13-40)	MB 243	HO IIb	TS, TRS y pocos BS	PA (V y CF)
<i>M. piptadiensis</i> Lutz 1987	Pto Julipao, Tucumán. Fm Andalhuala. Plioceno. Pta Viracho. Fm El Palmar Pleistoceno superior	P	S, MC y pocos G	DT 56,2-50 / DR 150-100	25 (19-47), N	C	SA, E y T.	MF 144,79 (270-59)	B 13 (23-66)	HE IIa.	U, pocos BS	PA (V y CF)
<i>Mimosoxylon</i> sp. Lutz 1991	Corrientes Fm. Ituzaingó Plioceno superior	P	S y MC	DT 47-244 DR 88-350	15 (10-20), NN	----	A, E y T	AM 120 (66-160)	MB y B 420 (215-620)	H	TS - MS	PA (V y ES)
<i>Mimosoxylon santamariensis</i> Lutz 1987	Tiopunco (Tucumán) Fm. San José	P	S, MC y pocos G	DT-DR 171,25 x 132,5	13 (12-17), NN	C	A y T	F ---	AM 253 (76,2-363)	H II	U, BS y TS	PA (V y CF)
<i>Piptadenioxylon chimeloi</i> Suguio y Mussa 1978	Río Tieté, San Pablo. Pleistoceno superior	I	S y MC	45-100	15-20	C	E y T	HO	BS, TS y U	PA (V y CF)
<i>Piptadenioxylon paraexcelsa</i> sp. nov.	Toma Vieja, Paraná Fm Paraná, Mioceno Medio	I/P	S, MC y R	DT 45-80	14, NN	----	A, E y T	35 (29-39)	268 (47-411)	HO	U y BS	AP (DA) y PA (VI)

La especie actual más afín al ejemplar estudiado es *P. excelsa*. Esta especie que crece en la Selva Tucumano-boliviana, se caracteriza por presentar los siguientes caracteres diagnósticos: poros con disposición irregular, preferentemente solitarios de contorno oval y múltiples radiales cortos de 2 a 3 elementos, numerosos y pequeños (50 a 90 μm), elementos de vaso con trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, tabiques generalmente oblicuos, puntuaciones intervasculares alternas, elementos de vaso cortos 70-350 μm , fibras apretadas de trayecto levemente sinuoso, radios preferentemente biseriados y parénquima paratraqueal vasicéntrico y bandeado (Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956). Estos caracteres son compartidos con el material estudiado.

Los géneros fósiles asignados a la Subfamilia Mimosoideas son *Acacioxylon* Schenk 1883, *Adenantheroxylon* Prakash y Tripathi 1968, *Albizinium* Prakash 1975, *Albizioxylon* Nikitin 1935, *Bajacalifornioxylon* Cevallos-Ferriz y Barajas Morales 1994, *Cathormion* Gros 1990, *Dichrostachyoxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Eucacioxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Ingoxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Piptadenioxylon* Suguio y Mussa 1978, *Menendoxylon* Lutz 1979, *Metacacioxylon* Gros 1981, *Mimosoxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Mimosaceoxylon* Lakhanpal y Prakash 1970, *Paraalbizioxylon* Gros 1992, *Paracacioxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Tetrapleuroxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967 y *Anadenantheroxylon* Brea et al. 2001.

Se realizó una descripción detallada del material en estudio con los morfotaxones descrito en los géneros *Menendoxylon*, *Mimosoxylon* y *Piptadenioxylon* (cuadro 2). Las mayores similitudes se encontraron con las especies *Menendoxylon piptadiensis* y *M. vassallensis*, diferenciándose con la primera en el número de vasos por mm^2 , en el tipo de radio y en el tipo de parénquima axial, y con la segunda en la disposición y número de vasos por mm^2 .

Aunque el material estudiado presenta similitudes con las especies fósiles ya descritas, no pudo ser asignado a un taxón existente, por tal motivo se propone una nueva morfoespecie denominada *Piptadenioxylon paraexcelsa*.

Consideraciones finales

Se conocen pocos registros de maderas fósiles de la Formación Paraná. El primer leño fósil descrito fue asignado por Lutz (1981) a *Entrerrioxylon victoriensis*, un taxón con afinidad a las papilionoideas. Luego, fueron descritos *Anadenantheroxylon villaurquisense*, un representante de las mimosoideas con afinidad a *Anadenanthera*, y *Astroniumxylon portmannii*, un componente de las anacardiáceas en estrecha vinculación con *Astronium* (Brea et al., 2001).

En este trabajo se describen tres nuevos representantes pertenecientes a las familias Anacardiaceae, Leguminosae y Solanaceae. Las características ecológicas y de distribución de los análogos modernos de las especies fósiles, se utilizaron para inferir y analizar las características paleogeográficas y paleoecológicas de su distribución en la cuenca del Paraná durante el Mioceno Medio.

Astroniumxylon parabalansae sp. nov. es un fósil con afinidad a la especie actual *Astronium balansae*. Esta especie, característica del Chaco Oriental (Tortorelli, 1956), se encuentra en el estrato arbóreo más alto de la selva higrófila riverense del río Paraná. En estos ambientes también son citados los géneros *Solanum* y *Anadenanthera* (Carnevali, 1994).

Piptadenioxylon paraexcelsa presenta afinidad con la especie actual *Parapiptadenia excelsa*, una de las especies propias de la Selva Tucumano-boliviana, y *Solanumxylon paranensis* tiene afinidad con *Solanum auriculatum*, una especie que habita en la Selva Misionera y en la provincia del Chaco. Es una especie heliófila, termohigrófila y colonizadora, que tolera poco la competencia, de rápido crecimiento pero de escasa longevidad (Tortorelli, 1956).

Los géneros mencionados anteriormente, son característicos del Dominio de los Bosques Neotropicales Estacionales (SDTF) (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995; Pennington et al., 2000; Prado, 2000). Este Dominio presenta estrechas relaciones con otras formaciones en América del Sur como son la Región Amazónica, el Chaco Occidental y los Yungas (Prado, 1995; Prado, 2000). El Dominio SDTF está incluido dentro de la Región Neotropical- Subregión Chaqueña propuesta por Morrone (2001).

Cabrera y Willink (1973) ubicaron a la Provincia de la Caatinga dentro del Dominio Chaqueño y postularon que este Dominio ocupa un área disyunta que probablemente estuvo unida en el pasado. En un estudio fitosociológico realizado posteriormente, Prado (2000) propone el Dominio de los Bosques Tropicales Estacionales, integrado por la Provincia de la Caatinga, la Provincia de la Selva Pedemontana y la Provincia Paranense.

La Selva Pedemontana ocupa una angosta faja entre los bosques xerofíticos del Chaco Occidental y el "Distrito de las Selvas de Montañas", separando dos provincias fitogeográficas, el Chaco y los Yungas (Prado, 1995). Muchas especies comunes a la Selva Pedemontana se encuentran también en el Chaco Occidental, usualmente vinculadas a bosques en galería y consideradas como "especies de linaje no chaqueño" y "elementos transchaqueños de bosques subtropicales" (Prado, 1995). Recientemente, estudios sobre biogeografía cladística y vicariancia demuestran que la diversificación de las especies leñosas de los Bosques Tropicales Estacionales

cionales Secos (SDTF) ocurrió durante el Mioceno Tardío-Plioceno (Pennington *et al.*, 2004) y que esta formación estuvo extendida más al este y sur de su posición actual en el continente sudamericano durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995; Pennington *et al.*, 2000; Prado, 2000).

López *et al.* (2006), testearon la hipótesis propuesta por Prado y Gibbs (1993), Prado (2000) y Pennington *et al.* (2000) sobre la existencia de una continuidad de los bosques semi-decíduos en América del Sur durante el Pleistoceno. Estos autores aplicaron las técnicas de ordenación y clasificación, las cuales brindan información más objetiva sobre las relaciones fitogeográficas. Los resultados obtenidos apoyan la existencia de bosques pleistocénicos en la mayor parte de América de Sur, con una extensión probablemente más al norte de México.

En relación a lo expuesto anteriormente, la presencia de leños fósiles con afinidad a los géneros *Astronium*, *Solanum* y *Parapiptadenia* en el Mioceno Medio de la cuenca del Paraná, en la localidad fosilífera de Toma Vieja (Paraná, Entre Ríos), amplía el área de distribución florística y estarían indicando un clima más cálido que el actual para esta región. Apoyan esta postura los registros de leños fósiles hallados en la localidad fosilífera de Puerto Villa Urquiza, Entre Ríos (Brea *et al.*, 2001), donde se cita la presencia de *Anadenantheroxylon* y *Astroniumxylon*, dos morfogéneros afines a *Anadenanthera* y *Astronium* y los vinculan al Dominio de los Bosques Estacionales Neotropicales propuesto por Prado (2000).

La presencia de granos de polen cuya afinidad botánica es *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* [= *A.* aff. *Macrocarpa* (Benth) Breman.] en el Mioceno de la Formación Paraná y en el Plioceno de la Formación Ituzaingó (Anzótegui y Garralla, 1986; Caccavari y Anzótegui, 1987; Caccavari, 1996), en el Mioceno Medio de la Formación Chenque, Patagonia (Barreda y Caccavari, 1992; Caccavari, 1996) y en el Oligoceno temprano de la cuenca Gippsland en el sudoeste de Australia (Macphail, 1999) apoyan la postura sobre la amplia distribución de este género en América del Sur. También se registran granos de polen con afinidad al género *Piptadenia*, en la Formación Ituzaingó (Plioceno), localidad fosilífera de Villa Olivari, Corrientes (Caccavari y Anzótegui, 1987) y registros polínicos de *Astronium*, se conocen desde el Mioceno (Anzótegui y Garralla, 1986).

Los registros sobre impresiones foliares preservados en los sedimentos de la Formación Paraná sugieren la existencia de bosques higrófilos desarrollados en ambientes costeros bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas. Las Lauraceae, Styracaceae, Myrtaceae y Leguminosae son las familias registradas en la localidad fosilífera de Villa Urquiza, provincia de AMEGHINIANA 45 (4), 2008

Entre Ríos (Aceñolaza y Aceñolaza, 1996; Anzótegui y Aceñolaza, 2006).

Sobre la base de los estudios paleopalínológicos en la Formación Paraná, Anzótegui (1990), propone dos secuencias: una continental, en la base de la columna y otra marina, en el tope. La primera, compuesta por elementos florísticos pertenecientes a diferentes unidades fisionómicas, que pueden relacionarse a integrantes de los actuales dominios tropicales y subtropicales, con tres tipos principales de paleocomunidades: dulceacuícola, selva higrófila estratificada y bosque xerófilo. La paleocomunidad xerófila estaría integrada por representantes de las familias Poaceae, Asteraceae, Anacardiaceae y Mimosaceae.

A partir de la asociación fitolítica descrita para la Formación Paraná en la localidad de Puerto General Alvear, provincia de Entre Ríos, postulan la existencia de una paleocomunidad dominada por palmeras asociadas a gramíneas, que se desarrollaron bajo condiciones tropicales a subtropicales húmedas asociadas a un ambiente marino costero (Zucol y Brea, 2000).

Zabert y Herbst (1977), hallaron en los afloramientos de la provincia de Entre Ríos microfaunas de ostrácodos y foraminíferos caracterizados por su baja a moderada diversidad, indicadores de ambientes marinos muy someros, normales a hiposalinos, y de una temperatura similar o algo superior a la actual para los mares adyacentes.

Posteriormente, Del Río (1990) propone un esquema general de aguas cálidas para el mar paranaense. Los invertebrados y vertebrados registrados en estos depósitos, apoyan la postura de la existencia de un clima más cálido que el presente para las mismas latitudes (Marengo, 2000; Cione *et al.*, 2000; Cione *et al.*, 2005).

Los nuevos registros de leños fósiles provenientes de la Formación Paraná conformarían paleocomunidades arbóreas, que se habrían desarrollado bajo condiciones climáticas cálidas. Estos componentes arbóreos avalan la existencia de bosques tropicales estacionales para el Mioceno Medio en el sector más austral de la cuenca del Paraná.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su agradecimiento a R. Tadeu Bolzon por sus valiosas observaciones, sugerencias y comentarios sobre el manuscrito original y a un revisor anónimo por sus comentarios que permitieron mejorar esta contribución. También agradecen a M. Caccavari y P. Aceñolaza por sus sugerencias. M. J. Franco realizó el presente trabajo durante la Carrera de Doctorado de Ciencias Biológica de la Universidad Nacional de Córdoba.

Bibliografía

Aceñolaza, F.G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el

- Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 3: 91-107.
- Aceñolaza, F.G. 2000. La Formación Paraná (Mioceno Medio): Estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. En: F.G., Aceñolaza y R., Herbst (eds.), *El Neógeno en la Argentina. Serie de Correlación Geológica*, Tucumán 14: 9-27.
- Aceñolaza, F.G. 2007. Geología y Recursos Geológicos de la Mesopotamia Argentina. *Serie de Correlación Geológica*, Tucumán 22: 1-149.
- Aceñolaza, F.G y Aceñolaza, G.F. 1996. Improntas foliares de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno superior), en Villa Urquiza, Entre Ríos. *Ameghiniana* 33: 155-159.
- Aceñolaza, F.G y Aceñolaza, G.F. 2000. Trazas fósiles del Terciario marino de Entre Ríos (Formación Paraná, Mioceno Medio), República Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 64: 209-233.
- Albert, J.S, Lovejoy, N.R. y Crampton, W.G.R. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 14-27.
- Anzótegui, L.M. 1990. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) "Pozo Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. *Facena* 9: 75-86.
- Anzótegui, L.M. y Aceñolaza, P.G. 2006. Macroflora en la Formación Paraná (Mioceno Medio) en la provincia de Entre Ríos (Argentina). 9° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Córdoba), Academia Nacional de Ciencias, Resúmenes: 29.
- Anzótegui, L.M. y Garralla, S.S. 1982. Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior). I. Parte-Pozo "Josefina", provincia de Santa Fe, Argentina. 3° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Corrientes), Resúmenes: 32.
- Anzótegui, L.M. y Garralla, S.S. 1986. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina). I Parte - Descripción Sistemática. *Facena* 6: 101-177.
- Awasthi, N. 1992. Indian Fossil Legumes. En: P.S. Herendeen y D. L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 4. The fossil Record*, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 225-250.
- Baretta-Kuipers, T. 1981. Wood Anatomy of Leguminosae: its relevance to taxonomy. En: R.M. Polhill y P.H. Raven (eds.), *Advances in legume systematic, Part 2. Royal Botanical Gardens. Kew*, pp. 677-705.
- Barreda, V.D y Caccavari, M.A. 1992. Mimosoideae (Leguminosae) occurrences in the Early Miocene of Patagonia (Argentina). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 94: 243-252.
- Barreda, V., Anzótegui, M.L., Prieto, A.R., Aceñolaza, P.G., Bianchi, M.M., Borronei, A.M., Brea, M., Caccavari, M., Garralla, S., Grill, S., Guersstein, G.M., Lutz, A.I., Mancini, M.V., Mautino, L.R., Ottone, G.E., Quattrocchio, M., Romero, E.J., Zamalao, M.C. y Zucol. A. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno de Argentina. En: S. Archangelsky, T. Sánchez y E.P. Tonni, (eds.), *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 11, Ameghiniana 50° aniversario*, pp. 173-191.
- Barros, C.F. y Callado, C.H. 1997. Madeiras da Mata Atlântica. Anatomia do lenho de espécies ocorrentes nos remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro- Brasil. 5. 1. *Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro*, Rio de Janeiro, 86 pp.
- Bidegain, J.C. 1993. Primeros análisis paleomagnéticos en sedimentos del Cenozoico tardío en las márgenes del río Paraná. *Revista Asociación Geológica Argentina* 48: 247-256.
- Boureau, E. 1957. *Anatomie Végétale* tomo 3. Presses Universitaires de France, Paris, pp. 526-752.
- Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná. 107 pp. (Reimpresión Imprenta del Congreso de la Nación, 1995).
- Brea, M., Aceñolaza, P.G. y Zucol, A.F. 2001. Estudio paleoecológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación especial 8. 11° Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología* (Buenos Aires): 7-17.
- Brett, D.W. 1966. Fossil Wood of Anacardiaceae from the British Eocene, *Palaeontology* 9: 360-364.
- Cabrera, A.L. y Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología. Organización de los Estados Americanos (OEA), 120 pp.
- Caccavari, M.A. 1996. Analysis of the South American fossil pollen record of Mimosoideae (Leguminosae). *Review of Palaeobotany and Palynology* 94: 123-135.
- Caccavari, M.A. y Anzótegui, L.M. 1987. Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. 4° Congreso Latinoamericano de Paleontología (Bolivia), 443-458.
- Carlquist, S. 1988. *Comparative Wood Anatomy*. Springer-Verlag, Berlín, 436 pp.
- Carlquist, S. 1992. Wood anatomy of Solanaceae: a survey. *Allertonia* 6: 279-326.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*. Springer Series in Wood Science, Springer, 448 pp.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la provincia de Corrientes. *Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Corrientes*, 324 pp.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. y Barajas-Morales, J. 1994. Fossil Woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal* 15: 229-245.
- Chattaway, M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20-28.
- Cione, A.L., Casciotta, J.R., Azpelicueta, M.M., Barla, M.J. y Cozzuol, M.A. 2005. Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas. En: E.G. Aceñolaza (eds.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II, INSUGEO, Miscelánea*, 14: 49-64.
- Cione, A.L., Azpelicueta, M.M., Bond, M., Carilini, A.A., Casciotta, J.R., Cozzuol, M.A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F.J., Noriega, J., Scillato-Yané, G.J., Zoibelson, L., Tonni, E.P., Verzi, D. y Vucetich, M.G. 2000. Miocene vertebrates from Entre Ríos province, Argentine. En: F. G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno en la Argentina. Serie de Correlación Geológica* 14: 191-237.
- 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. 1964. Glosario de términos empleados en anatomía de maderas. *Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria, Universidad de Buenos Aires* 16: 33-79.
- Cozzuol, M.A. 1993. [Maníferos acuáticos del Mioceno Medio y Tardío de Argentina. Sistemática, evolución y biogeografía. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. 178 pp. Inédita.].
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: Age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Science* 21: 185-203.
- Crepet, W.L. y Herendeen, P.S. 1992. Papilionoid flowers from the early Eocene of southeastern North America. En: P.S. Herendeen and D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics, part 4, the fossil record*. Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp. 43-55.
- D'Orbigny, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique Meridionale. Pitoislevrautet et cie*, Volume 3 Paleontologie. Paris.
- Del Río, C.J. 1990. Composición, Origen y Significado Paleoclimático de la Malacofauna "Entrerriense" (Mioceno Medio) de la Argentina. *Anales de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Buenos Aires 42: 207-226.
- Del Río, C.J. 1991. Revisión sistemática de los bivalvos de la

- Formación Paraná (Mioceno Medio), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Monografías de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 7: 93 pp.
- Del Río, C.J. 2000. Malacofauna de las Formaciones Paraná y Puerto Madryn (Mioceno marino, Argentina): su origen, composición y significado bioestratigráfico. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno en la Argentina. Serie de Correlación Geológica* 14: 9-27.
- Descole, H. y O'Donell, C.A. 1937. Estudios anatómicos en el leño de plantas tucumanas. *Lilloa* 1: 75-93.
- Dimitri, M.J. 1978. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo I. Editorial ACME. Buenos Aires, 1161 pp.
- Evans, J.A., Gasson, P.E. y Lewis, G.P. 2006. Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae). *IAWA Journal, Supplement* 5, 117 pp.
- Felix, J. 1882. *Studien über Fossile Hölzer*. Inaugural Dissertation zur Erlangung der Doctorwurde, Universität Leipzig, Leipzig, 84 pp.
- Frenguelli, J. 1920. Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos. *Academia Nacional de Ciencias (Córdoba)* 14: 55-256.
- Gamero, J.C. 1981. *Azolla y Salvinia* (Pteridophyta Salviniales) en la Formación Paraná (Mioceno Superior), Santa Fe, Argentina. 4º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología (Corrientes), *Resúmenes* 3: 12-13.
- Garralla, S. 1989. Palinomorfos (Fungi) de la Formación Paraná (Mioceno Superior) del Pozo Josefina, Provincia de Santa Fe, Argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 20: 29-39.
- Gregory, M. 1994. Bibliography of systematic wood anatomy of dicotyledons. *IAWA Journal, Supplement* 1: 1-265.
- Gros, J.P. 1981. *Nouveaux bois du Cénozoïque d'Autriche et d'Ethiopie*. Thèse 3^{ème} Cycle, Université Claude Bernard Lyon I. N° 1068, 2 t., 143 pp.
- Gros, J.P. 1990. [Études xylotomiques et systématiques de bois fossiles cénozoïques de la base vallée de l'Omo, Ethiopie. Leurs apports à la connaissance des Bignoniaceae, Irvingiaceae, Mimosaceae, Rubiaceae fossiles et à la reconstitution des flores et végétations ligneuses passées. Thèse Doctorat ès Science, Univ. Claude Benard Lyon I, n 53-90, 2t, 560 pp. Inédito.]
- Gros, J.P. 1992. A synopsis of the fossil record of mimosoid legume Wood. En: Herendeen y D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics*. Part 4. The fossil Record, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 69-84.
- Heimsch, C. 1942. Comparative anatomy of the secondary xylem in the "Gruinales" and "Terebinthales", of Wettstein with reference to taxonomic grouping. *Lilloa* 18: 83-198.
- Herbst, R. y Zabert, L.L. 1987. Microfauna de la Formación Paraná (Mioceno Superior) de la cuenca Chaco-Paranaense (Argentina). *Facena* 7: 165-206.
- 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.
- Hernández, R.M., Jordan, T.E., Dalenz Farjat, A., Echavarría, L., Idleman, B.D y Reynolds, J.H. 2005. Age, distribution, tectonics, and eustatic controls of the Paranense and Caribbean marine transgressions in southern Bolivia and Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 19: 495-512.
- Hoorn, C. 1993. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 105: 267-309.
- Hoorn, C. 1994 a. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 109: 1-54.
- Hoorn, C. 1994 b. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 187-238.
- Hoorn, C. 1996. Miocene deposits in the Amazonian Foreland Basin. *Science* 273: 122-123.
- Hoorn, C. 2006a. El nacimiento del Amazonas. *Investigación y Ciencia*: 22-29.
- Hoorn, C. 2006b. Mangrove forests and marine incursions in Neogene Amazonia (Lower Apaporis River, Colombia). *Palaos* 21: 197-209.
- Hoorn, C. y Vonhof, H.B. (ed.). 2006. New Contributions on the Neogene geography and depositional environments in Amazonia. *Journal of South American Earth Science*, vol 21.
- Hubert, N. y Renno, J.F. 2006. Historical biogeography of South American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 33: 1414-1436.
- IAWA Committe. 1989. *IAWA list of microscopic feature for hardwood identification*. E.A. Wheeler, P. Bass y P.E. Gasson (eds.), 332 pp.
- Iriondo, M.H. 1973. Análisis ambiental de la Formación Paraná en su área tipo. *Boletín de la Asociación Geológica de Córdoba* 2: 19-24.
- Jobson, R.W. y Luckow, M. 2007. Phylogenetic Study of the Genus *Piptadenia* (Mimosoideae: Leguminosae) using Plastic trnL-F and trnK/matK Sequence Data. *Systematic Botany* 32: 569-575.
- Kantor, M. 1925. La Formación Entrerriana. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, Buenos Aires C: 33-66.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547-557.
- Kruse, H.O. 1954. Some Eocene Dicotyledonous woods from Eden Valley, Wyoming. *The Ohio Journal of Science* 54: 243-268.
- Lakhanpal, R.N. y Prakash, U. 1970. Cenozoic plants from Congo. 1- Fossil woods from de Miocene of Lake Albert. *Royal Museum of Central Africa, Terouren, Annals, series in 8°, Geological Sciences* 64: 1-20.
- Latrubesse, E.M., Da Silva, S.A.F., Cozzuol, M. y Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Science* 23: 61-80.
- Lavin, M., Herendeen, P. S. y Wojciechowski, M.F. 2005. Evolutionary rates analysis of Leguminosae implicates a rapid diversification of lineages during Tertiary. *Systematic Biology* 54: 530-549.
- León, W. J. H. 2003. Estudio anatómico del xilema secundario de 17 especies de la Familia Anacardiaceae en Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 26: 1: 1-30.
- López, R.P., Alcázar, D.L. y Macía, M.J. 2006. The arid and dry plant formations of South América and their floristic connections: New data, new interpretation?. *Darwiniana* 44: 18-31.
- Lovejoy, N.R., Albert, J.S. y Crampton, W.G.R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.
- Luckow, M., White, P.J. y Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of Mimosoid legumes. In: P.S. Herendeen and A. Brunneau (eds.), *Advances in Legume Systematics* 9, Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 165-180.
- Luckow, M., Miller, J.T., Murphy, D.J. y Livshultz, T. 2003. A phylogenetic analysis of the Mimosoideae (Leguminosae) based on chloroplast DNA sequence data. En: B.B. Klitgaard and A. Bruneau (eds.), *Advances in Legume Systematic*, 10, Royal Botanic Gardens, Kew.
- 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. 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. 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.
- Macphail, M.K. 1999. Palynostratigraphy of the Murray Basin, Inland Southeastern Australia. *Palynology* 23: 197-240.
- Marengo, H.G. 2000. Rasgos micropaleontológicos de los depósitos de la transgresión Entrerriense-Paranense en la cuenca Chaco-Paranense y noroeste argentino, República Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica* 14: 29-45.
- Marengo, H.G. 2006. [Micropaleontología y estratigrafía del Mioceno marino de la Argentina: Las transgresiones de Laguna Paiva y del "Entrerriense-Paranense". Tesis Doctoral Universidad Nacional de Buenos Aires, 124 pp. Inédita.].
- Marshall, L.G. y Lundberg, J. 1996. Technical comments. *Science* 273: 124.
- Metcalfe, C.R. Y Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* 2 Vol. Clarendon Press, Oxford, 724 pp.
- Metcalfe, C.R. Y Chalk, L. 1983. *Anatomy of the Dicotyledons* 2 Vol. Clarendon Press, Oxford, 296 pp.
- Morrone, J.J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Manuales & Tesis SEA 3, 147 pp.
- Müller-Stoll, W.R. y Mädler, E. 1967. Die fossilen Leguminosen-Hölzer. Eine Revision der mit Leguminosen verglichenen fossilen Hölzer und Beschreibungen älterer und neuer Arten. *Palaeontographica* B 119: 95-174.
- Nikitin, A.A. 1935. A new wood from the Upper Pliocene of eastern Georgia. *Trudy neftyanogo geologo azvedochmogo. Instituta, series B*. 51: 51-52.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. y Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry C.A., Pell, S.K. y Butterworth, C.A. 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 Mogollón, A. 1993. Anatomía e identificación de 40 maderas del bosque La Mucuy, Estado Mérida, Venezuela. *Pittieria* 20: 5-77.
- Prado, D.E. 1995. Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: A.D. Brown y H.R. Grau (eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo en las Selvas Subtropicales de Montaña*: pp. 19-52.
- 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. y Gibbs, P.E. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Prakash, U. 1975. Fossil woods from the Lower Siwalik beds of Himachal Pradesh, India. *Palaeobotanist* 22: 192-210.
- Prakash, U. y Tripathi, P. P. 1968. Fossil woods of *Adenanthera* and *Svintonia* from the Tertiary of Assam. *Current Science* 37: 115-116.
- Praxton, C., Crampton, W. y Burgess, P. 1996. Technical comments. *Science* 273: 123.
- Räsänen, M., Lima, A.M., Santos, J.C.R. y Negri, F.R. 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science* 269: 386-389.
- Rebata, L.A., Räsänen, M., Gingras, M.K., Vieira, V. Jr, Barberi, M. y Irion, G. 2006. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradual transition between the Pebas and Nauta formations. *Journal of South American Earth Science* 21: 96-119.
- Record, S.J. y Hess, R.W. 1941. American woods of the family Boraginaceae. *Tropical Woods* 67: 19-33.
- Reinhart, R. 1876. Fossil Sireniaceae and Dosmostylides from Florida and Elsewhere. *Bulletin Florida state Museum of Biological Science* 20: 187-300.
- Richter, H.G. y Dallwitz, M.J. 2000 onwards. *Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification and information retrieval*. www: <http://biodiversity.uno.edu/delta/> (18 de octubre).
- Rossi de García, E. 1966. Contribución al conocimiento de los ostrácodos de la Argentina. I Formación Entre Ríos de Victoria, provincia de Entre Ríos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 21: 194-208.
- Roth, I. y Gimenez, A.M. 2006. *Argentine Chaco Forests. Dendrology, tree structure, and economic use*. 2. The Humid Chaco. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. 204 pp.
- Scartascini, G. 1954. El límite Plio-Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos. *Revista del Museo Municipal de Ciencias Naturales y Tradicional de Mar del Plata* 1, 3: 55-77.
- Scartascini, G. 1959. El banco calcáreo organógeno de Paraná. *Instituto Nacional de Investigaciones, Museo Argentino de Ciencias Naturales (Ciencias Geológicas)* 1, 16: 3-12.
- Schenk, A. 1883. Fossile Hölzer in K. Zittel -Beiträge zur Geologie und Paläontologie der Libyschen Wüste. II Abt. 1. *Palaeontographica* 30: 1-19.
- Shuang-Xing G.P.S. y Zhe-Kun, Z. 1992. The megafossil legumes from China. En: Herendeen y D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 4. The fossil Record*, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 207-223.
- Suguio, K. y Mussa, D. 1978. Madeiras fósseis dos aluviões antigos do Rio Tietê, São Paulo. *Boletim IG. Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo* 9: 25-45.
- Tortorelli, L.A. 1956. *Maderas y bosques Argentinos*. Ed. ACME, S.A.C.I. Buenos Aires, 910 pp.
- Tortorelli, L.A. 1963. Glosario de términos usados en anatomía de maderas. *Revista de Investigación Forestal* 4: 3-32.
- Unger, F. 1850. *Genera and species Plantarum Fossilium*. Vindobonae, 475 pp.
- Wagemann, W. 1948. Maderas Chilenas. Contribución a su anatomía e identificación. *Lilloa* 16: 263-375.
- Webber, I. 1941. Systematic anatomy of the Woods of the "Burceraceae". *Lilloa* 6: 381-418.
- Wheeler, E. y Baas, P. 1992. Fossil Wood of the leguminosae: A case study in xylem evolution and ecological anatomy. En: P.S. Herendeen y D.L. Dilcher (eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 4. The fossil Record*, The Royal Botanic Gardens. Kew, pp. 207-223.
- Wheeler, E.A., Simpson, T.D., Rogers, S.L., Gasson, P.E., Brown, K.R., Bartlett, J.R. y Baas, P. 2004-2008. *InsideWood: a new internet-accessible wood anatomy database*: <http://inside-wood/lib.ncsu.edu/search/>.
- Zabert, L.L. y Herbst, R. 1977. Revisión de la microfauna Miocena de la Formación Paraná (entre Victoria y Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos, Argentina) con algunas consideraciones estratigráficas. *Facena* 1: 131-164.
- Zucol, A.F. y Brea M. 2000. Análisis fitolítico de la Formación Paraná en la Provincia de Entre Ríos. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie de Correlación Geológica* 14: 67-76.
- Zucol, A.F., Brea, M., Lutz, A. y Anzótegui, L. 2004. Aportes al conocimiento de la paleodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: Estudios Paleoflorísticos. En: F.G. Aceñolaza, Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino. *INSUGEO. Miscelánea* 12: 91-102.

Recibido: 12 de noviembre de 2007.

Aceptado: 21 de julio de 2008.