

LEÑOS FÓSILES DE LEGUMINOSAS DE LA FORMACIÓN ITUZAINGÓ, ENTRE RÍOS, ARGENTINA: IMPLICANCIAS PALEOECOLÓGICAS Y PALEOBIOGEOGRÁFICAS



MARÍA JIMENA FRANCO^{1,2} Y MARIANA BREA^{1,2,3}

¹Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET), Dr. Matteri y España SN, E3105BWA Diamante, Argentina. jimenafr@gmail.com, cidmbrea@infoaire.com.ar

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

³Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos (UADER), Sede Diamante, Tratado del Pilar y Erchevehere SN, E3105XAB Diamante, Argentina.

Resumen. La familia Fabaceae se encuentra entre las mejores representadas en el registro fósil del Cenozoico de Argentina y en particular de la Formación Ituzaingó. En el presente trabajo se describen cuatro tipos de leños permineralizados por silicificación y con caracteres afines a esta familia, *Menendoxylon vasallensis* Lutz, *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol emend., *Prosopisoxylon americanum* sp. nov. y *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov. Se aportan dos nuevas especies fósiles y se enmienda la diagnosis de *Anadenantheroxylon villaurquicense*. Los ejemplares fueron hallados en los sedimentos fluviales de la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina, y sólo han preservado la anatomía del xilema secundario. Se relacionan algunos caracteres anatómicos con la presencia de un clima seco y de estacionalidad. A partir de las características paleogeográficas y paleoecológicas de distribución de los géneros actuales más afines, se propone que, probablemente durante el lapso de tiempo que abarca esta formación, prosperó un ambiente heterogéneo caracterizado por presentar elementos arbóreos vinculados al Chaco, a bosques húmedos o riparios y, en particular, a los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN). La presencia de los fósiles estudiados en la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno) en el extremo más austral de la Cuenca del Paraná, muestra una rica flora vinculada a los BSEN mucho más al sur de su distribución actual, avalando la hipótesis de que tuvieron una extensión mayor en el continente sudamericano durante el Cenozoico tardío.

Palabras clave. Leños petrificados. Fabaceae. Paleoecología. Paleobiogeografía. Cenozoico tardío.

Abstract. FOSSIL WOODS OF LEGUMINOSAE FROM THE ITUZAINGÓ FORMATION, ENTRE RÍOS, ARGENTINA: PALEOECOLOGICAL AND PALEOBIOGEOGRAPHIC IMPLICATIONS. The family Fabaceae is among the best represented in the fossil record of the Cenozoic of Argentina and in particular of the Ituzaingó Formation. This paper describes four types of permineralized by silicification woods related to this family, *Menendoxylon vasallensis* Lutz, *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza and Zucol emend., *Prosopisoxylon americanum* sp. nov. and *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov. Two new fossil species were recognized and the diagnosis of *Anadenantheroxylon villaurquicense* was amended. The specimens were found in the Ituzaingó Formation (Pliocene–Pleistocene), Entre Ríos, Argentina, and have only preserved the anatomy of secondary xylem. Some anatomical features were related with the presence of a seasonal and dry climate. From paleogeographic and paleoecological features of distribution of most related extant genera, it is proposed that during the Pliocene–Pleistocene developed a heterogeneous environment characterized by having arboreal elements linked to Chaco, riparian and component of Seasonally Dry Tropical Forests (SDTF). The presence of the studied fossil wood in the Ituzaingó Formation (Pliocene–Pleistocene) in the Paraná Basin shows a rich flora linked to SDTF southernmost of its current distribution, supporting the hypothesis that had a greater extent in South American continent during the late Cenozoic.

Keywords. Petrified wood. Fabaceae. Paleocology. Paleobiogeography. Late Cenozoic.

La Familia Fabaceae (Leguminosae) es la tercer familia más importante de angiospermas, consiste aproximadamente de 730 géneros y más de 19400 especies, cosmopolitas y distribuidas en una gran diversidad de ambientes ecológicos, desde desiertos en altas latitudes a bosques estacionalmente secos o húmedos en regiones ecuatoriales (Dimitri, 1978; Lavin *et al.*, 2005; Lewis *et al.*, 2005.; Schweingruber *et al.*, 2011).

En la actualidad, las Fabaceae se encuentran representadas por plantas leñosas, mayormente árboles, también arbustos y enredaderas, a veces con espinas (Simpson, 2006;

Evans *et al.*, 2006). Se trata de una familia fundamentalmente tropical y cercanamente relacionada a las Quillajaceae, Surianaceae y Polygalaceae (APG III, 2009). Se ha estimado que aproximadamente el 16% de los árboles de los bosques neotropicales son fabáceas, e incluso es la familia con más cantidad de especies en las selvas tropicales y en los bosques secos de América y África (Stevens, 2001 en adelante). Con respecto a la Argentina, se conocen 113 géneros y aproximadamente 732 especies de leguminosas (Zuloaga y Morrone, 1999).

El registro fósil de esta familia en América del Sur es abundante y se basa en hallazgos de leños, hojas, polen, estructuras reproductivas y frutos (Herendeen, 1992; Pujana *et al.*, 2011). Pujana *et al.* (2011) realizaron una recopilación de los leños fósiles sudamericanos y destacaron la representatividad de las fabáceas en el registro paleoxilológico, con más de 56 materiales estudiados, en un rango temporal que abarca desde el Paleoceno (Daniano) hasta el Pleistoceno, no obstante se encontraron en mayor cantidad en sedimentos neógenos.

La mayor parte de los materiales sudamericanos asignados a esta familia han sido hallados en la Argentina y las localidades fosilíferas pueden ser agrupadas en tres zonas bien delimitadas: centro-noroeste (Neógeno), Mesopotamia (Neógeno) y Patagonia (Paleógeno y Neógeno) (Pujana *et al.*, 2011).

En lo que respecta a la Formación Ituzaingó, los registros de Fabaceae se basan en palinomorfos con afinidad a los géneros *Anadenanthera* Speg., *Stryphnodendron* Mart., *Mimosa* L., *Piptadenia* Benth. (Caccavari y Anzótegui, 1987) y leños con afinidad a *Acacia* Mill., *Parapiptadenia* Brenan., *Microlobius* C. Presl., (Lutz, 1979, 1991; Franco y Brea, 2010).

El objetivo de este trabajo es brindar información detallada acerca de nuevos leños fósiles hallados en la Formación Ituzaingó en el Neógeno de la Mesopotamia argentina y asignados a la familia Fabaceae. Además, se realizan aproximaciones paleobiogeográficas y paleoecológicas.

Abreviaturas. **BSEN**, Bosques Secos Estacionales Neotropicales *sensu* Prado (2000); **SDTF**, *Seasonally Dry Tropical Forests sensu* Pennington *et al.* (2004); **IV**, Índice de Vulnerabilidad (indicador de la eficiencia en la conductividad hídrica); **IM**, Índice de Mesomorfía (establece el grado de mesomorfía de los ejemplares); **NLR**, *Nearest Living Relative*, o pariente actual más cercano.

METODOLOGÍA

Los materiales provienen de los sedimentos fluviales de la Formación Ituzaingó en las localidades fosilíferas de Toma Vieja, El Brete, El Espinillo y Arroyo Feliciano, Entre Ríos, Argentina (Fig. 1). Los ejemplares estudiados corresponden a cinco leños fósiles permineralizados por silicificación que sólo han preservado la anatomía del xilema secundario.

Para su estudio se realizaron cortes delgados según los planos tradicionales de observación (transversal, longitudi-

dinal radial y longitudinal tangencial). Los cortes delgados fueron estudiados con microscopio óptico Nikon Labophot y Nikon Eclipse E200 y las microfotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix S4. También se observaron materiales mediante microscopio electrónico de barrido (MEB). Para ello, se recurrió a los servicios de microscopía electrónica de barrido de la Universidad Nacional del Nordeste (modelo Jeol JSM-580 OLV) y de la Universidad Nacional de San Luis (modelo LEO 1450VP).

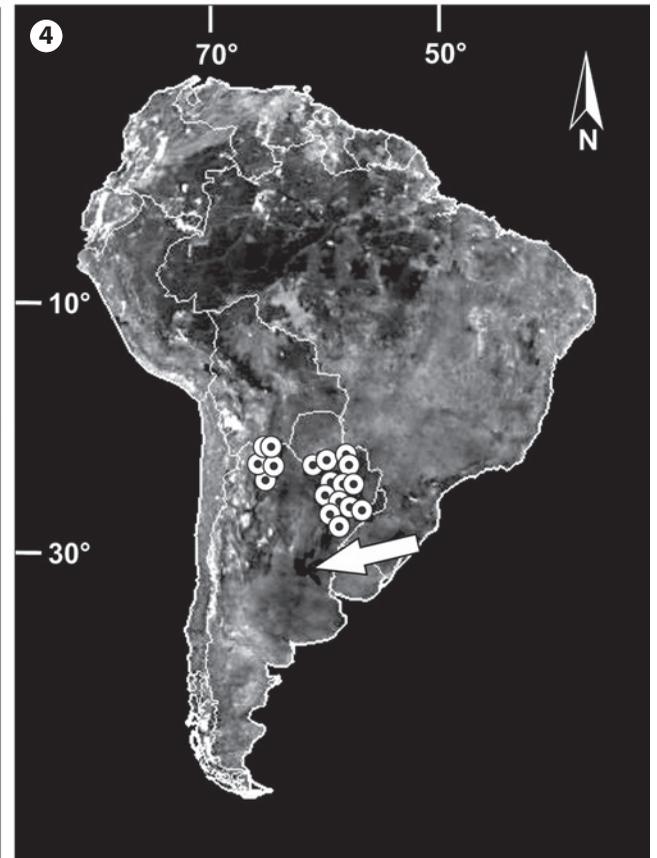
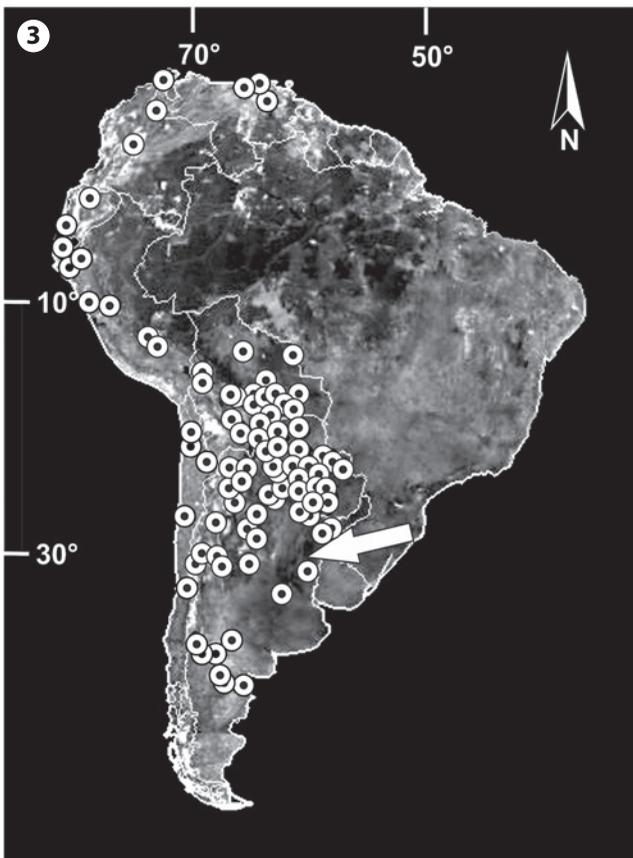
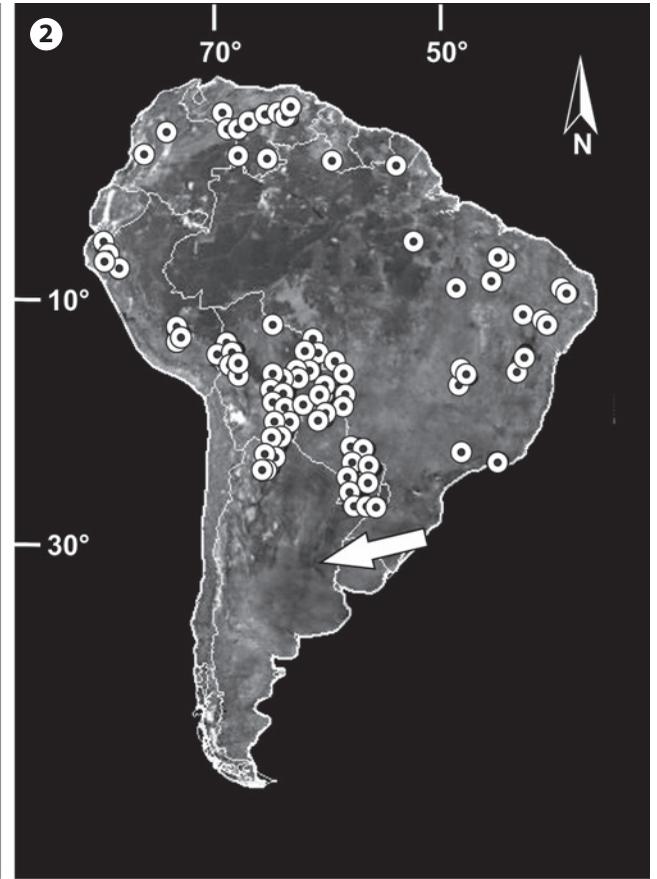
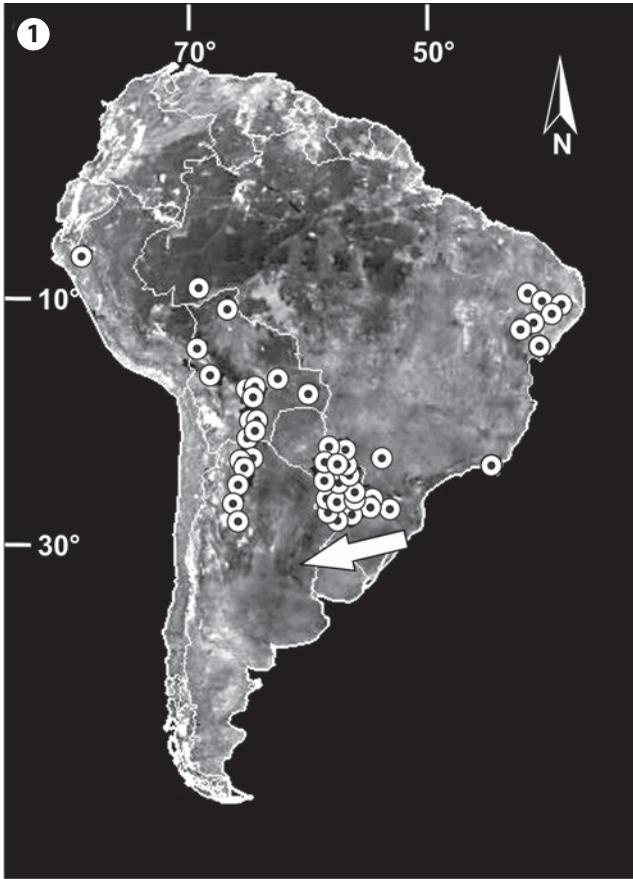
En las descripciones de los ejemplares se utilizaron promedios de 25 medidas, en todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínimas y máximas del rango de distribución. La terminología empleada para el estudio xilológico fue tomada de IAWA Committee (1989) y de Carlquist (2001). Además, se utilizaron otros glosarios de términos de maderas (Kribs, 1935; Cozzo, 1964), las clasificaciones estándar de Chattaway (1932) y las recopilaciones bibliográficas de Gregory (1994) y el catálogo de Gregory *et al.* (2009) sobre los géneros y especies fósiles de magnoliópsidas.

Se siguió la clasificación sistemática del APG III (2009). Con respecto a la nomenclatura utilizada en los fósiles, a pesar de que algunos autores sugieren el uso de géneros actuales a partir del Plioceno (Collinson, 1986), en este trabajo se siguió la propuesta de Avise y Johns (1999) y los ejemplares fueron determinados con nombres genéricos fósiles debido a que sólo se dispone del xilema secundario para su estudio. Esto permitió unificar criterios con trabajos realizados previamente y facilitó la comparación del material con otros fósiles.

En las comparaciones se han revisado especies de diferentes procedencias, actuales y fósiles, de Argentina y de otras regiones. Las mismas fueron efectuadas con las descripciones que aparecen en Metcalfe y Chalk (1950), Tortorelli (1956), Roth y Giménez (1997, 2006), como así también en base a numerosos trabajos anatómicos y sistemáticos consultados. Se utilizaron las bases de datos disponibles en internet: Watson y Dallwitz (1992 en adelante), Richter y Dallwitz (2000 en adelante), Stevens (2001 en adelante), InsideWood (2004 en adelante) y Schoch *et al.* (2004 en adelante).

En los estudios paleoecológicos se analizaron los caracteres anatómicos que pueden ser relacionados con factores climáticos y condiciones ecológicas, en particular los que intervienen en la conducción y seguridad en el transporte de agua: anillos de crecimiento, porosidad, números de vasos por mm², longitud de los vasos, tipo de poros, tipo de placa

Figura 1. 1-4. Distribución del pariente actual más cercano de los materiales descriptos, la flecha indica la ubicación de las localidades fosilíferas (LF), en 1 y 4 = LF Toma Vieja; en 2 = LF El Brete y en 3 = LF Arroyo Feliciano. **1, Parapiptadenia; 2, Anadenanthera; 3, Prosopis; 4, Gleditsia.**



de perforación, tipo de parénquima axial, tipo de punteaduras, cristales y tilosis (Wheeler y Baas, 1991; Lindorf, 1994; Moglia y Giménez, 1998). También se calcularon los IV y IM, éstos índices muestran una gran confiabilidad en las correlaciones con la temperatura y las precipitaciones (Carlquist, 1977).

En los estudios paleobiogeográficos se utilizó el método del análogo moderno o pariente actual más cercano.

Los ejemplares megascópicos se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP-CONICET, Diamante, bajo los números CIDPALBO 49; CIDPALBO 61, CIDPALBO 48; en el Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano” bajo el número MAS PALEOBOT 324 y en el Museo de Antropología y Ciencias Naturales “Conscripto Bernardi” bajo el número M07. Los materiales microscópicos están depositados en la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP-CONICET, Diamante, bajo el acrónimo CIDPALBOMIC.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden FABALES Bromhead 1838

Familia FABACEAE Lindley 1836

Subfamilia MIMOSOIDEAE De Candolle 1825

Género *Menendoxylon* Lutz 1979

Especie tipo. *Menendoxylon vasallensis* Lutz 1979. Designación original. Plioceno, Hernandarias, Entre Ríos, Argentina.

Menendoxylon vasallensis Lutz 1979

Figura 2.1–20

Material estudiado. CIDPALBO 49; CIDPALBOMIC 699 (tres preparados).

Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Ituzaingó.

Edad. Plioceno–Pleistoceno.

Descripción. El fósil está representado por un ejemplar de 22 cm de largo y 15 cm de diámetro y varios fragmentos de pequeñas dimensiones. El taxón fósil estudiado sólo preser-

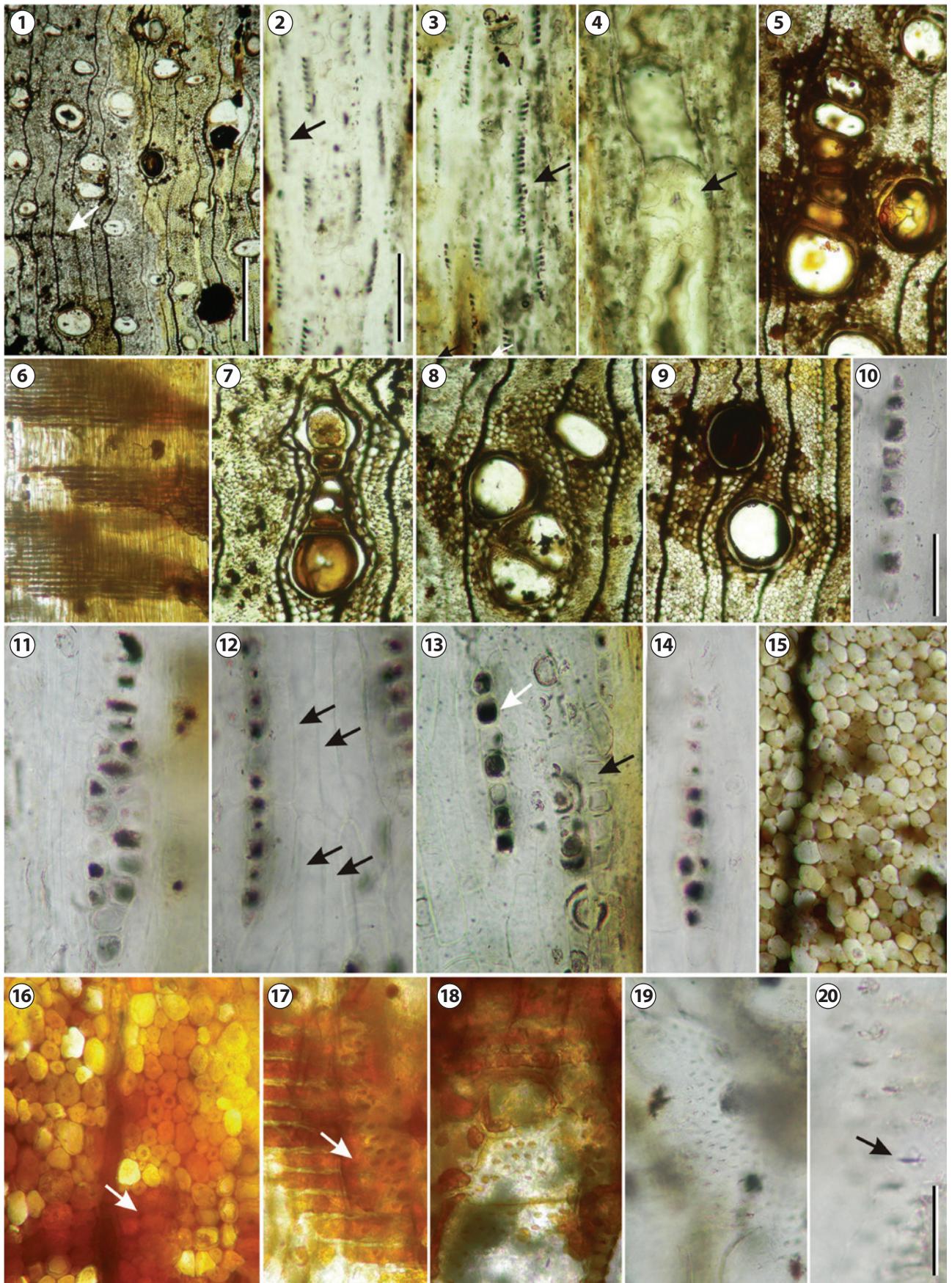
vó la estructura del xilema secundario, presentando un muy buen estado de preservación.

En corte transversal, los anillos de crecimientos son levemente distinguibles por parénquima marginal y la porosidad es difusa (Fig. 2.1). Los elementos de vaso no presentan ningún patrón de disposición y son de contorno redondeado (Fig. 2.1 y 2.9), con un espesor medio de pared de 11 (7–15) μm . Los elementos de vaso se presentan predominantemente solitarios (80%), frecuentemente en series radiales cortas de 2 y 3 (9% y 7%, respectivamente), en menor proporción en series radiales largas de hasta 7 elementos de vaso (3%) y agrupados (1%) (Fig. 2.1, 2.5, 2.7–9). Los poros son de tamaño moderado, con un diámetro tangencial de 116 (44–184) μm y un diámetro radial de 79 (32–140) μm , y moderadamente pocos, con una densidad media de 10 (7–14) mm^2 . El parénquima axial es paratraqueal, vasicéntrico, aliforme y confluyente (Fig. 2.5; 2.7–9). Se observa parénquima marginal de 1–3 células de espesor (Fig. 2.1, 2.16). Los radios presentan un trayecto sinuoso bordeando los vasos (Fig. 2.1). Las fibras son de forma poligonal, dispuestas en forma desordenada pero con una tendencia a la disposición radial, poco preservadas por lo que es difícil distinguir entre la pared y el lumen (Fig. 2.15); con un diámetro de 12 (8–16) μm .

En el corte longitudinal tangencial, los vasos presentan un trayecto levemente sinuoso (Fig. 2.4). Los elementos de vaso son muy cortos, con una longitud de 231 (145–335) μm , los tabiques son rectos u oblicuos y las placas de perforación son simples (Fig. 2.4). Los radios de forma lineal, en su mayoría uniseriados (74%), algunos parcialmente biseriados (26%), con una altura de 156 (70–220) μm y un ancho de 14 (10–25) μm (Fig. 2.2–3, 2.10–14). La altura de los radios expresada en el número de células es de 10 (3–13) y el ancho es de 1 (1–2). Los radios son numerosos, con una densidad de 7 (4–10) por mm lineal. Se observa parénquima axial en serie, con cristales en el interior de las cámaras (Fig. 2.13) y estratificación parcial del parénquima (Fig. 2.12). Las puntuaciones intervasculares tienen disposición alterna, son muy pequeñas y probablemente ornadas (Fig. 2.19–20).

En el corte longitudinal radial, los radios son homocelulares

Figura 2. 1–20. *Menendoxylon vasallensis* Lutz, CIDPALBO 49. **1**, sección transversal, la flecha indica parénquima terminal. **2**, sección longitudinal tangencial, la flecha indica un radio uniseriado. **3**, sección longitudinal tangencial, la flecha indica un radio biseriado. **4**, sección longitudinal tangencial, la flecha indica una placa de perforación simple. **5**, sección transversal mostrando vasos en series radiales con parénquima paratraqueal vasicéntrico. **6**, sección longitudinal radial. **7**, sección transversal mostrando vasos en series radiales con parénquima paratraqueal vasicéntrico. **8**, sección transversal mostrando elementos de vaso con parénquima confluyente. **9**, sección transversal mostrando vasos solitarios con parénquima aliforme, confluyente. **10**, sección longitudinal tangencial, mostrando un radio uniseriado. **11**, sección longitudinal tangencial, mostrando un radio biseriado. **12**, sección longitudinal tangencial, mostrando un radio y parénquima estratificado (flecha). **13**, sección longitudinal tangencial, mostrando un radio (flecha blanca) y parénquima septado con cristales romboidales en el interior (flecha negra). **14**, sección longitudinal tangencial, mostrando un radio. **15**, sección transversal mostrando fibras. **16**, sección transversal mostrando fibras y parénquima marginal (flecha). **17–18**, sección longitudinal radial mostrando punteaduras radiovasculares. **19–20**, sección longitudinal tangencial mostrando punteaduras intervasculares. Escala gráfica: 1= 200 μm ; 2–9= 100 μm ; 10–19= 30 μm ; 20= 10 μm .



formados por células procumbentes (Fig. 2.6). Las punteaduras radio-vasculares y parénquimo-vasculares son areoladas, similares a las intervasculares en tamaño y forma (Fig. 2.17–18).

Comparaciones con especies actuales. La combinación de caracteres anatómicos del ejemplar fósil (porosidad difusa, vasos sin patrón de disposición, vasos solitarios, en series radiales y agrupados; placas de perforación simples; parénquima axial paratraqueal, vasicéntrico, aliforme, confluyente y septado; radios mayormente uniseriados, también biseriados, homocelulares, compuestos por células procumbentes; punteaduras intervasculares alternas y ornadas, punteaduras radiovasculares similares a las intervasculares), lo relacionan estrechamente con la familia Fabaceae y en particular con la subfamilia Mimosoideae (Metcalfé y Chalk, 1950; Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992; Barros y Callado, 1997).

El taxón estudiado presenta características diagnósticas que permitió su comparación con los géneros actuales del Grupo Piptadenia (tribu Mimoseae): vasos comúnmente numerosos, de tamaño pequeño a mediano, presencia de series radiales de vasos y agrupados en un rango de escasos a comunes, fibras septadas y no septadas; parénquima axial de escaso a bandeado, siendo en muchos casos confluyente; radios bi-triseriados y uniseriados presentes (Evans *et al.*, 2006).

Dentro de este grupo, el género actual más afín es *Parapiptadenia* (Tab. 1). Las características anatómicas de este género son: anillos de crecimiento levemente distinguibles; porosidad difusa; vasos solitarios, en series radiales cortas, escasos en series radiales largas o agrupados; punteaduras intervasculares pequeñas y alternas; punteaduras radio-vasculares y parénquimo-vasculares similares a las intervasculares; traqueidas ausentes; radios de forma lineal, homogéneos, uniseriados (en su mayoría) y biseriados, a veces parcialmente biseriados, muy bajos y muy finos; parénquima vasicéntrico, aliforme, confluyente, marginal y septado con cristales en cámaras; fibras dispuestas de manera irregular (Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956; Evans *et al.*, 2006).

Comparaciones con especies fósiles. Entre los géneros fósiles asignados a la subfamilia Mimosoideae y registrados en América del Sur se encuentran: *Acacioxylon* Schenk 1883, *Anadenantheroxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001, *Menendoxylon* Lutz 1979, *Microlobiusxylon* Franco y Brea 2010, *Mimosoxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Paraalbizioxylon* Gros 1992, *Paracacioxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967, *Piptadenioxylon* Suguio y Mussa 1978, *Prosopisinoxylon* Martínez 2010 y *Tetrapleuroxylon* Müller-Stoll y Mädél 1967 (Tab. 2).

El ejemplar comparte los siguientes caracteres diagnósti-

cos con el género fósil *Menendoxylon* Lutz 1979 (ver Tab. 2): anillos de crecimiento demarcados; porosidad difusa; elementos de vasos pequeños a medianos, predominan los solitarios y en series radiales cortas, escasos en series radiales largas y agrupados; placas de perforación simples y tabiques rectos u oblicuos; puntuaciones intervasculares pequeñas a medianas y alternas; traqueidas ausentes; radios 1–3 seriados, homogéneos o con tendencia a homogéneos; fibras sin alineación radial definida pero con tendencia a la misma; parénquima leñoso paratraqueal vasicéntrico, aliforme o bandeado corto; leño sin estratificación o con estratificación parcial. A pesar de que muchos caracteres son comunes también a los géneros fósiles *Piptadenioxylon* y *Microlobiusxylon*, el carácter de estratificación parcial (encontrado en el parénquima axial del fósil) sólo está contemplado en *Menendoxylon*. Otras diferencias entre el ejemplar estudiado y *Piptadenioxylon* se encuentran en la seriación de los radios (el primero tiene radios mayormente uniseriados y el segundo con frecuencia bi-triseriados) y en la ausencia de parénquima aliforme y confluyente en *Piptadenioxylon* (Suguio y Mussa, 1978).

Este género fósil fue creado por Lutz (1979) para ser utilizado en maderas fósiles que presentan gran afinidad, en varios de sus caracteres, con las mimosoideas. La autora identifica 3 especies fósiles diferentes: *M. vasallensis* Lutz 1979, *M. areniensis* Lutz 1979 y *M. mesopotamiensis* Lutz 1979 hallados en sedimentos del Cenozoico del noreste argentino. Posteriormente, se incluye una cuarta especie fósil *M. pipitadiensis* Lutz 1987 registrada para el Plioceno del noroeste argentino. El fósil estudiado presenta más afinidad con *M. vasallensis* (Tab. 1 en Archivos Complementarios), compartiendo los siguientes caracteres anatómicos: presencia de anillos de crecimiento distinguibles, diámetro de los elementos de vaso, presencia de vasos en series radiales cortas y largas, raramente agrupados, fibras no septadas, parénquima axial vasicéntrico, radios uni-biseriados y homocelulares. Esta especie fósil fue hallada previamente en la Formación Ituzaingó en la localidad fosilífera de Hernandarias en la provincia de Entre Ríos (Lutz, 1979).

Género *Anadenantheroxylon* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001

Especie tipo. *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001. Designación original. Mioceno Medio-Tardío, Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina.

Anadenantheroxylon villaurquicense Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 *emend.*

Figuras 3.1–20, 5.1–8

Material estudiado. MAS PALEOBOT 324, CIDPALBOmic 1040 (tres preparados), CIDPALBOmic 1146 (6 preparados); CIPPALBO 96, CIDPALBOmic 1135 (tres preparados).

Procedencia geográfica. El Brete, Paraná (MAS PALEOBOT 324) y El Espinillo (CIDPALBO 96) Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Ituzaingó.

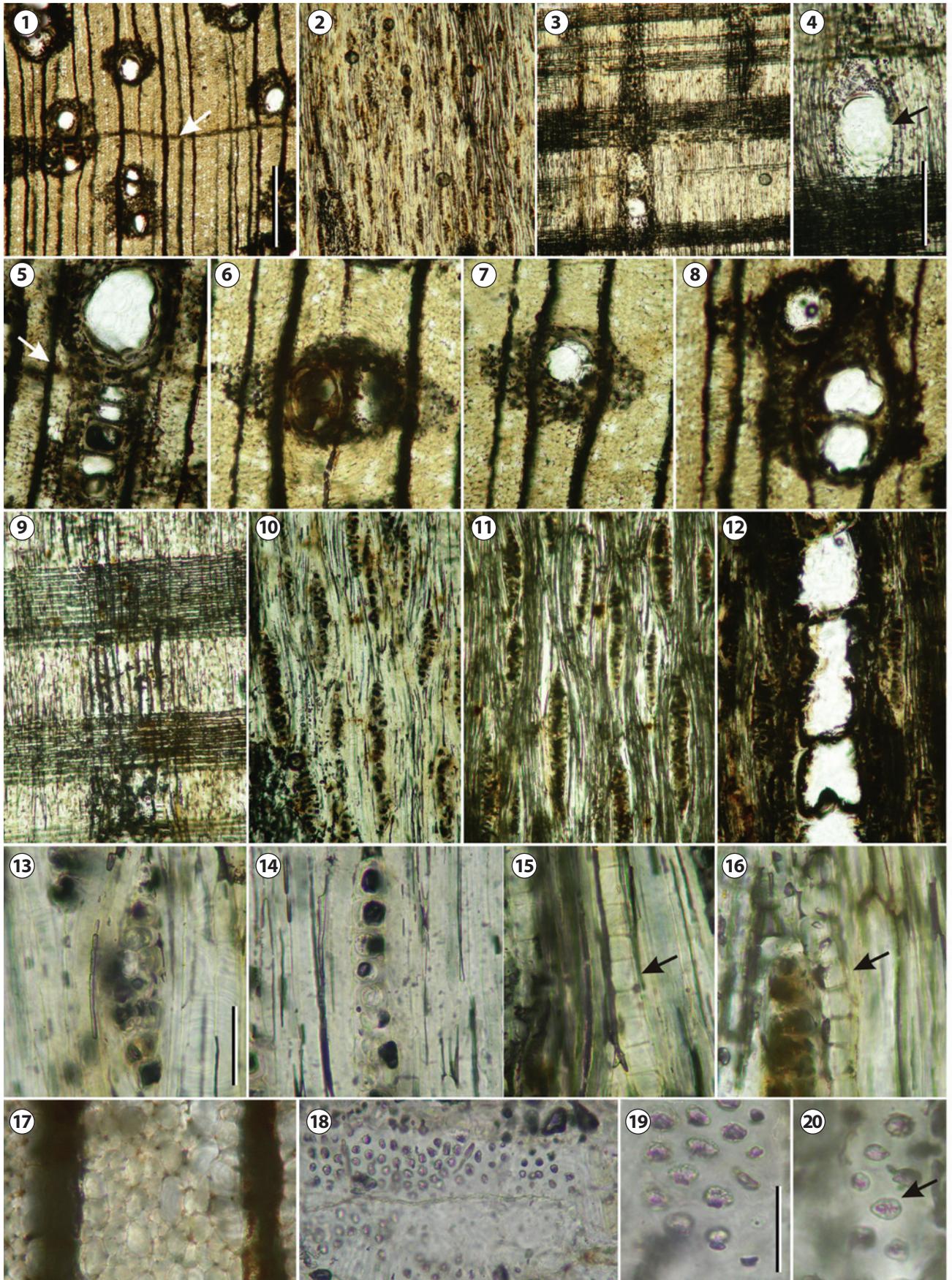
Edad. Plioceno–Pleistoceno.

Emended diagnosis. Diffuse porosity; small and short to very short vessels, solitary, radial multiples and in cluster; simple perforation plates; alternate and vested intervessel pits; axial parenchyma paratracheal, vasicentric, complete, lozenge-aliform and confluent; irregularly arranged in fibers, with thick walls and visible lumens; low and narrow, rays width 1–3 cells, homocellular, consisting of procumbent cells; long series of prismatic crystals in chambered axial parenchyma cells.

TABLA 1 - Comparación entre las características anatómicas de Anadenantheroxylon villaurquicense Brea, Aceñolaza y Zucol emend., Menendoxylon vasallensis Lutz (este trabajo) y los géneros actuales del Grupo Piptadenia (Anadenanthera Speg., Microlobius Jacq., Mimosa L., Parapiptadenia Brenan, Parkia R.Br., Piptadenia Benth, Pseudopiptadenia Miq., Stryphnodendron Martius), tomado de Evans et al. (2006); Tortorelli (2009) e Inside wood (2004).

	Anillos de crecimiento	Diámetro tangencial del vaso (μm)	Vasos/ mm^2	Múltiples radiales	Nº de vasos	Vasos agrupados	Nº de vasos/agrup.	Diámetro de las punt. intervasculares.	Espesor de la pared de la fibra	Fibras septadas	Parénquima axial	Nº de vasos agrupados	Altura de los radios en Nº de células	Rango de la altura del radio (μm)	Radios/ mm lineal	Ancho del radio	Radios	Cristales
A. villaurquicense (este trabajo)	D	63–149	15–24	O-F	1–7	R		5–34	?	N	V/A/C		7–25	110–375	8	1–3	H	A
M. vasallensis (este trabajo)	D	44–184	7–14	O	1–7	R	2–7	?	?	N	V/A/C		3–13	70–220	4–10	1–2	H	A
Anadenanthera	D	86–98	50–57	F-C	2–7	O-F	2–7	6–9	G	N	V/A/C	2–8+	11–17	246	8	1–4	H	F,A
Microlobius	I-A	42–110	7–30	F-C	1–4	R-C	2–4+	?	F-G	N	V/A/C/B	2–+	?	800	8–12	1–2(3)	H	F,A
Mimosa	A-I	79–112	15–50+	F/MC	2–10	R-C	2–5 (10)	3–6	F-G	P/N	V-C	2–6+	8–130	20–250	6–15	1–3	H/He	F,A
Parapiptadenia	A-D	112–123	23–30+	O/ MC	2–7	R/O– F	2–7	3–9	M-G	P/N	V/A	2–4+	11–24	30–450	8–10	1–3	H/He	FA
Parkia	I-D	160–241	3–9	R-F	2–5(6)	N/R– F	2–8	4–9	F-M	N	A-C	2–7+	14–19	20–380	4–7	1–4	H	F,A
Piptadenia	A-D	54–170	13–50+	R-C	2–9 (15)	R-F	2–7+	4–12	F-G	P	V-B	2–7+	12–24	20–620	5–13	1–2(4)	H/He	F,A
Pseudopiptadenia	D	142	20	O/F	2–4(7)	R/O	3–6(12)	3–6	F-M	N	V-A	2–3	15	20–260	7	1(2)	H	F,A
Stryphnodendron	I-D	95–133	14–33	F-C	2–7	R/O	2–4	6–12	F-M	N	E-A	N/2	8	20–170	9–11	1(2)	H	F,A

Abreviaturas utilizadas: Anillos de Crecimiento: **A**= ausentes, **I**= indistinguibles, **D**= distinguibles; Múltiples radiales: **R**= raros (<10%), **O**= ocasionales (10–30%), **F**= frecuentes (30–60%), **C**= comunes (60–80%), **MC**= muy común (>80%); Agrupados: **R**= raros (<10%), **O**= ocasionales (10–30%), **F**= frecuentes (30–60%), **C**= comunes (60–80%), **MB**= muy comunes; Espesor de la pared de la fibra: **F**= fina, **M**= media, **G**= gruesa; Fibras Septadas: **P**= presentes, **N**= no presentes; Parénquima Axial: **A**= aliforme, **V**= vasicéntrico, **E**= escaso, **C**= confluyente, **B**= bandeado; Parénquima Axial confluyente: **N**= no presente; **R**= raro, **O**= ocasional, **F**= frecuente, **C**= común, **MC**= muy común. Nº de vasos agrupados: número de vasos tangencialmente incluidos en el parénquima confluyente; Radios (tipo): **H**= homocelulares, **HE**= heterocelulares; Cristales: **N**= no se distinguen, **R**= en células radiales, **F**= en fibras, **A**= en parénquima axial.



Diagnosis emendada. Porosidad difusa; vasos pequeños y cortos a muy cortos, solitarios, en series radiales cortas y agrupados; placas de perforación simple; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; parénquima paratraqueal vasicéntrico, completo, aliforme (de forma romboidal) y confluyente; fibras dispuestas irregularmente, de paredes gruesas y lúmenes visibles; radios bajos y angostos, radios 1–3 seriados, homocelulares, formados por células procumbentes; series largas de cristales prismáticos romboidales dentro de cámaras del parénquima axial.

Nota. La diagnosis fue emendada para incluir los caracteres de radios 1–3 seriados, presencia de series largas de cristales prismáticos romboidales dentro de cámaras del parénquima axial y parénquima axial confluyente, y eliminar el carácter de parénquima bandeado.

Descripción. El ejemplar fósil MAS PALEOBOT 324 está representado por una pieza de 15 cm de diámetro y 40 cm de largo, el ejemplar CIDPALBO 96 se corresponde a una rama de 5 cm de largo y 2 cm de diámetro. Los materiales sólo conservaron el xilema secundario con muy buen estado de preservación.

En corte transversal los anillos de crecimiento son distinguibles, demarcados por parénquima terminal (Fig. 3.1). La porosidad es difusa (Fig. 3.1). Los radios presentan trayecto recto a levemente sinuoso bordeando los vasos (Fig. 3.1). Los vasos no presentan ningún patrón de disposición (Fig. 3.1). Los poros son de contorno circular, están vacíos o a veces se observan contenidos oscuros en su interior (Fig. 3.1, 3.5–8). Sus paredes tienen un grosor de 12 (5–20) μm . Los elementos de vaso se presentan predominantemente solitarios (71%), también se observan en series radiales cortas de 2 (18%), 3 (3%), series radiales largas (4%) y series tangenciales de 2 (2%), de 3 (1%) y agrupados (1%) (Fig. 3.1, 3.5–8). Son de tamaño moderado, con un diámetro tangencial de 106 (63–149) μm y un diámetro radial de 115 (71–209) μm y con una densidad media de 19 (15–24) por mm^2 . Las fibras son de forma poligonal, de disposición irregular, están mal preservadas y sus lúmenes son muy pocos visibles (Fig. 3.17), con un diámetro de 15 (7–22) μm . El parénquima axial es paratraqueal, vasicéntrico, aliforme (de forma rom-

boidal), a veces confluyente (Fig. 3.1, 3.5–8). El parénquima terminal está constituido por 1–2 células de ancho (Fig. 3.1, 3.5).

En corte longitudinal tangencial, los vasos tienen un trayecto sinuoso. Los elementos de vaso son muy cortos, con una longitud de 192 (120–300) μm . Presentan tabiques rectos a ligeramente oblicuos y las placas de perforación son simples (Fig. 3.4, 3.12, 5.6). Los radios son numerosos, se encuentran en un promedio de 8 (5–10) por mm lineal. Los radios son mayormente biseriados (50%), también hay uniseriados (33%) y triseriados (17%) (Fig. 3.2, 3.10–11, 3.13–14, 5.1–3). Son homogéneos del tipo I de Kribs, con una altura de 227 (110–375) μm y un ancho de 32 (20–50) μm . La altura de los radios expresada en número de células es 14 (7–25) y el ancho expresado en número de células es de 2 (1–3). Se observan radios fusionados longitudinalmente o algunos con prolongaciones uniseriadas (Fig. 3.10–11). Las punteaduras intervasculares son alternas, ornadas y con un diámetro de 11 (5–34) μm (Fig. 3.19–20, 5.6–8). Se observa parénquima septado con cristales romboidales dentro de las cámaras (un cristal por cámara), con más de 8 células por parénquima septado (Fig. 3.15–16, 5.3, 5.5).

En corte longitudinal radial, los radios son homocelulares constituidos por células procumbentes (Fig. 3.3, 3.9, 5.4). Las punteaduras radiovasculares son areoladas, similares a las intervasculares en tamaño y forma (Fig. 3.18).

Comparaciones con especies actuales. Las sinapomorfias de punteaduras ornadas y placa de perforación simples relacionan estrechamente a los ejemplares con el Orden Fabales (Judd *et al.*, 1999). Estos fósiles muestran una gran afinidad con la familia Fabaceae, subfamilia Mimosoideae, compartiendo los siguientes caracteres diagnósticos: porosidad difusa; vasos solitarios, en series radiales y agrupados; parénquima vasicéntrico aliforme y confluyente, terminal; placas de perforación simples; radios uní a triseriados, homocelulares formados exclusivamente por células procumbentes; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; parénquima septado con cristales prismáticos en el interior de las cámaras (Metcalfe y Chalk, 1950; Cozzo, 1951; Tortorelli, 1956; Wheeler y Baas, 1992; Evans *et al.*, 2006).

Figura 3.1–20. *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 *emend*, MAS PALEOBOT 324. **1**, sección transversal, la flecha indica el parénquima terminal. **2**, sección longitudinal tangencial. **3**, sección longitudinal radial. **4**, sección longitudinal radial, la flecha indica una placa de perforación simple. **5**, sección transversal mostrando vasos en series radiales con parénquima paratraqueal vasicéntrico, la flecha indica el parénquima terminal. **6**, sección transversal mostrando vasos en series tangenciales con parénquima aliforme. **7**, sección transversal mostrando un vaso solitario con parénquima aliforme. **8**, sección transversal mostrando vasos con parénquima paratraqueal vasicéntrico y confluyente. **9**, sección longitudinal radial, mostrando radios homocelulares. **10–12**, detalle de la sección longitudinal tangencial. **13**, radio biseriado en sección longitudinal tangencial. **14**, radio uniseriado en sección longitudinal tangencial. **15–16**, parénquima septado en sección longitudinal tangencial (flecha). **17**, sección transversal mostrando fibras. **18**, sección longitudinal radial mostrando punteaduras radiovasculares. **19–20**, sección longitudinal tangencial mostrando punteaduras intervasculares. Escala gráfica: 1–3= 200 μm ; 4–12= 100 μm ; 13–18 = 30 μm ; 19–20= 10 μm .

Las características diagnósticas de los materiales estudiados (vasos de tamaño pequeño a mediano, vasos en series radiales y agrupados comúnmente presentes, parénquima axial confluyente, radios 1–3 seriados) permitieron relacionarlos al Grupo Piptadenia (Evans *et al.*, 2006). Dentro de este grupo, las materiales presentan mayor afinidad con el género *Anadenanthera* (Tab. 1) y específicamente con la especie *Anadenanthera colubrina* (Tab. 2 en los Archivos Complementarios) compartiendo los siguientes caracteres: leño sin estratificación; porosidad difusa; parénquima paratraqueal vasicéntrico aliforme, confluyente y apotraqueal marginal; anillos de crecimiento distinguibles por parénquima marginal; vasos de contorno circular, predominantemente solitarios, también múltiples radiales cortos y largos, de tamaño moderado; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas y ornadas; radios 1–3 seriados homocelulares formados por células procumbentes; parénquima septado con cristales prismáticos en su interior (Póvoa de Mattos *et al.*, 2003; InsideWood, 2004; Tortorelli, 1956).

Comparaciones con especies fósiles. El material presenta los caracteres diagnósticos del género fósil *Anadenantheroxylon* (Tab. 2): porosidad difusa; vasos solitarios, en series radiales cortas y agrupados; placa de perforación simple; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico completo de forma aliforme romboidal, confluyente; fibras de disposición irregular con lúmenes pocos visibles, no septadas; radios bajos y angostos, numerosos, biseriados, uniseriados, homogéneos, formados por células procumbentes.

El único taxón descrito para este género fósil es *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001, que presenta también afinidad con *Anadenanthera colubrina*. El fósil estudiado se diferencia con *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol (2001) en la presencia de anillos de crecimientos distinguibles por parénquima terminal, en la proporción de radios uniseriados y biseriados (mayor proporción de radios biseriados en contraposición a la presencia radios exclusivamente uniseriados con escasos biseriados) y por la presencia de radios triseriados (Tab. 3 en Archivos Complementarios).

En la bibliografía consultada sobre la anatomía de madera de *Anadenanthera colubrina* se encontraron diferencias entre las descripciones realizadas por los diversos autores, e incluso Tortorelli (1956) presenta dos descripciones alternativas para esta misma especie. Por lo expuesto anteriormente se considera que las diferencias halladas con *Anadenantheroxylon villaurquicense* pueden deberse a variabilidad intraespecífica y se propone una enmienda para la diagnosis de esta especie fósil,

con la finalidad de incluir los caracteres de radios 1–3 seriados, presencia de series largas de cristales prismáticos romboidales dentro de cámaras del parénquima axial y parénquima axial confluyente, y eliminar el carácter de parénquima bandeado. Además, la excelente preservación del material fósil estudiado en el presente trabajo permite completar la descripción previamente realizada para esta especie fósil.

Género *Prosopisinoxylon* Martínez 2010

Especie tipo. *Prosopisinoxylon anciborae* Martínez 2010. Designación original. Mioceno Superior, Río Seco, Santa María, Catamarca, Argentina.

Prosopisinoxylon americanum sp. nov.

Figura 4.1–16, 5.9–11

Derivación del nombre. El epíteto específico hace referencia a América, continente en el que fue recolectado el material fósil y único continente en el que actualmente se distribuye el género *Prosopis* L.

Diagnosis. *Growth rings boundaries distinct to indistinct; diffuse porosity; vessels circular in outline, with tyloses, solitary, in radial multiples and in clusters, small to large and very short; simple perforation plates; circular, alternate and vested inter-vessel pits; rays mostly multiseriate (1–5 cells wide) and fusiform, heterocellular constituted by procumbent and square cells; axial parenchyma paratracheal vasicentric; apotracheal parenchyma diffuse and diffuse-in-aggregates; crystals in parenchyma cells; non septate fibers.*

Diagnosis. Anillos de crecimientos distinguibles a indistinguibles; porosidad difusa, vasos con tendencia a la disposición en patrones diagonales, de contorno circular, con tilosis, solitarios, en series radiales y agrupados, de tamaño pequeños a grandes y muy cortos; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares circulares, alternas y ornadas; radios mayormente multiseriados (1–5 células de ancho) y fusiformes, heterocelulares, constituidos por células procumbentes y cúbicas; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, confluyente, parénquima apotraqueal escaso y difuso, parénquima cristalífero; fibras no septadas.

Material tipo. CIDPALBO 61, CIDPALBOMIC 711 (tres preparados).

Isotipo. M07.

Procedencia geográfica. Arroyo Feliciano, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Ituzaingó.

Edad. Plioceno–Pleistoceno.

Descripción. El ejemplar fósil está representado por un fragmento de 17,5 cm de largo y 16 cm de ancho. El material

TABLA 2 - Comparación entre los caracteres anatómicos de los géneros fósiles de Mimosoideae registrados en América del Sur, modificado de Brea et al. (2010).

Géneros fósiles	Vasos	Punteaduras Intervasculares		Radios		Parénquima Axial	Fibras
		Tipo	Tamaño	Tipo	Ancho		
Acacioxylon	Predominantemente solitarios			Homogéneos	1-3	Paratraqueal, unilateral, apotraqueal en bandas	Liberiformes
Anadenantheroxylon	Solitarios, en series radiales de 2-4 y agrupados			Homogéneos	1-2	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente	No septadas
Menendoxylon	Predominantemente solitarios, en series radiales de 2-3, escasos múltiples largos y agrupados	Alternas	Pequeñas a medianas	Homogéneos a heterogéneos	1-3	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme, en bandas delgadas, sin estratificación o con estratificación parcial	No septadas, raramente septadas
Microlobiusxylon	Predominantemente solitarios, en series radiales 2-3 y raros agrupados	Alternas, areoladas, ornadas	Diminutas a pequeñas	Homogéneos	1-2	Paratraqueal aliforme y confluyente	No septadas
Mimosoxylon	Solitarios y en series radiales	Alternas	Pequeñas a medianas	Homogéneos, raros débilmente heterogéneos	1-3	Vasicéntrico delgado, parcialmente aliforme, raro confluyente, inicial o terminal	No septadas
Paraalbizzioxylon	Solitarios y en series radiales		Pequeñas a medianas	Homogéneos	1-6	Paratraqueal, en algunos casos apotraqueal difuso, terminal	Septadas y no septadas
Tetrapleuroxylon	Solitarios y en series radiales	Alternas	Medianas	Homogéneos a débilmente heterogéneos	1-5	Vasicéntrico aliforme, parcialmente confluyente, terminal o inicial	No septadas
Paracacioxylon	Solitarios, en series radiales 2-4 y agrupados	Alternas, comprimidas y areoladas	Pequeñas a medianas	Homogéneos	1-6	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente. Apotraqueal difuso	Septadas y no septadas
Piptadenioxylon	Solitarios, raros en series radiales	Alternas	Pequeñas	Homogéneos	2-3	Vasicéntrico	No septadas
Prosopisinoxylon	Solitarios, en series radiales y agrupados	Alternas	Pequeñas a medianas	Homogéneos	1-9	Paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente a bandeado. Apotraqueal difuso	No septadas

sólo conserva el xilema secundario presentando un muy buen estado de preservación.

En corte transversal, los anillos de crecimiento son distinguibles. La porosidad es difusa (Fig. 4.1). Los radios presentan trayecto sinuoso, bordeando los vasos (Fig. 4.1). Los vasos muestran una tendencia a la disposición en patrones diagonales (Fig. 4.1). Los poros son de contorno circular, con contenidos ocres y tilosis (Fig. 4.1, 4.4-6). Sus paredes tienen un grosor de 3 (2-5) μm . Los elementos de vaso se presentan predominantemente solitarios (47%), también se observan en series tangenciales y radiales de 2, 3, 4, y más elementos (26%; 13%; 3% y 2% respectivamente) y agrupados (9%) (Fig. 4.1, 4.4-6). Son de tamaño moderado, con un diámetro tangencial de 149 (61-210) μm y un diámetro radial de 190 (84-267) μm y con una densidad media de 18 (14-23) por mm^2 . Las fibras son de forma cuadrangular a redondeada, no septadas y con tendencia a la disposición en hileras radiales (Fig. 4.10). Presentan un diámetro de 12 (7-16) μm y un espesor de pared de 4 (3-7) μm . El parénquima axial es paratraqueal y apotraqueal. Apotraqueal escaso, difuso. Paratraqueal vasicéntrico, a veces confluyente, uniendo dos o más elementos de vaso (Fig. 4.1, 4.4-6).

En corte longitudinal tangencial, los vasos tienen un trayecto rectilíneo a levemente sinuoso. Los elementos de vaso son muy cortos, con una longitud de 265 (166-314) μm . Presentan tabiques rectos u oblicuos y las placas de perforación son simples (Fig. 4.7, 4.13). Los radios son numerosos, se encuentran en un promedio de 7 (6-10) por mm lineal. Los radios son generalmente multiseriados y fusiformes, mayormente tetraseriados (57%), también hay biseriados (10%), triseriados (18%) y más (15%) (Fig. 4.2, 4.8, 5.11). Los radios uniseriados prácticamente están ausentes (menos de 1 %). Son heterogéneos del tipo II A de Kribs, con una altura de 389 (176-735) μm y un ancho de 55 (29-88) μm . La altura de los radios expresada en número de células es 16 (6-28) y el ancho expresado en número de células es de 4 (1-5). Las puntuaciones intervasculares son areoladas, ornadas, alternas, redondeadas y con un diámetro de 6 (3-8) μm (Fig. 4.15-16, 5.9). Se observa parénquima cristalífero (Fig. 4.12) y engrosamientos de la pared del vaso con ornamentos (ver fig. 1.G-H en Castro, 1991) (Fig. 4.14, 5.10).

En corte longitudinal radial, los radios son heterocelulares constituidos por células procumbentes (de 3 a 16 hileras de células) y cúbicas entremezcladas en los extremos (Fig. 4.3, 4.9, 4.11). Se observan cristales prismáticos en algunas células cuadrangulares y procumbentes (Fig. 4.11).

Comparaciones con especies actuales. El material estudia-

do presenta caracteres diagnósticos de la familia Fabaceae, subfamilia Mimosoideae, Grupo Prosopis: porosidad difusa; vasos de tamaño moderado con tendencia a la disposición en patrones diagonales; elementos de vaso solitarios, en series radiales y agrupados; placas de perforación simples; vasos cortos; punteaduras intervasculares ornadas y alternas; radios heterocelulares, uni y multiseriados; fibras no septadas; parénquima paratraqueal vasicéntrico, confluyente y parénquima apotraqueal difuso; parénquima cristalífero (Metcalfé y Chalk, 1950; Cozzo, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992; Evans *et al.*, 2006).

El género actual más afín, *Prosopis* L., comparte con el material estudiado las siguientes características: anillos de crecimientos visibles; porosidad difusa; vasos solitarios, en series radiales y agrupados; puntuaciones intervasculares alternas y ornadas, engrosamientos ornados en la pared de los vasos; parénquima paratraqueal vasicéntrico y confluyente y parénquima cristalífero; radios multiseriados, uniseriados pocos numerosos, homocelulares o levemente heterocelulares. Dentro de este género, la Sección Algarobia es la más afín, debido a que ésta es la única sección que presenta los caracteres de radios heterocelulares y tilosis (Castro, 1994) (Tab. 3).

La semejanza entre los caracteres anatómicos del leño de las diferentes especies de *Prosopis*, hace muy difícil la delimitación interespecífica (Cozzo, 1951; Castro, 1994). Por tal motivo en el presente trabajo no fue posible establecer una afinidad específica. Sin embargo, se pudo establecer una afinidad a nivel de Sección, siendo la Sección Algarobia con la que comparte las mayores similitudes.

Comparaciones con especies fósiles. Este ejemplar presenta una combinación de caracteres anatómicos diagnósticos de *Prosopisinoxylon* Martínez (2010) (Tab. 2): porosidad difusa, vasos de dos tamaños diferentes, de forma circular, vasos cortos, placas de perforación simples, punteaduras intervasculares pequeñas, alternas y ornadas, radios uni y multiseriados, parénquima axial vasicéntrico y confluyente, parénquima cristalífero (Martínez, 2010).

Hasta la fecha, este género fósil sólo tiene dos taxones: *Prosopisinoxylon anciborae* Martínez y *Prosopisinoxylon castroae* Brea, Zucol y Patterer (Tab. 4 en Archivos Complementarios). El material fósil aquí estudiado se diferencia de *Prosopisinoxylon anciborae* Martínez 2010 por la presencia de anillos de crecimientos distinguibles, en los radios homocelulares y en la seriación de los radios. Con respecto a *Prosopisinoxylon castroae* Brea *et al.* 2010 se distingue por el tipo de radio y en la presencia de parénquima axial apotraqueal. Por las diferencias expuestas, el ejemplar estudiado no pudo ser

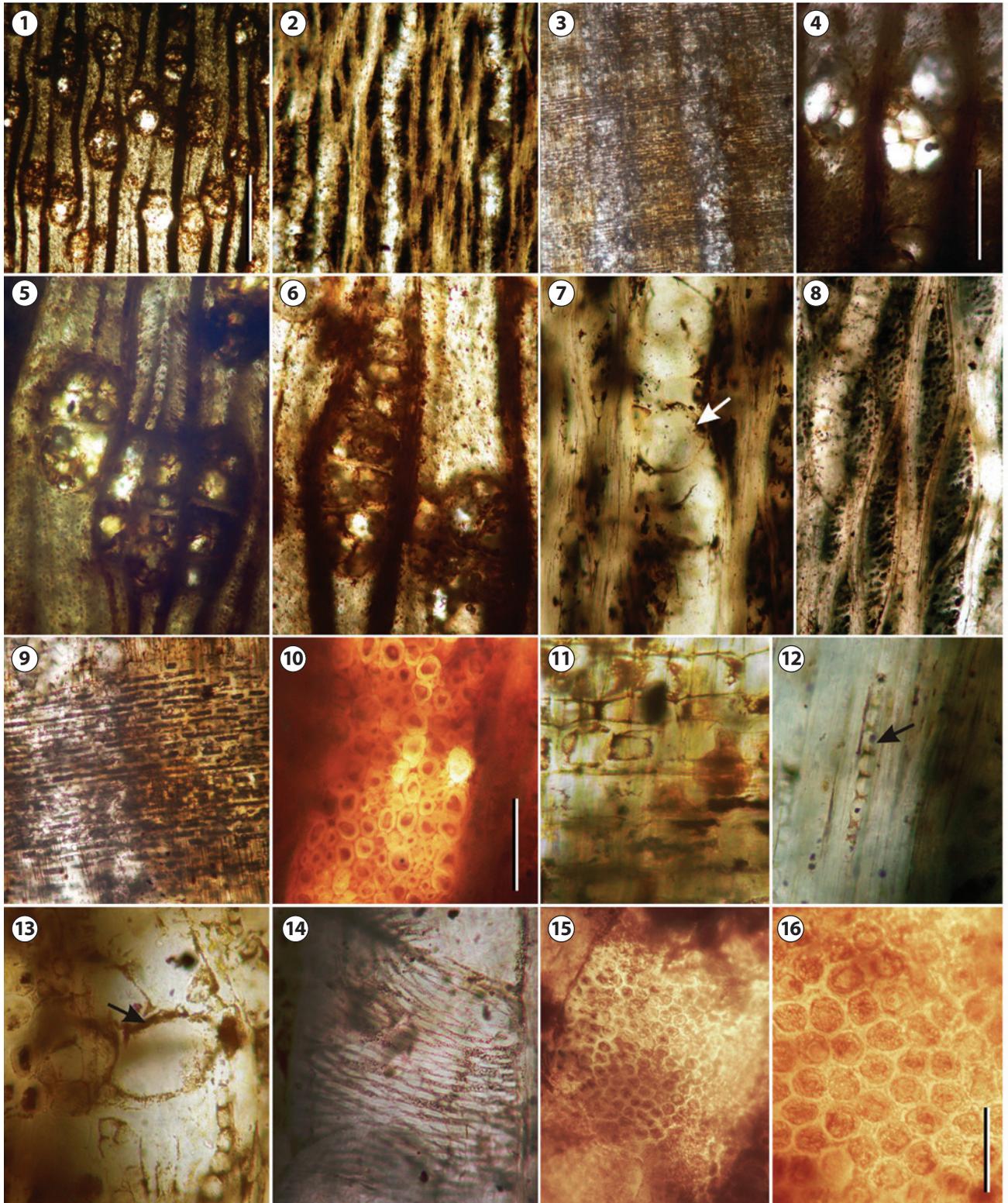


Figura 4.1–16. *Prosopisinoxylon americanum* sp. nov., CIDPALBO 61. **1**, sección transversal. **2**, sección longitudinal tangencial. **3**, sección longitudinal radial. **4**, detalle de la sección transversal mostrando vaso solitario y vasos en series radiales. **5**, sección transversal mostrando vasos con parénquima paratraqueal vasicéntrico. **6**, sección transversal mostrando vasos en series radiales con parénquima vasicéntrico. **7**, vaso en sección longitudinal tangencial, la flecha indica una placa de perforación simple. **8**, radios en sección longitudinal tangencial. **9**, sección longitudinal radial, mostrando radios heterocelulares. **10**, detalle de las fibras en sección transversal. **11**, sección longitudinal radial, mostrando radios heterocelulares. **12**, parénquima cristalífero (flecha). **13**, placa de perforación simple (flecha). **14**, engrosamientos ornados en sección longitudinal tangencial. **15–16**, punteaduras inervasculares ornadas y alternas. Escala gráfica: 1–3= 200 μ m; 4–9= 100 μ m; 10–15 = 30 μ m; 16= 10 μ m.

asignado a ninguna especie fósil existente. La combinación única de caracteres diagnósticos que presenta el ejemplar fósil permitió la creación de una nueva entidad específica, *Prosopisoxylon americanum* sp. nov.

Subfamilia CAESALPINIOIDEAE Candolle 1825

Género **Gleditsioxylon** Müller-Stoll y Mädél 1967

Especie tipo. *Gleditsioxylon columbiana* Müller-Stoll y Mädél 1967.

Designación subsecuente. Mioceno, Río Columbia, Washington, Estados Unidos

***Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov.**

Figura 6.1–16

Derivación del nombre. El epíteto específico hace referencia a la semejanza con la especie actual *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub.

TABLA 3 - Comparación de los caracteres anatómicos entre *Prosopisoxylon americanum* sp. nov. y las Secciones *Strombocarpa*, *Monilicarpa* y *Algarobia* del género *Prosopis*.

Caracteres	<i>Prosopisoxylon americanum</i> sp. nov.	<i>Prosopis</i> Sección <i>Strombocarpa</i>	<i>Prosopis</i> Sección <i>Monilicarpa</i>	<i>Prosopis</i> Sección <i>Algarobia</i>
Estratificación	No	No		No o parcialmente
Porosidad	Difusa	Difusa	Subcircular a circular	Difusa, subcircular a circular
Parénquima axial	Apotraqueal escaso, difuso. Paratraqueal vasicéntrico, a veces confluyente.	Bandeado, terminal, confluyente o aliforme	Bandeado, terminal confluyente aliforme,	Bandeado, confluyente y aliforme
Anillos de crecimiento	Distinguibles	Poco demarcados a visibles	Visibles (parénquima terminal)	Pocos demarcados a visible
Contorno de vasos	Circular	Circular	Contorno circular	Circular o poligonal
Agrupamiento de vasos	Solitarios, en series radiales cortas y larga y tangenciales, agrupados.	Solitarios, en series radiales cortas y largas y tangenciales, en racimos.	Solitarios, en series radiales cortas y largas y tangenciales y racimos	Solitarios, en series radiales cortas y largas y tangenciales y en racimos
Trayecto de vasos	Rectilíneo a levemente sinuoso	Rectilíneo a levemente sinuoso	Rectilíneo	Rectilíneo
Placa de perforación	Simple	Simple horizontal u oblicua	Simple horizontal a levemente inclinada	Simple horizontal a oblicua
Puntuaciones intervasculares	Areoladas, ornadas, alternas, redondeadas	Areoladas, ornadas, alternas, con abertura interna incluida	Areoladas, ornadas, alternas, con abertura interna incluida	Areoladas, ornadas, alternas, con abertura interna incluida
Fibras	No septadas, de forma cuadrangular a redondeada y dispuestas en hileras radiales	No septadas, de sección poligonal	No septadas	No septadas de sección poligonal
Radios	Heterocelular, uni a pluriseriado (2–5)	Homo y heterocelulares, uni a pluriseriado (2–3)	Homocelulares, uni a pluriseriado (2–6)	Homo y heterocelulares uni a pluriseriados (1–3 ó +)
Gomas, resinas y taninos	Tilosis en vaso		Gomas y resinas en vasos y parénquima	Tilosis en algunas especies
Parénquima cristalífero	Compuesto por hileras de cristales.	Compuesto por hileras uniseriadas de cámara cristalíferas individuales, con un cristal por cámara. Engrosamiento irregular diferencial en la pared de cada cámara	Formado por hileras largas y cortas de cámara cristalíferas individuales con un cristal por cámara	Compuesto por hileras uni a parcialmente biseriadas con uno o raramente dos cristales por cámara

Referencia: Castro, 1994

Diagnosis. *Growth rings boundaries distinct; semi ring porosity; vessels circular in outline, mostly solitary, also radials multiples and in clusters, moderate size and very short; simple perforation plates; alternate and rounded intervessel pits; vessel-ray pits similar to intervessel pits; fibers with thick-walled and irregularly arranged; rays commonly 4–10 seriate, also uni-, bi- and triseriate, homocellular, consisting of procumbent cells; axial parenchyma paratracheal, vasicentric, aliform, confluent and banded; also marginal and parenchyma strand with prismatic crystal in chambered axial parenchyma cells.*

Diagnosis. Anillos de crecimiento distinguibles; porosidad semicircular; vasos de contorno redondeados, mayormente solitarios, también en series radiales y agrupados, de tamaño moderado y muy cortos; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas y redondeadas; punteaduras radio-vasculares similares a las intervasculares; fibras de paredes gruesas y dispuestas irregularmente; radios comúnmente 4–10 seriados, también uni-, bi- y triseriados; homocelulares, formados por células procumbentes; parénquima axial paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente y bandeado; parénquima marginal y parénquima septado con cristales romboidales.

Material tipo. CIDPALBO 48, CIDPALBOmic 698 (tres preparados).

Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos.

Procedencia estratigráfica. Formación Ituzaingó.

Edad. Plioceno–Pleistoceno.

Descripción. El ejemplar fósil está representado por dos fragmentos de 25 cm y 14 cm de largo y 14 cm y 10 cm de ancho, respectivamente. El material presenta un muy buen estado de preservación, conservando únicamente el xilema secundario.

En corte transversal los anillos de crecimiento son distinguibles, demarcados por parénquima terminal y por el cambio del diámetro de los vasos entre el leño temprano y el leño tardío (Fig. 6.1). La porosidad es semicircular (Figura 6.1). Los radios presentan trayecto levemente sinuoso. Vasos sin patrón de disposición (Fig. 6.1). Los poros son de contorno redondeado, con contenidos marrones oscuros (Fig. 6.1, 6.6–7). Sus paredes tienen un grosor de 15 (7–26) μm . Los elementos de vaso se presentan predominantemente solitarios (59%), también se observan en series radiales y tangenciales de 2, 3 y más elementos (19%; 7% y 3% respectivamente) y agrupados (12%) (Fig. 6.1, 6.6–7, 6.9). Son de tamaño pequeño a moderado, con un diámetro tangencial de 100 (38–181) μm y un diámetro radial de 97 (63–167) μm , su densidad es de 14 (8–26) por mm^2 . Las fibras son de sección

redondeada, de paredes gruesas y lumen estrecho sin tabicar y desordenadas (Fig. 6.10). Presentan un diámetro de 10 (6–14) μm y un espesor de pared de 4 (2–5) μm . El parénquima axial es paratraqueal, vasicéntrico, generalmente completo, aliforme, confluyente uniendo dos o más elementos de vaso y bandeado (2–12 células de ancho) (Fig. 6.1, 6.6–7, 6.9). También se observa parénquima marginal (Fig. 6.1).

En corte longitudinal tangencial, los vasos tienen un trayecto sinuoso. Los elementos de vaso son muy cortos, con una longitud de 147 (70–225) μm (Fig. 6.13). Presentan tabiques rectos y las placas de perforación son simples (Fig. 6.4, 6.5). Los radios son moderadamente numerosos, se encuentran en un promedio de 6 (4–9) por mm lineal; son mayormente multiseriados (81%), comúnmente 4–10 seriados, también hay uniseriados (8%), triseriados (6%) y biseriados (5%) (Fig. 6.3, 6.8). Son homogéneos del tipo II de Kribs, con una altura de 376 (108–892) μm y un ancho de 49 (20–88) μm . La altura de los radios expresada en número de células es 20 (5–33) y el ancho expresado en número de células es de 4 (2–6). Parénquima septado (de 5–14 células) (Fig. 6.11–12, 6.14). Se observan cristales prismáticos, romboidales en algunas células del parénquima septado (Fig. 6.12). Las puntuaciones intervasculares son alternas, redondeadas, probablemente ornadas y con un diámetro de 8 (2–11) μm (Fig. 6.15).

En corte longitudinal radial, los radios son homocelulares constituidos por células procumbentes (Fig. 6.2, 6.5, 6.11). Las punteaduras radiovasculares son areoladas y similares a las intervasculares en tamaño y forma (Fig. 6.16).

Comparaciones con especies actuales. Los caracteres presentes en el material estudiado permiten asignarlo a la familia Leguminosae: porosidad semicircular; vasos solitarios, en series radiales cortas y largas y agrupados; placas de perforación simples, punteaduras intervasculares alternas y ornadas; radios multiseriados, homocelulares formados por células procumbentes y parénquima paratraqueal vasicéntrico (Metcalfe y Chalk, 1950; Cozzo, 1950, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992).

Teniendo en cuenta el conjunto de caracteres presente en el fósil, presenta mayor afinidad con la subfamilia Caesalpinioideae (Metcalfe y Chalk, 1950; Cozzo, 1950, 1951; Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992), siendo el género actual más afín *Gleditsia* L. Este género presenta una única especie nativa de América del Sur: *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub, que se caracteriza por ser un árbol mesoxerofítico que alcanza los 10 m de altura formando parte del estrato arbóreo bajo en diferentes comunidades de los

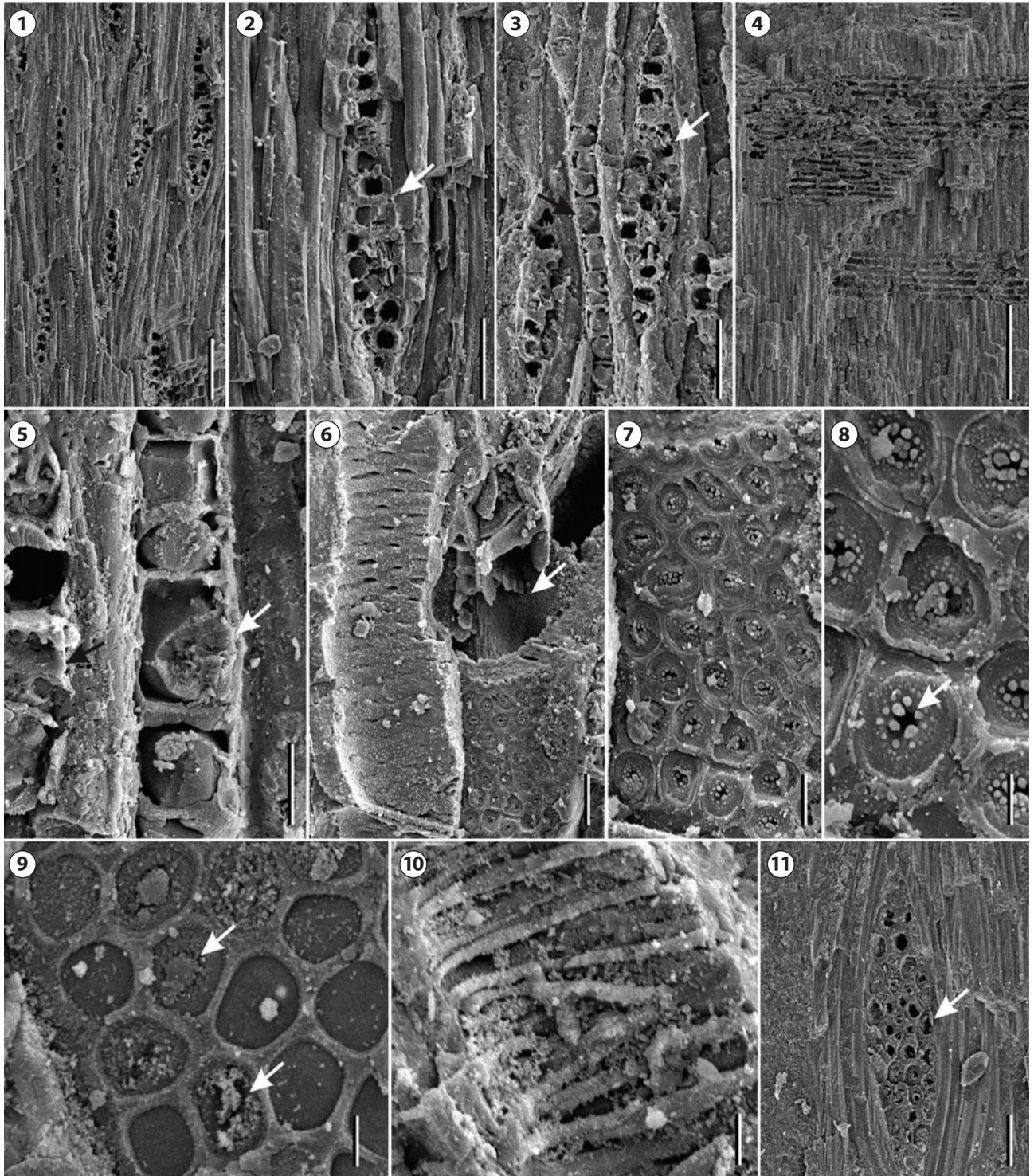


Figura 5.1-8. *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol *emend.*, MAS PALEOBOT 324. **1**, vista general en sección longitudinal tangencial. **2**, detalle de un radio triseriado (flecha). **3**, sección longitudinal tangencial mostrando parénquima septado (flecha negra) junto a radio multiseriado (flecha blanca). **4**, sección longitudinal radial. **5**, detalle de las cámaras del parénquima septado con cristales romboidales (flecha blanca) junto a las células de un radio (flecha negra). **6**, vasos en corte longitudinal tangencial con placa de perforación simple (flecha). **7**, sección longitudinal tangencial de un vaso mostrando las punteaduras intervasculares alternas y ornadas. **8**, detalle de las punteaduras intervasculares ornadas (flecha) de un vaso en sección longitudinal tangencial. **9-11. *Prosopisinoxylon americanum*** sp. nov., CIDPALBO 61. **9**, detalle de las punteaduras intervasculares ornadas (flechas) en sección longitudinal tangencial. **10**, detalle de los engrosamientos ornados en sección longitudinal tangencial. **11**, radio multiseriado en sección longitudinal tangencial (flecha). Escala gráfica: 1= 100 μ m; 4= 200 μ m; 3= 50 μ m; 11= 40 μ m 6= 20 μ m; 2, 5 y 7= 10 μ m; 10= 6 μ m; 9= 4 μ m; 8= 3 μ m.

bosques higrófilos o de la Selvas en las regiones del Parque Chaqueño, Mesopotamia y Yungas de Argentina, también habita en Bolivia, Paraguay, sur de Brasil y Uruguay (Carnovali, 1994; Zuloaga y Morrone, 1999; Tortorelli, 1956).

El ejemplar estudiado tiene gran afinidad con *Gleditsia amorphoides* por compartir los siguientes caracteres anatómicos: porosidad semicircular; parénquima paratraqueal abundante, aliforme, confluyente y en bandas; anillos de crecimiento distinguibles; elementos de vaso de contorno redondeado, solitarios, múltiples radiales cortos y largos y agrupados; diámetro de vaso de 30–180 µm; placas de perforación simples; punteaduras intervasculares alternas; fibras de sección redondeadas y dispuestas irregularmente; radios mayormente multiseriados, pocos uni y biseriados, homocelulares formados por células procumbentes y parénquima septado con cristales romboidales en el interior de la cámaras (Cozzo, 1951; InsideWood, 2004; Tortorelli, 1956) (Tab. 5 en Archivos Complementarios).

Comparaciones con especies fósiles. Algunos géneros fósiles atribuidos a la subfamilia Caesalpinioideae son: *Pahudioxylon* Chowdhury, Ghosh y Kazmi (1960), *Brachystegioxylon* Lakhanpal y Prakash (Lemoigne, 1978), *Crudioxylon* Pons (1980), *Afzelioxylon* Louvet (1965), *Berlinioxylon* Müller-Stoll y Mädél (1967), *Caesalpinioxylon* Schenk (1890), *Cassinium* Prakash (1975), *Tetrapleuroxylon* Müller-Stoll y Mädél (1967), *Gleditsioxylon* Müller-Stoll y Mädél (1967), *Peltophoroxylon* (Ramanujam) Müller-Stoll y Mädél (1967), *Cynometroxylon* (Chowdhury y Ghosh, 1946), *Dialiumoxylon* Lakhanpal y Prakash (Lemoigne, 1978), *Erithrophloeoxylon* Müller-Stoll y Mädél (1967), *Aulacoxylon* (Combes) De Franceschi y De Ploëg (2003) y *Doroteoxylon* Nishida, Nishida y Ohsawa (1989).

El fósil estudiado comparte los caracteres diagnósticos con *Gleditsioxylon* Müller-Stoll y Mädél (1967): porosidad semicircular; vasos solitarios, en series radiales o agrupados (en nidos); placas de perforación simples; punteaduras intervasculares de tamaño mediano; fibras no septadas; parénquima vasicéntrico, en bandas tangenciales y septado con cristales prismáticos en el interior de las cámaras; radios homocelulares. El ejemplar fue comparado con las diferentes especies fósiles de *Gleditsioxylon* (ver detalles en Tab. 4), pero el carácter de porosidad semicircular sólo se encontró en *Gleditsioxylon riojana* Martínez y Rodríguez-Brizuela 2011, siendo éste el más afín. Sin embargo, el material aquí estudiado se diferencia con esta especie fósil por la ausencia de tilosis, de parénquima disyunto y de engrosamientos espiralados, en el número de septos del parénquima y por la presencia de pa-

rénquima aliforme y de vasos en series tangenciales. Si bien el ejemplar presenta muchos caracteres afines no pudo ser asignado a ninguna de las especies fósiles existentes, por este motivo se crea una nueva entidad denominada, *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov.

DISCUSIÓN

Existe un gran paralelismo y convergencia en la estructura de la anatomía de madera de las dicotiledóneas; y los patrones anatómicos encontrados en las fabáceas (placas de perforación simples, punteaduras alternas, parénquima paratraqueal, aliforme a confluyente) también se hallan en las familias Sapindaceae, Bignoniaceae, Moraceae, Rutaceae, Meliaceae, entre otras. Sin embargo, la presencia de punteaduras ornadas (observadas en los taxones estudiados), es una característica que presenta gran importancia taxonómica porque no es de ocurrencia común y no se halla en ninguna de las otras familias que tienen caracteres anatómicos similares a los de las Fabaceae (Baretta-Kuipers, 1981; Wheeler y Baas, 1992).

La mayor parte de los taxones estudiados (*Menendoxylon vasallensis*, *Anadenantheroxylon villaurquicense* Brea, Aceñolaza y Zucol *emend.* y *Prosopisoxylon americanum* sp. nov.) fueron asignados a la subfamilia Mimosoideae, con un solo representante asignado a la subfamilia Caesalpinioideae (*Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov.). Entre las Mimosoideae, los ejemplares pertenecen en mayor proporción al Grupo Piptadenia, a excepción de *Prosopisoxylon americanum* sp. nov., perteneciente al Grupo Prosopis (ver clasificación propuesta por Luckow *et al.*, 2000, tabla 1). La subfamilia Caesalpinioideae es parafilética, e incluye las tribus monofiléticas Cercideae y Deterieae, y las tribus parafiléticas Cassieae y Caesalpinieae (Lewis *et al.*, 2005). De estas tribus, Caesalpinieae, en donde estaría ubicada *Gleditsia*, resulta particularmente problemática (ver Manzanilla y Bruneau, 2012).

Entre las tendencias ecológicas evidenciadas para esta familia, se ha notado un aumento de la presencia de cristales en cámaras y de la porosidad difusa en las especies de legumbres tropicales; estos caracteres fueron también hallados en los ejemplares estudiados (Wheeler y Baas, 1992). Por otro lado, es importante destacar que los fósiles descritos fueron encontrados en sedimentos del Plio-Pleistoceno y, teniendo en cuenta estudios realizados sobre los cambios de la anatomía de madera de las fabáceas a lo largo de los tiempos geológicos, todos los leños a partir del Plioceno son estructuralmente equivalentes a los actuales (Wheeler y Baas, 1992).

TABLA 4 - Comparación entre los caracteres anatómicos de las diferentes especies fósiles de Gleditsioxylon.

Caracteres	Gleditsioxylon paramorphoides sp. nov.	Gleditsioxylon riojana Martínez y Rodríguez-Brizuela	Gleditsioxylon montanense Prakash, Barghoorn y Scott	Gleditsioxylon columbianum Prakash y Barghoorn	Gleditsioxylon palaeojaponicum Müller-Stoll y Mädal
Edad	Plioceno–Pleistoceno	Mioceno	Mioceno	Mioceno	Mioceno
Procedencia	Entre Ríos, Argentina	La Rioja, Argentina	Montana, Estados Unidos	Washington, Estados Unidos	Tamugimata, Japón
Anillos de crecimientos	Distinguibiles por parénquima terminal	Distinguibiles por parénquima terminal	Distinguibiles	Distinguibiles	Distinguibiles
Porosidad	Semicircular	Semicircular	Circular	Circular	Circular
Parénquima axial	Paratraqueal, vasicéntrico, aliforme, confluyente y bandeado (2–12 células de ancho). Parénquima marginal. Parénquima septado (de 5–14 células). Se observan cristales prismáticos, romboidales en algunas células del parénquima septado	Paratraqueal vasicéntrico confluyente, muy abundante y dispuesto irregularmente. En series de 4 (2–6) células. Parénquima terminal 1–2 cél. de ancho, con cristales prismáticos en su interior.	Abundante, paratraqueal confluyente, terminal. Parénquima septado con cristales solitarios ocasionalmente presente.	Abundante, paratraqueal, confluyente y terminal. En bandas tangenciales de 4–10 células de ancho.	Abundante, paratraqueal vasicéntrico, aliforme, confluyente, bandeado. Cristalífero.
Contorno de vasos	Redondeado	Circular a subcircular	Angulares a poligonales en el leño tardío; ovals o elípticos en el leño temprano	Ovals o elípticos en el leño temprano	
Agrupamiento de vasos	Predominantemente solitarios, en series radiales y tangenciales de 2, 3 y más elementos y agrupados	Solitarios, en series radiales cortas y largas y agrupados.	Principalmente solitarios, en series radiales de 2 elementos, formando una banda de 3–5 vasos de ancho.	Principalmente solitarios, en series radiales de 2 elementos, formando una banda de 4–6 vasos de ancho.	Solitarios, en series y agrupados
Contenidos de los vasos	Marrones oscuros	Tíldes	Depósitos de gomas	Con depósitos de gomas	Ausentes
Diámetro de los vasos	185 (53–308) µm	100 (38–181) µm	90–220 µm	En el leño temprano 100–214 µm, en el leño tardío 15–25 µm	
Placa de Perforación	Simple	Simple	Simple	Simple	Simple
Puntuaciones intervasculares	Alternas, redondeadas, probablemente ornadas y con un diámetro de 8 (2–11) µm	Alternas, ornamentadas, pequeñas a medianas (2–8) µm	Alternas, ornadas, circular	Alternas, ornadas, orbicular a oval	
Punteaduras radio-vasculares	Similares a las intervasculares	Ornadas y similares a las intervasculares			
Fibras	De sección redondeada, de paredes gruesas y lumen estrecho sin tabicar y desordenadas	Irregularmente dispuestas, libiriformes, con pared delgada a gruesa. Con punteaduras simples.	Fibras libiriformes, no septadas, de paredes gruesas y punteaduras simples.	Fibras libiriformes, no septadas, de paredes gruesas y con punteaduras simples	

TABLA 4 - Continuación

Caracteres	<i>Gleditsioxylon paramorphoides sp. nov.</i>	<i>Gleditsioxylon riojana</i> Martínez y Rodríguez-Brizuela	<i>Gleditsioxylon montanense</i> Prakash, Barghoorn y Scott	<i>Gleditsioxylon columbianum</i> Prakash y Barghoorn	<i>Gleditsioxylon palaeojaponicum</i> Müller-Stoll y Mädél
Radios	6 (4–9) por mm lineal. Mayormente multiseriados (comúnmente 4–10 seriados), también uniseriados, triseriados y biseriados. Con una altura promedio de 376 (108–892) μm y un ancho promedio de 49 (20–88) μm . La altura en número de células es 20 (5–33) y el ancho promedio expresado en número de células es de 4 (2–6). Homocelulares (células procumbentes).	4 (2–6) radios por mm lineal. Son en su mayor parte triseriados (32 %), le siguen 4–seriados (28 %), 5 y 6 seriados (24 %) y 2–seriados (16 %). Tienen una altura media de 676 (25–1362) μm y un ancho medio de 50 (12–96) μm . Su altura en número de células es de 33 (4–65). Homocelulares (células procumbentes).	5–8 radios por mm lineal. 1–10 células de ancho. Radios uniseriados muy frecuentes, 2–12 células de alto. Radios multiseriados fusiformes, 6–8 células generalmente y 1,65 mm de altura. Homogéneos (células procumbentes).	1–5 células de ancho, pocos radios uni y biseriados. Radios multiseriados fusiformes, generalmente de 3–4 células y 0,86 mm de altura. Homocelulares (células procumbentes)	1–12 células de ancho. Homogéneos.
Engrosamientos espiralados	Ausentes	Engrosamientos helicoidales delgados		Presentes en vasos del leño tardío	
Parénquima disyunto	Ausente	Presencia de células parénquimáticas paratraqueales disyuntas			

Referencias: Müller–Stoll y Mädél, 1967; Prakash, Barghoorn y Scott, 1962; Martínez y Rodríguez-Brizuela, 2011.

Los caracteres anatómicos encontrados en los leños fósiles afines a Fabaceae de la Formación Ituzaingó fueron: anillos de crecimientos distinguibles, generalmente por parénquima terminal; porosidad difusa; vasos comúnmente sin patrón de disposición, de tamaño pequeño a moderado, pocos a moderadamente numerosos, muy cortos, predominantemente solitarios, en series radiales y agrupados siempre presentes; traqueidas ausentes; placas de perforación exclusivamente simples; punteaduras ornadas de disposición alterna; parénquima paratraqueal, generalmente aliforme y confluyente, vasos vacíos o con contenidos (gomas y tilosis) y presencia de cristales prismáticos generalmente en parénquima septado, también en parénquima radial.

Muchos de estos caracteres contribuyen a la seguridad hídrica: presencia de vasos agrupados y en series radiales (número grande de vasos por grupo), vasos de diámetros pequeños y cortos, placas de perforación simples, punteaduras alternas y ornadas.

El diámetro de los vasos es uno de los parámetros más significativos sobre la eficiencia en la conducción hidráulica de la madera de angiospermas (Wheeler y Baas, 1991;

Wheeler y Baas, 1993). Los vasos pequeños y muy cortos deben ser interpretados en términos de seguridad hídrica debido a que son menos susceptibles a contraer embolias (Moglia y Gimenez, 1998; Carlquist, 2001). Asimismo, la presencia de vasos pequeños ofrece un camino auxiliar cuando los vasos grandes sufren de embolias (Carlquist, 1988; Baas *et al.*, 2004). Además, se ha reportado una relación entre el agrupamiento de los vasos y los ambientes xéricos y/o estacionalmente xéricos (Lindorf, 1994). Este aumento de la presencia de vasos en series radiales y agrupados en climas estacionalmente secos puede ser interpretado como una estrategia para mejorar la conducción hidráulica durante los períodos de sequía. De la misma forma, en climas cálidos estacionalmente secos, las placas de perforación simples pueden ser una adaptación ventajosa para un transporte de agua más eficiente (Baas *et al.*, 2004). En lo que respecta a las punteaduras ornadas, además de su gran valor diagnóstico, son muy importantes con respecto a las tendencias ecológicas, debido a que son consistentes ante presiones negativas del xilema y los altos riesgos de cavitación (Baas y Wheeler, 2011); también han sido asociadas con la prevención de em-

bolismo (Carlquist, 1988, 2001; Lindorf, 1994) y, por consiguiente con las plantas que crecen en zonas áridas.

Otros elementos que suelen contribuir son: la presencia de parénquima paratraqueal, en especial aliforme y confluyente, los anillos de crecimiento y la tilosis. En los taxones estudiados, se observó parénquima asociado a los vasos; este tipo de parénquima paratraqueal no sólo facilita el intercambio de agua y azúcares con los vasos, sino que además contribuye a la prevención de embolias. En muchos casos se describió parénquima aliforme, el cual mejora la eficiencia en la conducción de agua aumentando el área de contacto entre el parénquima axial y radial. Asimismo, el parénquima confluyente hallado, crea una conexión perfecta entre el parénquima axial y radial en la que se encuentra incluido el sistema de vasos (Roth y Giménez, 1997). Todas estas tendencias fueron halladas en los leños fósiles afines a Fabaceae de la Formación Ituzaingó y son características de ambientes áridos o estacionalmente áridos (Carlquist, 1977, 1984; Lindorf, 1994; Moglia y Gimenez, 1998; Schweingruber *et al.*, 2008).

También se observaron algunos caracteres indicadores de estacionalidad (anillos de crecimientos distinguibles, porosidad semicircular, vasos múltiples, entre otros). Es probable que esta estacionalidad haya estado relacionada con la incidencia de estaciones secas y húmedas y/o con regímenes de inundación y sequía. Además, es importante tener en cuenta, que en muchas especies la estacionalidad no se manifiesta en los caracteres anatómicos del xilema o se ve mitigada debido a la presencia de otras adaptaciones xerofíticas (Lindorf, 1994).

Estos caracteres estructurales son similares a los hallados por Moglia y Giménez (1998) en la región Chaqueña Argentina. Por otro lado, Lindorf (1994) describe el comportamiento ecológico de los leños de bosques de Venezuela que se caracterizan por árboles tropicales y subtropicales, incluyendo los bosques con una estación seca de 7 a 10 meses, y bosques inundados por 8–9 meses al año. Estos sitios muestran elementos arbóreos con una fisionomía similar a la hallada en los fósiles estudiados que nos permite inferir que el clima durante el Plio-Pleistoceno en el litoral argentino pudo haber sido similar al estudiado por Lindorf (1994) y Moglia y Giménez (1998) y que las adaptaciones de los leños hayan respondido de la misma manera tanto en el pasado como en el presente.

Con respecto al Índice de Vulnerabilidad (IV), en los materiales estudiados se obtuvieron los siguientes resultados: *Menendoxylon vasallensis*=11,60; *Anadenantheroxylon villaurquicense*=7,14; *Prosopisoxylon americanum* sp. nov.=8,28;

Gleditsioxylon paramorphoides sp. nov.=7,14. Mientras más se aleja este índice del valor correspondiente a la unidad se observa una mayor orientación hacia condiciones que garanticen la eficiencia en la conductividad en sacrificio de la seguridad (Carlquist, 1977). Asimismo, los valores obtenidos en el Índice de Mesomorfía (IM) fueron: *Menendoxylon vasallensis*=2680; *Anadenantheroxylon villaurquicense*=1071; *Prosopisoxylon americanum* sp. nov.=2194; *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov.=1050. De acuerdo a Carlquist (1977), valores superiores a 200 indican especies mesofíticas. Sin embargo, a veces los valores de estos índices difieren de los esperados, por ejemplo cuando se encuentran leños mesomórficos en especies xéricas, puede ser debido a un efecto “mitigante” producido por otros caracteres anatómicos de la planta (Carlquist, 1977; Lindorf, 1994).

Con respecto a *Prosopisoxylon americanum* sp. nov. (Fabaceae, afín a *Prosopis*) que muestra uno de los valores más altos en el índice de vulnerabilidad y mesomorfía, se ha hallado que especies de *Prosopis* y *Acacia* de la región Chaqueña Argentina, géneros característicos de zonas áridas y semiáridas, presentan índices de vulnerabilidad relativamente altos. Una posible explicación podría ser la presencia de adaptaciones alternativas para sobrevivir en tiempos de estrés hídrico, como por ejemplo el desarrollo de raíces profundas (Lindorf, 1994; Moglia y Giménez, 1998; Brea *et al.*, 2010). Es decir, que algunas especies probablemente presentaron otros caracteres anatómicos que mitigaron los resultados de estos índices.

En un estudio detallado sobre los caracteres anatómicos de las especies arbóreas de la Región Chaqueña Argentina (Moglia y Giménez, 1998) encuentran que los rangos de vulnerabilidad varían entre 0,05 y 42. Los valores más altos se hallaron en las especies que habitan los lugares húmedos cercanos a los cursos de agua. Estos autores hallan que el índice funcionó muy bien con los valores extremos pero en los valores medios no se observó una gradación lógica.

Teniendo en cuenta lo expuesto anteriormente, se podría proponer que los caracteres anatómicos del xilema secundario junto a valores de vulnerabilidad y mesomorfía de los leños fósiles de Fabaceae de la Formación Ituzaingó estarían marcando un clima seco con algunas especies posiblemente adaptadas a ambientes húmedos, probablemente representantes de bosques cercanos a un curso de agua como podría ser el río Paleoparaná, es decir ribereños.

De acuerdo con la fitogeografía del pariente actual más cercano (“nearest living relative”, NLR), es posible distinguir elementos probablemente relacionados al Chaco, *Prosopisi-*

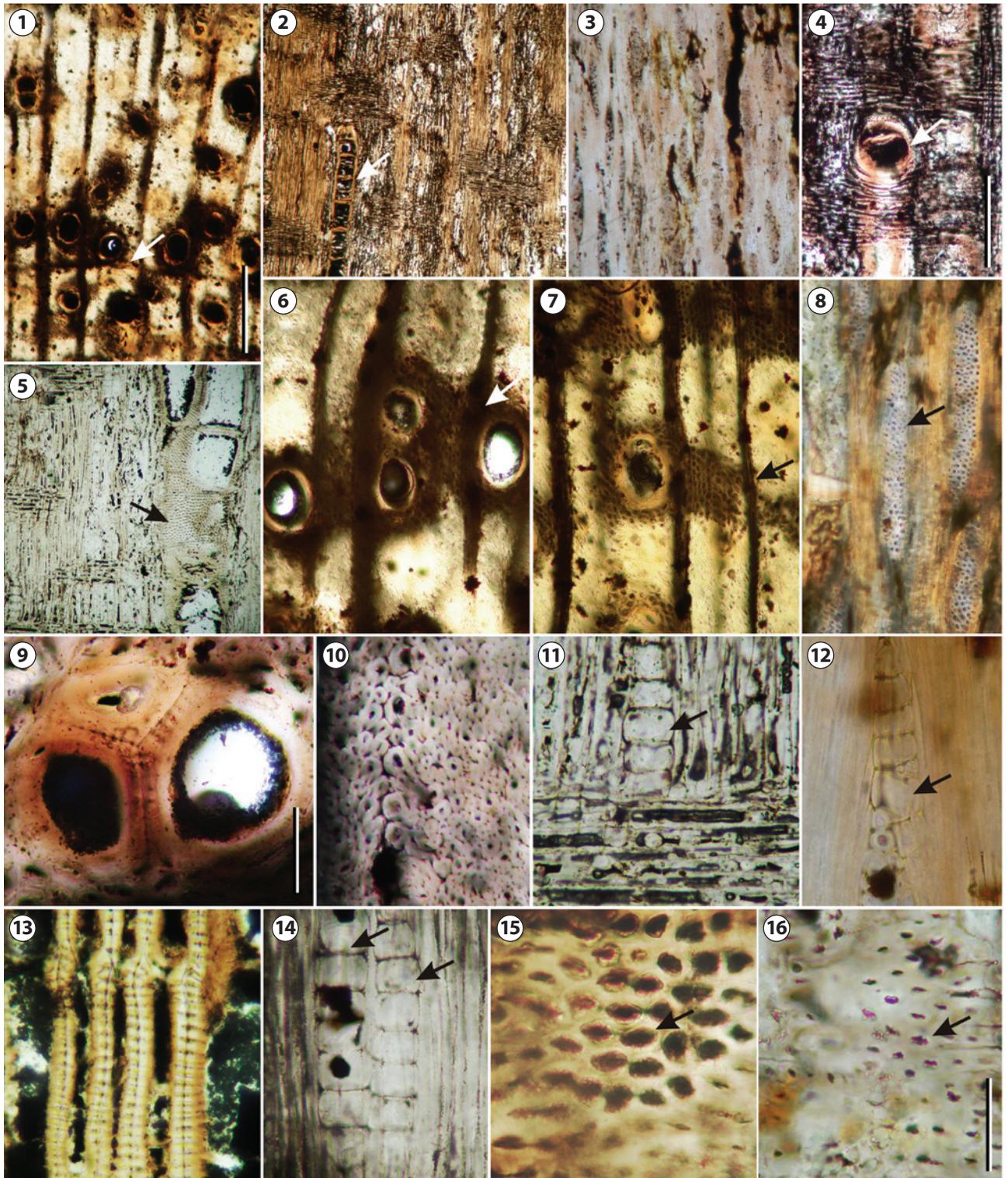


Figura 6.1–16. *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov., CIDPALBO 48. **1**, sección transversal, la flecha indica el anillo de crecimiento. **2**, sección longitudinal radial, la flecha indica un vaso. **3**, sección longitudinal tangencial. **4**, placa de perforación simple (flecha) en sección longitudinal radial. **5**, sección longitudinal radial mostrando elementos de vaso con punteaduras intervasculares alternas (flecha). **6–7**, sección transversal mostrando un vasos solitarios y en series radiales con parénquima vasicéntrico confluyente. **8**, radios (flecha) en sección longitudinal tangencial/ rays (arrow) in tangential section. **9**, vaso agrupado en sección transversal. **10**, detalle de las fibras en sección transversal. **11**, parénquima septado en sección radial (flecha). **12**, parénquima septado en sección longitudinal tangencial, la flecha indica un cristal romboidal. **13**, elementos de vaso en corte longitudinal radial. **14**, parénquima septado en sección longitudinal tangencial. **15**, punteaduras intervasculares ornadas y alternas. **16**, punteaduras radiovasculares. Escala gráfica: 1–3= 200 µm; 4–8= 100 µm; 9–14= 30 µm; 15–16= 10 µm.

noxydon americanum sp. nov. afín a *Prosopis* (Fabaceae), y a los Bosques Secos Estacionales Neotropicales, *Anadenanthero xydon villaurquicense* afín a *Anadenanthera*, *Menendoxylon vasallensis* afín a *Parapiptadenia* y *Gleditsioxylon paramorphoides* sp. nov. afín a *Gleditsia* (Fabaceae) (Fig. 1).

Los leños fósiles descritos en el presente trabajo estarían vinculados al Dominio de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (*Seasonally Dry Tropical Forests*, SDNF o Bosques Secos Estacionales Neotropicales, BSEN) (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2000), que actualmente se encuentran distribuidos en comunidades aisladas en el norte de Argentina, sudeste de Bolivia y en Brasil. Sin embargo, estas comunidades arbóreas estuvieron más extendidas al este y sur de su posición actual en el pasado geológico (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2000). Las fabáceas junto con las bignoniáceas son las familias dominantes en estos bosques (Pennington *et al.*, 2000).

La distribución actual de *Anadenanthera colubrina* es considerada una especie paradigmática de los BSEN. Esta especie presenta 3 núcleos de concentración: es uno de los árboles más comunes e incluso dominantes de la Caatinga (Brasil), se distribuye por la selva paranaense (sistema Paraná-Paraguay) y se encuentra en la Selva Pedemontana (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000) (Fig. 1.2). Este patrón de distribución se repite, además, en otras especies características de los BSEN (ver tabla 2 en Prado, 2000).

Además, el registro de leños y polen fósil afín a *Anadenanthera colubrina* (Caccavari y Anzótegui, 1987) y *Astronium urundeuva* (Franco, 2009) en la Formación Ituzaingó, indica la existencia de bosques semi-decíduos secos, debido a que estos dos taxones son considerados como indicadores confiables de este tipo de vegetación (Mayle, 2004).

El Dominio de los Bosques Tropicales Estacionales presenta estrechas relaciones con otras formaciones de Sudamérica como son: la Región Amazónica, el Chaco Occidental y las Yungas (Prado, 1995, 2000). Sin embargo, la composición florística del Chaco, es un poco diferente a la de los BSEN debido a que se caracteriza por un clima Subtropical-Templado (Prado y Gibbs, 1993; Pennington *et al.*, 2000).

Pennington *et al.* (2004) sustentan la hipótesis de que la radiación de las especies de los BSEN con alto grado de endemismo tuvo lugar entre el Mioceno tardío y Plioceno, y que este Dominio estuvo más extendido en el continente sudamericano en el pasado geológico (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2000).

Los materiales estudiados en el presente trabajo avalarían esta hipótesis. Además, existen datos paleobotánicos de otras

formaciones del Cenozoico de Entre Ríos que apoyarían la hipótesis de la existencia de estos bosques en el pasado en la región. En la Formación Paraná se han descrito leños fósiles y granos de polen con afinidad a los géneros *Astronium* y *Anadenanthera* (Anzótegui y Garralla, 1986; Brea *et al.*, 2001; Franco y Brea, 2008) y registros de impresiones foliares cuyas afinidades también han sido relacionadas con los Bosques Estacionalmente Secos (Anzótegui y Aceñolaza, 2008). Asimismo, para la Formación El Palmar se han estudiado leños fósiles afines a *Holocalyx* Micheli y *Amburana* Schwacke y Taub y se los ha relacionado con la presencia de estos bosques (Brea *et al.*, 2010).

Recientemente, Schrire *et al.* (2005) presentan una filogenia de la familia Fabaceae en un contexto biogeográfico y proponen la hipótesis sobre el origen y diversificación de las Fabaceae a lo largo del margen del mar Tethys durante el Cenozoico temprano. Esta hipótesis se basa en la premisa de que las legumbres se originaron en climas estacionalmente secos.

Estos autores proponen cuatro biomas globales para las Fabaceae: 1) bioma de bosques tropicales secos y matorrales, semiáridos, intolerantes al fuego, ricos en suculentas y pobres en gramíneas (*Succulent* o S); 2) bioma de bosques tropicales estacionalmente secos, bosques abierto y sabanas, tolerantes al fuego, pobres en suculentas y ricos en gramíneas (*Grass* o G); 3) bioma de bosques tropicales húmedos (*Rainforest* o R) y 4) bioma templado (*Temperate* o T).

Todos los taxa de Fabaceae pueden ser asignados al menos a uno de estos cuatro biomas sobre la base de tener un predominio de especies de distribución restringidas que ocurren allí. Muchas especies, además, son ambientalmente flexibles, por lo que se pueden hallar tanto en hábitats húmedos como secos. Las selvas en galerías o ribereñas pueden ser parte de un mosaico dentro de los bosques estacionalmente secos (Schrire *et al.*, 2005).

Cuando tenemos en cuenta los taxones afines a los materiales estudiados, encontramos representantes de los biomas S (*Prosopis* y *Gleditsia*) y R/G (*Anadenanthera* y *Piptadenia*). Existe una separación entre *Gleditsia* templadas del norte y la especie del Sur de Brasil y de Argentina, *Gleditsia amorphoides*. La afinidad de esta última especie es el bioma S, se distribuye en Misiones y Núcleo Pedemontano del Arco Pleistocénico (Schrire *et al.*, 2005) (Fig. 1.4).

CONCLUSIONES

Se describieron cuatro taxones asignados a la familia Fabaceae, de los cuales 2 son también nuevas especies. Estos materiales incrementan el conocimiento de la paleodiversidad de

esta familia en el Cenozoico de Argentina, además de brindar nueva información paleoflorística para la Formación Ituzaingó.

A partir del análisis de los caracteres anatómicos de xilema secundario de los leños estudiados, se observó una marcada tendencia de los taxones a exponer caracteres indicadores de xerofismo y estacionalidad, mostrando estrategias para optimizar y asegurar la conducción en contraposición a las especies de zonas húmedas en donde el xilema está preparado para conducir grandes volúmenes de agua en poco tiempo.

Teniendo en cuenta la distribución del pariente actual más cercano, los leños fósiles de la Formación Ituzaingó aquí descritos aportan nuevos elementos de análisis, en particular, con respecto a la vinculación de la flora con los BSEN y al Chaco. Es probable que durante el lapso de tiempo que abarca esta formación se hayan desarrollado un ambiente heterogéneo caracterizado por presentar elementos arbóreos vinculados al Chaco, a bosques húmedos o riparios y, en particular, a los BSEN.

La presencia de los fósiles estudiados en la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno) del extremo más austral de la Cuenca del Paraná, muestra una rica flora vinculada a los BSEN mucho más al sur de su distribución actual. Esto, junto a otras evidencias publicadas anteriormente (Anzótegui y Garralla, 1986; Brea *et al.*, 2001, 2010; Anzótegui y Aceñolaza, 2008; Franco y Brea, 2008; Franco, 2009), avalará la hipótesis de que BSEN tuvieron una extensión mayor en el continente sudamericano durante el Cenozoico Superior.

Cabe destacar que la familia Fabaceae se encuentra entre las mejores representadas en el registro fósil del Cenozoico de Argentina y en particular de la Formación Ituzaingó, tanto por la cantidad de fósiles asignados a la misma como por la cantidad de taxones diferentes identificados. Esto coincide con la importancia que tienen las Fabaceae en los ecosistemas neotropicales, además de ser una de las familias dominantes en los BSEN (Pennington *et al.*, 2000, 2004).

El análisis del pariente actual más cercano, no contradice las inferencias paleoclimáticas realizadas a partir de los caracteres del leño sino que las complementa, aportando nuevos datos para la reconstrucción paleoambiental.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a J. C. Poledri y P. Pérez Lindo por su colaboración en las tareas de campo. Hacemos extensivo nuestro agradecimiento a los revisores, R. Tadeu Bolzón y L.A.M. Martínez, y al editor, por sus comentarios y sugerencias sobre el trabajo. Los fondos para este trabajo fueron provistos por el proyecto PICT 2008 N°0176 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. M. J. Franco realizó el presente trabajo durante la Carrera de Doctorado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Córdoba.

BIBLIOGRAFÍA

- Anzótegui, L.M. y Garralla, S.S. 1986. Estudio Palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina). 1° Parte - Descripción Sistemática. *Facena* 6: 101–177.
- Anzótegui, L.M. y Aceñolaza, P.G. 2008. Macrofloristic assemblage of the Paraná Formation (Middle-Upper Miocene) in Entre Ríos (Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 248:159–170.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105–121.
- Avise, J.C. y Johns, G.C. 1999. Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 7358–7363.
- Baas, P. y Wheeler, E.A. 2011. Wood anatomy and climate change. Chapter 6. En: T. Hodkinson, M. Jones, S. Waldren y J. Parnell (Eds.). *Climate Change, Ecology and Systematics*. Systematic Association Special Volume Series.
- Baas, P., Ewers, F.W., Davis, S.D. y Wheeler, E.A. 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, p. 273–295.
- 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, p. 677–705.
- 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 p.
- 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), Actas, p. 7–17.
- Brea, M., Zucol, A.F. y Patterer, N. 2010. Fossil woods from late Pleistocene sediments from El Palmar Formation, Uruguay Basin, Eastern Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163: 35–51.
- 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, Actas* 1: 443–458.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of 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. Tracheid dimorphism: a new pathway in evolution of imperforate tracheary elements. *Aliso* 12: 103–118.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy*. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer–Verlag, Berlín, 436 p.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes–Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Edición del autor, Corrientes, 324 p.
- Castro, M. 1991. Ultrastructure of vestures on the vessel wall in some species of *Prosopis* (Leguminosae-Mimosoideae). *IAWA Bulletin* 12: 425–430.
- Castro, M. 1994. *Maderas argentinas de Prosopis. Atlas Anatómico*. República Argentina, Presidencia de la Nación, Secretaría General, 101 p.
- Chattaway, M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20–28.
- Chowdhury, F.N.I. y Ghosh, S.S. 1946. On the anatomy of *Cynometroxylon indicum* gen. and sp. nov. a fossil dicotyledoneous wood from Nailalung, Assam. *Proceedings of the National Institute of Sciences of India* 12: 435–447.
- Chowdhury, F.N.I., Ghosh, S.S. y Kazmi, M.H. 1960. *Pahudioxylon bankurensis* gen. and sp. nov. a fossil wood from the Miocene bed of Bankura District, West Bengal, India. *Proceedings of the Natural Institute of Sciences of India B* 26: 22–28.

- Collinson, M.E. 1986. Use of modern generic names for plants fossils. En: R.E. Spicer y B.A. Thomas (Eds.), *Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany*, The Systematic Association, Clarendon Press, Oxford, *Special Volume* 31: 91–104.
- Cozzo, D. 1950. Anatomía del leño secundario de las Leguminosas Papilionoideas Argentinas. Silvestres y cultivadas. *Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales y Museo Argentino Bernardino Rivadavia, Ciencias Botánicas* 1: 223–361.
- Cozzo, D. 1951. Anatomía del leño secundario de las leguminosas Mimosoideas y Cesalpinoideas Argentinas silvestres y cultivadas. *Instituto Nacional de Investigaciones de las Ciencias Naturales y Museo Argentino Bernardino Rivadavia, Ciencias Botánicas* 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.
- De Franceschi, D. y De Ploëg, G. 2003. Origine de l'ambre des faciès sparnaciens (Éocène inférieur) du Bassin de Paris: le bois de l'arbre producteur. *Geodiversitas* 25: 633–647.
- Dimitri, M.J. 1978. *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. Tomo I. Editorial ACME, Buenos Aires, 1161 p.
- Evans, J.A., Gasson, P.E. y Lewis, G.P. 2006. Wood anatomy of the Mimosoideae (Leguminosae). *IAWA Journal Supplement* 5, 117 p.
- Franco, M.J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587–604.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos. *Ameghiniana* 45: 699–718.
- Franco, M.J. y Brea, M. 2010. *Microlobiusylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae-Mimosoideae) from the Pliocene-Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología* 13: 103–114.
- Gregory, M. 1994. Bibliography of systematic wood anatomy of dicotyledons. *IAWA Journal, Supplement* 1: 1–265.
- Gregory, M., Poole, I. y Wheeler, E.A. 2009. Fossil dicot wood names: an annotated list with full bibliography. *IAWA Journal, Supplement* 6: 220 p.
- Gros, J.P. 1992. A synopsis of the fossil record of mimosoid legume wood. En: P.S. Herendeen y D.L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 4. The fossil record*, The Royal Botanic Gardens, Kew, p. 69–84.
- Herendeen, P.S. 1992. The fossil history of the leguminosae from the Eocene of southeastern North America. En: P.S. Herendeen y D.L. Dilcher (Eds.), *Advances in Legume Systematics. Part 4. The fossil record*, The Royal Botanic Gardens, Kew, p. 85–160.
- IAWA Committee. 1989. *IAWA list of microscopic features for hardwood identification*. E.A. Wheeler, P. Bass y P.E. Gasson (Eds.), 332 p.
- InsideWood. 2004—en adelante. Published on the Internet. <http://inside-wood.lib.ncsu.edu/search> [2011].
- Judd, W., Campbell, C., Kellogg, E. y Stevens, P. 1999. *Plant systematics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, 464 p.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547–557.
- 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.
- Lewis, G.; Schrire, B.; Mackinder, B. y Lock, M. (Eds.). 2005. *Legumes of the World*. Royal Botanic Gardens, Kew. 577 p.
- Lemoigne, Y. 1978. Flores Tertiares de la Haute Vallée de l'Omo (Ethiopie). *Palaeontographica Abteilung* 165: 80–157.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from 769 a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 361–376.
- Louvet, P. 1965. Sur une Légumineuse fossile nouvelle du Tinnherth (Algérie): *Afzelioxylon kiliani* n.gen., n. sp. *Comptes rendus. du 90^{me} Congrès National des Sociétés Savantes, Section Sciences Paris* 2: 317–332.
- Luckow, M., White, P.J. y Bruneau, A. 2000. Relationships among the basal genera of mimosoid legumes. En: Herendeen y Bruneau (Eds.), *Advances in Legume Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew, Part 9: 165–180.
- Lutz, A.I. 1979. Maderas de Angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena* 3: 39–63.
- Lutz, A.I. 1987. Estudio anatómico de maderas terciarias del valle de Santa María (Catamarca-Tucumán), Argentina. *Facena* 7: 125–144.
- 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.
- Manzanilla, V. y Bruneau, A. 2012. Phylogeny reconstruction in the Caesalpinieae grade (Leguminosae) based on duplicated copies of the sucrose synthase gene and plastid markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 65: 149–162.
- Martínez, L.A.C. 2010. *Prosopisoxylon anciborae* nov. gen. et sp. (Leguminosae, Mimosoideae) from Late Miocene Chiquimil Formation (Santa María Group), Catamarca, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 158: 262–271.
- Martínez, L.C.A. y Rodríguez-Brizuela, R. 2011. *Gleditioxylon riojana* nov. sp. en el Neógeno de Argentina: sus relaciones paleoambientales y biogeográficas. *Geobios* 44: 461–472.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19: 713–720.
- Metcalfe, C.R. y Chalk, L. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons* 2 Vol. Clarendon Press, Oxford, 724 p.
- Moglia, G. y Giménez, A.M. 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.
- 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.
- Nishida, M., Nishida, H. y Ohsawa, T. 1989. Comparison of the petrified woods from the Cretaceous and Tertiary of Antarctica and Patagonia. *Proceeding of the National Institute of Polar Research Symposium on Polar Biology* 2: 198–212.
- 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: 515–538.
- Pons, D. 1980. Les bois fossiles du Tertiaire supérieur de la région Toluviéjo. Corozal (Département de Sucre, Colombie). *Comptes Rendus du 105^{me} Congrès national des Sociétés savantes, Science* 1: 162–182.
- Póvoa de Mattos, P., Lopes Teixeira, L., Seitz, R.A., de Salis, S.M. y Botosso, P.C. 2003. *Anatomía de Madeiras do Pantanal Mato-Grossense (Características microscópicas)*. Embrapa Florestas, Colombo, 182 p.
- 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*. LIEY, Tucumán, p. 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.

- Pujana, R.P., Martínez, L.C.A. y Brea, M. 2011. El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, s.n. 13: 183–194.
- Richter, H.G. y Dallwitz, M.J. 2000 en adelante. Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification and information retrieval. www: <http://biodiversity.uno.edu/delta/> (2007–2011).
- Roth, I y Giménez, B. 1997. *Argentine Chaco Forest. Dendrology, tree structure, and economic use. 1- The Semid-arid Chaco*. Encyclopedia of Plant Anatomy, Gerbruder Borntraeger, Berlín Stuttgart, 180 p.
- Roth, I, y Gimenez, A.M. 2006. *Argentine Chaco Forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 2. The Humid Chaco*. Enciclopedia of Plant Anatomy, Berlín. 204 p.
- 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. 1890. Abteilung: Paläophytologie II. En: K.A. von Zittel, W.P. Schimper y W. Schenk (Eds.), *Handbuch der Paläontologie*. R. Oldenbourg, Munich, Leipzig, 152p.
- Schoch, W., Heller, I., Schweingruber, F.H. y Kienast, F. 2004. Wood anatomy of central European Species. Online version: www.woodanatomy.ch. [2011]
- Schrire, B.D., Lavin, M. y Lewis, G.P. 2005. Global distribution patterns of the Leguminosae: insights from recent phylogenies. En: I. Friis y H. Balslev (Eds.), *Plant diversity and complexity patterns: local, regional and global dimensions*. *Biologiske Skrifter* 55: 375–422.
- Schweingruber, F.H., Börner, A. y Schulze, E.D. 2008. *Atlas of woody plant stems. Evolution, structure and environmental modifications*. Springer, Germany, 229 p.
- Schweingruber, F.H., Börner, A. y Schulze, E.D. 2011. *Atlas of Stem Anatomy in Herbs, Shrubs and Trees. Volume 1*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 495 p.
- Simpson, M.G. 2006. *Plant Systematics*. Elsevier Academic Press, Londres, 590 p.
- Stevens, P.F. 2001 en adelante. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Suguio, K. y Mussa, D. 1978. Madeiras fósseis dos aluviões antigos do Rio Tietê, São Paulo. *Boletim IG USP* 9: 25–45.
- Tortorelli, L.A. 1956. *Maderas y bosques Argentinos*. Ed. ACME, S.A.C.I. Buenos Aires, 910 p.
- Watson, L., y Dallwitz, M.J. 1992 en adelante. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. 2011. <http://delta-intkey.com>.
- Wheeler, E.A. y Baas, P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin* 12: 275–332.
- Wheeler, E.A. y 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, p. 207–223.
- Wheeler, E.A. y Bass, P. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19: 487–498
- Zuloaga, F.O., Morrone, O. 1999. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 60: 1–332.

doi: 10.5710/AMGH.6.01.2013.599

Recibido: 23 de julio de 2012

Aceptado: 6 de enero de 2013