

# Análisis paleoecológico preliminar de la flora de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina

Ramos, R. Soledad<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup> Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción (CICYTTP-CONICET). Dr. Materi y España SN (E3105BWA), Diamante, Entre Ríos.

<sup>2</sup> FONCYT- Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica. E-mail: laresole@hotmail.com

► **Resumen** — Se analizaron las características del xilema secundario y de los anillos de crecimiento de 18 leños fósiles del Pleistoceno Tardío correspondientes a la Formación El Palmar, en el área más meridional de la cuenca del Río Uruguay (Entre Ríos, Argentina). Según dataciones por termoluminiscencia, dicha Formación fue depositada en el Último Interglacial (IE5) durante las condiciones climáticas más cálidas y húmedas de dicho intervalo. Se determinaron los Índices de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfía (M), y se correlacionaron, cuando fue posible, la estructura anatómica y las condiciones ambientales. Se observó un comportamiento mesomórfico por parte de las muestras, con alta vulnerabilidad a procesos de apoplejía u obstrucciones de vasos. El 100% de los especímenes fósiles mostraron un V superior a 1 (21%  $V = \geq 10$  y 79%  $V = \leq 10$ ), baja densidad de vasos y valores de M superiores a 200. En cuanto a la presencia de anillos de crecimiento, 7 especies fósiles presentaron anillos demarcados por parénquima axial marginal o terminal y 3, *Laurinoxylon artabeae* Brea, *Schinopsisylon heckii* sensu Brea *et al.* y *Menendoxylon areniensis* Lutz, demarcados por engrosamiento y compresión de fibras. El presente análisis preliminar sugiere que la flora para este lapso de tiempo geológico estuvo expuesta a un ambiente con abundante humedad, donde la eficiencia de la conductividad hídrica por parte de las plantas fue la condición predominante. Profundizar en el estudio de los elementos que constituyen: los anillos de crecimiento, la influencia de los factores intrínsecos y la respuesta de los mismos al ambiente, permitirán una mejor comprensión de los ecosistemas pleistocénicos de la Cuenca del Uruguay.

**Palabras claves:** Leños fósiles, xilología, ecoanatomía, Vulnerabilidad, Mesomorfía, Pleistoceno, Entre Ríos.

► **Abstract** — “Preliminary paleoecological analysis from the flora of El Palmar Formation (Late Pleistocene), Entre Rios, Argentina”. The characteristics of the secondary xylem and growth rings of 18 fossil woods were analyzed. The fossil specimens come from El Palmar Formation (Late Pleistocene) in the southernmost of the Uruguay Basin (Entre Rios, Argentina). According to thermoluminescence dating, this formation was deposited in the Last Interglacial (IE5), considered to have been the warmest and wet interval of the late Pleistocene. The Vulnerability (V) and Mesomorphy Indexes (M) were calculated, when it was possible, the anatomical structure was correlated to the environmental conditions. The fossil woods have a Mesomorphic behavior was observed from samples with high vulnerability to processes of obstructions or apoplexy of vessels. All the fossil specimens showed a value of V superior to 1 (21%  $V = \geq 10$  y 79%  $V = \leq 10$ ), low density of vessels per mm<sup>2</sup> and M values above 200. Regarding the presence of the growth rings, 7 fossil species showed growth ring demarcated by axial parenchyma marginal or terminal and only 3, *Laurinoxylon artabeae* Brea, *Schinopsisylon heckii* sensu Brea *et al.* and *Menendoxylon areniensis* Lutz, demarcated by thickening and compression of fibers. This preliminary analysis suggests that the flora of this geological period was exposed to a high humidity environment, where the efficiency of water conductivity by plants was the prevailing condition throughout. Deepening the study of the growth ring characteristics, the influence of intrinsic factors and the response of the environment will allow us a better understanding of the Pleistocene ecosystems of the Uruguay Basin.

**Keywords:** Fossil woods, xylology, ecoanatomy, Vulnerability, Mesomorphy, Pleistocene, Entre Ríos.

## INTRODUCCIÓN

La Formación El Palmar cuenta con una vasta lista de especie fósiles correspondientes a las familias Lauraceae, Combretaceae, Myrtaceae, Fabaceae, Anacardiaceae, Arecaceae (Lutz, 1979; Brea, 1998, 1999; Brea y Zucol, 2001, 2011; Brea *et al.*, 2001, 2010; Zucol *et al.*, 2005; Ramos y Brea, 2011; Ramos *et al.*, 2012a, b), Apocynaceae y Podocarpaceae (Ramos, obs. pers.).

Si bien de todos los órganos de las plantas, la hoja es el más flexible en responder a las condiciones del medio ambiente (Levit, 1980; Cañizares *et al.*, 2005), existen numerosos trabajos que analizan y destacan la respuesta del xilema secundario a los efectos del estrés por condiciones ambientales o heterogeneidad de los factores ecológicos (Carlquist, 1977; Pérez, 1989; Moglia y López, 2001; León, 2005; Parra, 2009; Brea *et al.*, 2005, 2010).

Los caracteres anatómicos de una especie dependen de su genotipo y del ambiente donde se desarrollan (Rana *et al.*, 2008). En base a dicha premisa se supone que existe una relación directa entre las especies que crecen en una misma comunidad vegetal. Los principales tipos de variación que ocurren en los elementos anatómicos de la madera se dan cuando hay cambios relacionados con la disponibilidad de agua, la latitud, la altitud y las características del suelo, en este sentido la eco-anatomía aborda las respuestas anatómicas a diferentes ambientes con la finalidad de encontrar relaciones que pueden ser consideradas estrategias adaptativas (León y Espinoza de Pernía, 2001; Tapia y Pulido, 2009).

El tejido de conducción (xilema) debe garantizar el movimiento de agua y sales minerales disponibles en el suelo para transportarlo a los sitios requeridos por la planta. En algunos casos, el transporte de líquidos se realiza a través de estructuras celulares cuyas características aseguran su eficiencia, mientras que en otros casos dichas estructuras se orientan más hacia la seguridad de este proceso.

Para conocer cómo varían los rasgos de la madera ante cambios en las condiciones del sitio se pueden utilizar diferentes técnicas. En el presente trabajo a través de los índices de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfia (M) propuestos por Carlquist (1977), se realizó un análisis eco-anatómico a 18 taxones fósiles seleccionados entre el material colectado en las localidades fosilíferas de Punta Viracho, Parque Nacional El Palmar, Concordia, Colonia Ayuú y Santa Ana halladas en el área de distribución de la Formación El Palmar en la Provincia de Entre Ríos (figura 1). En efecto, tales índices determinan las relaciones entre los elementos de conducción hídrica y el medio donde crece la planta. Este análisis pretende por comparación con los parientes actuales más cercanos extrapolar a los sistemas paleoflorísticos, en el área de estudio para inferir las condiciones ambientales (Marconetto, 2009; Brea *et al.*, 2010).

Partiendo del estudio anatómico del xilema y de las características sedimentológicas, se analizaron e interpretaron los ambientes y las paleocomunidades del Pleistoceno Tardío para el sector noreste de la Argentina. Además, se destaca la importancia de estos microfósiles en la reconstrucción de los ecosistemas Cenozoicos de América del Sur.

Dataciones por termoluminiscencia indican edades entre 80 y 88 ka AP en la parte superior aflorante de la Formación El Palmar lo que la ubica en el Cuaternario Superior, siendo el único registro de condiciones interglaciares (E1 5a) para Argentina (Iriondo y Kröhling, 2008).

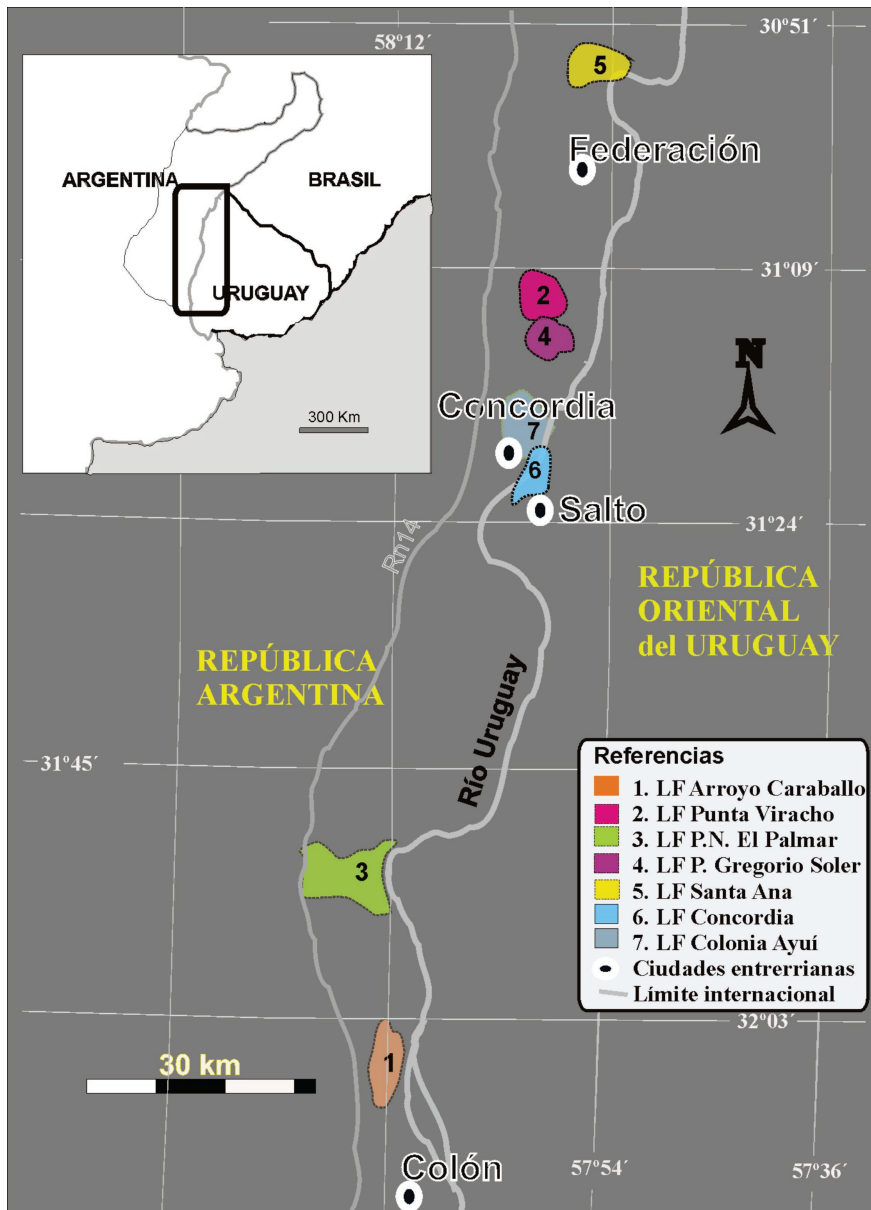
## MARCO GEOLÓGICO Y ÁREA DE ESTUDIO

La Formación El Palmar fue definida por Iriondo (1980), es una estrecha faja de acumulación fluvial vinculada al río Uruguay, está representada por una llanura aluvial abandonada, compuesta por depósitos de canal de alta energía y sedimentos asociados de inundación y constituye la terraza alta del afluente a lo largo de c. 1000 km, desde Chapecó en Brasil (27°S) hasta Concepción

del Uruguay en la frontera Argentina-Uruguay ( $32^{\circ}30'S$ ). La terraza es discontinua en la alta cuenca del río Uruguay, pero alcanza buen desarrollo y continuidad en la cuenca media, que abarca el Este de Entre Ríos en Argentina y el Oeste de la República Oriental del Uruguay (Iriondo y Kröhling, 2008; Kröhling, 2009). En este último territorio,

dicha unidad se conoce como Formación Salto (Bossi, 1969; Veroslavsky y Montaña, 2004).

La Formación El Palmar en su área tipo está constituida por arenas cuarzosas amarillentas a rojizas con un espesor aflorante que varía entre 3 y 12 m; contiene estratos lenticulares de cantos rodados y gravas de compo-



**Figura 1.** Ubicación geográfica del área de distribución de la Formación El Palmar y las Localidades Fosilíferas (LF) en la Provincia de Entre Ríos.

ción principalmente silíceo, de decenas de metros de largo. Las lentes formadas por cantos rodados, resultando más resistentes a la erosión, forman los sectores remanentes de la terraza en áreas muy disectadas, recibiendo el nombre local de «cerros». En muchos lugares, el sedimento contiene proporciones significativas de fracciones finas (limo-arcilla) y cemento férrico que le otorga un color general ocre-rojizo a la unidad. La formación está poco consolidada y con variable grado de cementación ante diferente grado de humedad presente en el sedimento (figura 2). La unidad se apoya con una discordancia erosiva sobre los basaltos cretácicos de la Formación Serra Geral o sobre las areniscas cretácicas de la Formación Puerto Yerúa. La Formación El Palmar está cubierta localmente por sedimentos eólicos del Holoceno tardío y/o por un depósito residual moderno. Las primeras dataciones de esta unidad sugieren un ambiente expuesto a uno de los interstadiales cálidos a nivel global del Cuaternario Superior (Kröhling, 2009).

#### MATERIALES Y MÉTODO

Los leños fósiles estudiados están permineralizados por sílice, son de origen paraautóctono y alóctono. Los especímenes forman parte de numerosas colecciones paleontológicas (ver abajo). Se consultaron atlas de ana-

tomía de maderas, descripciones anatómicas y recopilaciones bibliográficas (Chattaway, 1932; Kribs, 1935; Gregory, 1994; Carlquist, 2001; InsideWood, 2004; Gregory *et al.*, 2009; Pujana *et al.*, 2011).

Los datos numéricos de las especies fósiles analizadas fueron tomados de trabajos previos Lutz, 1979; Brea, 1998, 1999; Brea y Zucol, 2001, 2011; Brea *et al.*, 2001, 2010; Zucol *et al.*, 2005) y de datos recientes, que corresponden a resultados preliminares de la tesis doctoral de la autora. En la tabla 1 se detalla la cantidad de ejemplares, el valor promedio de la densidad, diámetro tangencial y longitud de los vasos de cada taxón.

Los Índices de Vulnerabilidad (V) y de Mesomorfía (M) se calcularon con las fórmulas desarrolladas por Carlquist (1977). El Índice de V se utiliza como un indicador de la conductividad hídrica. Valores inferiores a la unidad indica una mayor capacidad para soportar el estrés de agua o congelación. Valores superiores a 200 en M denotan estructura de madera mesomórfica (Carlquist, 1977, 2001). Cuanto más alto sea el valor del diámetro de vasos menor será su densidad por mm<sup>2</sup> y más grande será el valor de V, es decir menos resistentes a la embolia (esto es eficiencia en la conducción).

Si la densidad de los vasos es muy alta el índice de V es pequeño por lo que la es-



**Figura 2.** 1. Leño fósil hallado en la parte más basal de la Formación El Palmar donde suprayacen los basaltos de la Formación Serra Geral en la Localidad Fosilífera El Boyero (Concordia, Entre Ríos); 2. Detalle de los estratos de cantos rodados típicos de la Formación El Palmar en Localidad Fosilífera Santa Ana; 3. Afloramientos en canteras abandonadas de la Formación El Palmar en la Localidad Fosilífera Parque Nacional El Palmar.



pecie será mas resistente a la embolia, se dice que la especie asegura la conductividad de sustancias por el sistema de conducción (seguridad de la conducción).

Para el desarrollo del análisis se tuvieron en cuenta los siguientes datos cualitativos y cuantitativos: diámetro tangencial de los vasos, número de vasos por mm<sup>2</sup>, longitud de elemento de vaso y la porosidad. Los anillos de crecimiento fueron también analizados para las interpretaciones paleoecológicas (Carlquist y Hoekman, 1985; Wheeler y Baas, 1991, 1993; Lindorft, 1994; Woodcock, 1994; Moglia y Giménez, 1998; Parra, 2009).

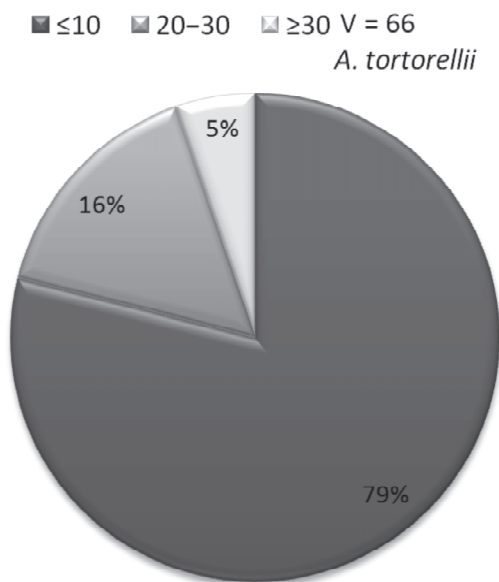
*Abreviaturas utilizadas.*— V, Índices de Vulnerabilidad; M, Índice de Mesomorfía; CIDPALBO, Colección Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Produc-

ción, Diamante, Argentina; PB-CTES, Colección Paleobotánica, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; LPPB, Colección Paleobotánica, Museo de La Plata, La Plata, Argentina; BA Pb, Colección Paleobotánica, Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia».

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las especies fósiles analizadas son las siguientes: *Laurinoxylon mucilaginosum* (Brea) Dupéron-Laudoueneix y Dupéron 2005 (LPPB 12414), *Beilschmiedioxylon parataubertiana* Ramos et al. 2012 (CIDPALBO 9) (figura 5. 13), *Laurinoxylon artabaeae* (Brea) Dupéron-Laudoueneix y Dupéron 2005 (LPPB 12411), *Schinopsixylon heckii* Lutz 1979 *sensu* Lutz (LPPB 12418), *Schinopsixylon heckii* Lutz *sensu* Brea et al. 2010 (CIDPALBO 12) (figura 5. 9), *Schinopsixylon* sp. Zucol et al. 2005 (CIDPALBO 2), *Eugenia* sp. Brea et al. 2001 (BA Pb 1220), *Terminalioxylon lajaum* Ramos et al. 2012 (CIDPALBO 10) (figura 5. 10), *Terminalioxylon concordiensis* Brea y Zucol 2001 (LPPB 12413), *Menendoxylon areniensis* Lutz 1979 (PB-CTES 4824, CIDPALBO 1), *Menendoxylon mesopotamiensis* Lutz 1979 (PB-CTES 4829, CIDPALBO 6 y 7), *Menendoxylon piptadiensis* Lutz 1987, Brea 1999 (LPPB 12412), *Piptadenioxylon chimeloi* Suguio y Mussa 1978 en Ramos et al. 2012 (CIDPALBO 8) (figura 5. 11, 12), *Prosopisinoxylon castroae* Brea et al. 2010 (CIDPALBO 17 y 20) (figura 5. 14, 15), *Mimosoxylon caccavariae* Brea et al. 2010 (CIDPALBO 15) (figura 5. 2, 3, 5), *Amburanoxylon tortorellii* Brea et al. 2010 (CIDPALBO 13) (figura 5. 4, 6), *Holocalyxylon cozzoi* Brea et al. 2010 (CIDPALBO 16 y 18) (figura 5. 7, 8) y *Peltophoroxyton* sp. Ramos y Brea 2012 (CIDPALBO 111 y 148) (figura 5. 1).

Los valores de los índices de V y M, presentados en la tabla 1 y figura 4, indican que las especies fósiles registradas en la Formación El Palmar representan a leños con comportamiento mesomórfico y vulnerables



**Figura 3.** Representación porcentual de los valores de V, el 79% de los taxones estudiados presentaron V menores a 10, ello sugiere eficiencia en la conducción con una pequeña tendencia a la seguridad de la misma, el 16% expresaron valores entre 20 – 30 y *A. tortorellii* con V igual a 66 esto último indica una marcada tendencia hacia la eficiencia de la conducción hídrica.

a las apoplejías u obstrucciones en sus vasos.

Al realizar un corte en los valores más representativos del índice de V se categorizaron y ordenaron los taxones (figura 3) en: con valores  $V = <10$  se obtuvieron 15 taxones, 2 Lauraceae, 4 Anacardiaceae, 1 Myrta-

ceae, 1 Combretaceae y 7 Fabaceae; valores de V entre 20–30 se obtuvieron 3 taxones, 1 Lauraceae, 1 Combretaceae y 1 Fabaceae; y 1 Fabaceae (*Amburanoxylon tortorellii*) con valor de  $V = 66$ . Estos resultados sugieren un amplio rango de variación en cuanto a la

**Tabla 1.** Valores cuantitativos de los caracteres anatómicos de los taxones analizadas, N° de ejemplares por taxón, lugar de colección del material, parámetros de vasos, valores de V y M. Referencias: Anillos de crecimiento, I: indistinguibles; A: ausentes; D(f): demarcados por fibras; D(p): demarcados por parénquima; ?: sin datos (Datos tomados de Lutz, 1979, 1987; Brea, 1998; Brea y Zucol, 2001; Brea *et al.*, 2010; Ramos *et al.*, 2012).

Especie Fósil	Numero de ejemplares	Lugar de Colección	Anillos de Crecimiento	Disposición	Vasos			V	M
					Diámetro tangencial (µm)	Densidad (vasos x mm <sup>2</sup> )	Elemento de vasos (µm)		
<i>Laurinoxylon mucilaginosum</i>	1	Punta Viracho - Concordia	A	Difusa	235	11	460	21	9827
<i>Beilschmiedioxylon parataubertiana</i> .	1	P. N. El Palmar	A	Difusa	126	14	346	9	3114
<i>Laurinoxylon artabaeae</i>	1	Colón	D(f)	Difusa	135	16	225	8	1898
<i>Schinopsixylon heckii</i> sensu Brea <i>et al.</i> , 2010	1	Santa Ana	D(f)	Difusa	65	17	216	4	826
<i>Schinopsixylon heckii</i> sensu Lutz, 1979	1	Concordia	D	Difusa	104	15	240	7	1664
<i>Schinopsixylon</i> sp.	1	P. N. El Palmar	D	Difusa	58	17	331	3,4	1129
<i>Eugenia</i> sp.	1	P. N. El Palmar	A	Difusa	35	32	900	1,09	984
<i>Terminalioxylon lajaum</i>	1	P. N. El Palmar	A	Difusa	80	14	313	6	1789
<i>Terminalioxylon concordiensis</i>	1	Punta Viracho - Concordia	D(p)	Difusa	181	9	346	20	6920
<i>Menendoxylon arenensis</i>	2	P. N. El Palmar	D(f)	Difusa	99	20	112	4,95	554,4
<i>Menendoxylon mesopotamiensis</i>	3	P. N. El Palmar	D	Difusa	145	19	211	7,63	1610
<i>Menendoxylon piptadiensis</i>	1	Punta Viracho - Concordia	A	Difusa, sectores detriticos	115	15	276	8	2116
<i>Mimosoxylon caccavariae</i>	1	Santa Ana	I a D(f)	Difusa, sectores detriticos	101	19	278	5	1478
<i>Piptadenioxylon chimeloi</i>	1	P. N. El Palmar	A	Difusa	77	21	496	4	1819
<i>Prosopisinoxylon castroae</i>	2	Santa Ana	D(p)	Semicircular a difuso	187	8	255	23	5961
<i>Amburanoxylon tortorellii</i>	1	Santa Ana	A	Difusa	198	3	471	66	31086
<i>Holocalyxylon cozzoi</i>	2	Santa Ana	I a D(p)	Difusa	65	11	235	6	1387
<i>Peltophoroxylon</i> sp.	2	Colonia Ayuí	D(p)	Difusa a semicircular	128	15	181	9	1545

vulnerabilidad, pero además una marcada tendencia hacia valores relativamente cercanos a la unidad (79%).

En cuanto los índices de  $M$  (figura 4), los valores extremos son representados por las especies *M. areniensis* con  $M = 554$  y *A. tortorellii* con  $M = 31086$ , dichos valores están directamente relacionados con la variable longitud de los elementos de vasos. Pérez (1989), Lindorf (1994), Laskowski (2000), Barros *et al.* (2006) y Carlquist y Hoekman (1985) hallaron que existe una correlación negativa entre el largo de los elementos de vasos y la disponibilidad de humedad debido a que una disminuye en función de la otra. En contraste León (2005) sostiene que esta característica no sólo se manifiesta en respuesta a las condiciones ambientales sino también en respuesta a aspectos genéticos y evolutivos propios de la especie. Asimismo, señala que los elementos de vasos afecta a los valores  $M$ , ya que la misma está incluida en su cálculo (León, 2005).

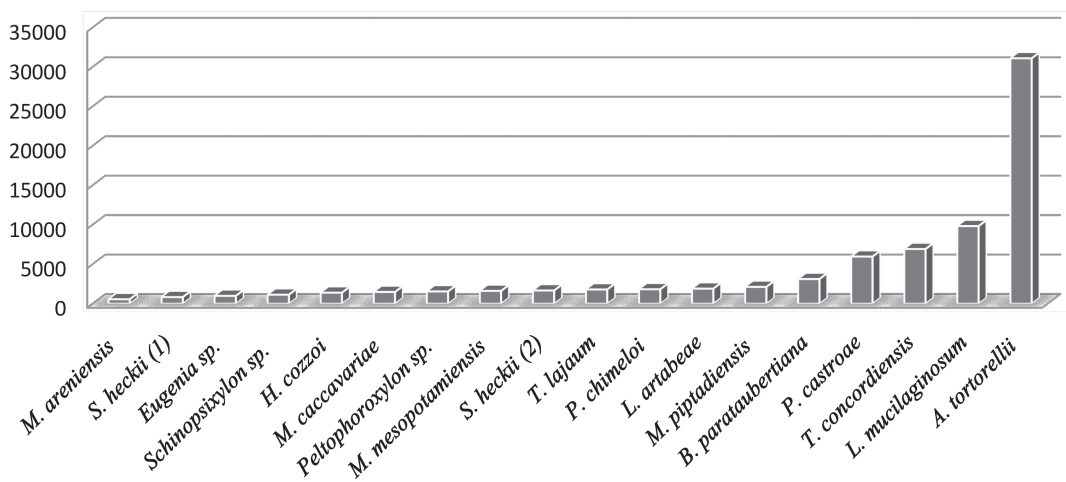
Respecto a esto último, se cree importante enfatizar y reconocer tanto a  $V$  y a  $M$  como indicadores de la relación entre los elementos conductores de la planta y el medio, del mismo modo destacar el aporte y la crítica señalados por León (2005). Ambas

posturas son válidas e importantes de indagar para llegar a una mejor comprensión en este aspecto.

El diámetro tangencial promedio de los vasos es la variable que garantiza la eficiencia, o no, de la conducción del agua en la planta, ambas variables (diámetro y eficiencia) siguen una relación lineal, esto es, al aumentar el diámetro de vasos (como es el caso de *A. tortorellii*) aumenta la eficiencia en la conducción hidráulica, al mismo tiempo que disminuye la seguridad de transporte.

Los vasos con diámetro pequeño como es el caso de *Eugenia sp.* y *M. areniensis* o *S. heckii* sensu Brea *et al.* tienden a hallarse en mayor densidad, de esta manera disminuyen los efectos de embolismo y aseguran la distribución de los nutrientes. Esta última, representa una de las numerosas estrategias que desarrollan las especies arbóreas para una buena distribución del agua en su sistema.

El diámetro de vasos, en la mayoría de los leños analizados, indican una orientación hacia la eficiencia de la conducción, sugiriendo en este caso ambientes tropicales húmedos durante el depósito de la Formación El Palmar, coincidiendo con las características señaladas por Iriondo y Kröhling (2008) para dicho período.



**Figura 4.** Valores mesomórficos por taxón. Se destaca a integrantes de Fabaceae, Lauraceae y Combretaceae con alta mesomorfía y Fabaceae-Mimosoideae, Anacardiaceae y Myrtaceae como menos tendentes a esta condición. (1) sensu Brea *et al.*, 2010; (2) sensu Lutz, 1979.



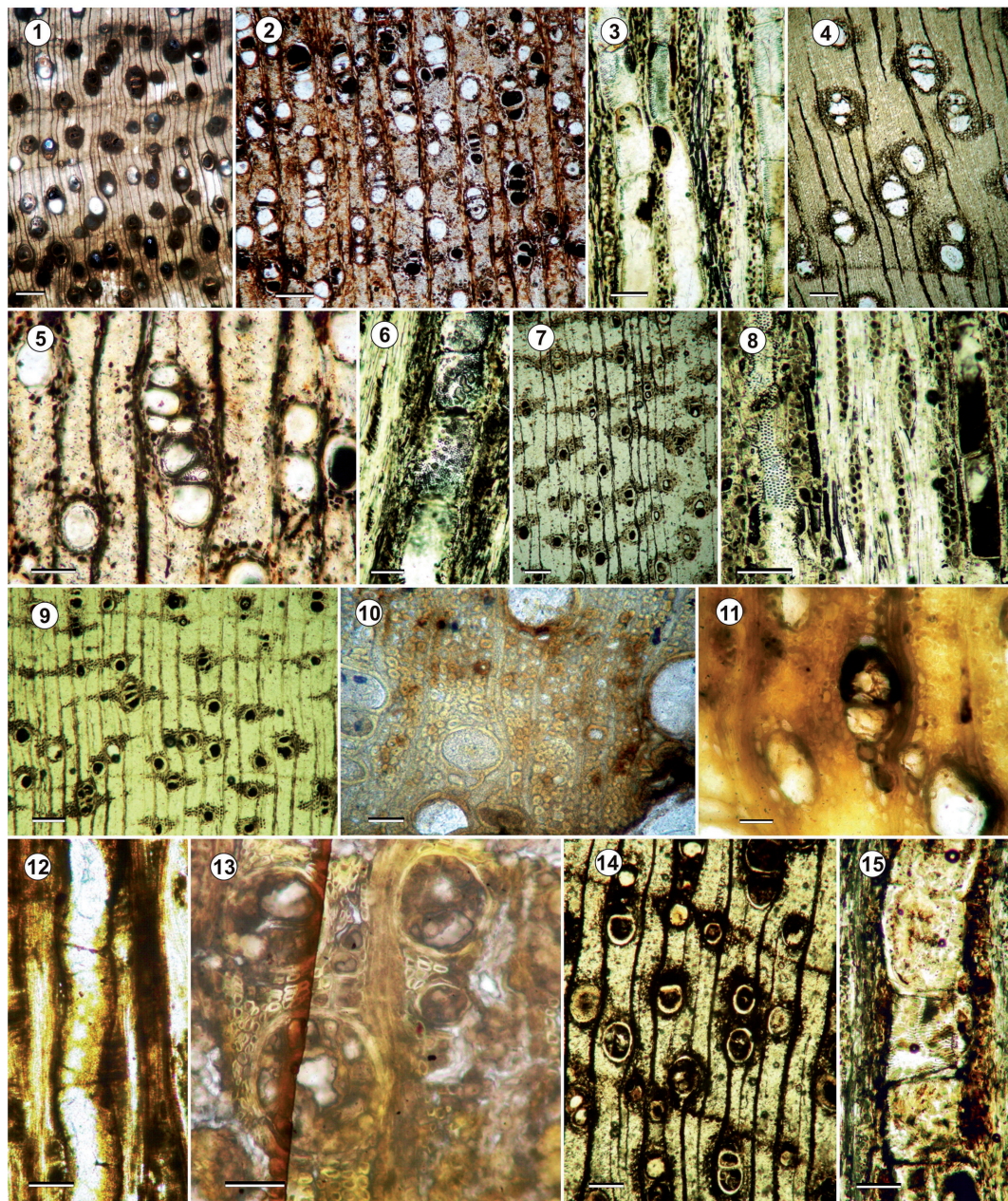


Figura 5. Corte transversal 1. *Peltaphoroxylon* sp.; 2. *Mimosoxylon caccavariae*; 4. *Amburanoxylon tortorellii*; 5. Detalle de vasos en series múltiple de *M. caccavariae*; 7. *Holocalyxylon cozzoi*; 9. *Schinopsixylon heckii*; 10. *Terminalioxylon lajaum* Ramos *et al.*; 11. *Piptadenioxylon chimeloi*; 13. *Beilschmiedioxylon parataubertiana* Ramos *et al.*; 14. *Prosopisnoxylon castroae*.

Corte Longitudinal Tangencial, detalles de elemento de vasos de: 3. *M. caccavariae*; 6. *A. tortorellii*; 8. *H. cozzoi*; 12. *P. chimeloi*; 15. *P. castroae*.

Escala grafica: 1, 2, 4, 5, 7, 9, 14 = 200 µm; 2, 3, 6, 8, 11, 13, 15 = 100 µm; 10 = 20 µm.

A similares conclusiones llegaron varios autores como Pérez (1989), Moglia y López (2001) y Parra (2009) al relacionar las características de los elementos de conducción de leños de especies actuales junto con las condiciones ambientales y climáticas en las cuales habitan.

León (2005) encontró que las especies de bosques secos presentan estructuras anatómicas que se corresponderían a selvas tropicales nubladas, pues el 88,2% poseen vasos medianos a grandes orientados hacia la eficiencia de la conducción; estos resultados no comparten la lógica encontrada por Lindorf (1994) en donde el 94,7% de las especies estudiadas están compuestas por vasos pequeños a muy pequeños en bosques tropicales secos a muy secos.

En cuanto a la presencia de anillos de crecimientos, 7 especies fósiles presentaron anillos demarcados por parénquima axial marginal o terminal y tres, *L. artabeae*, *S. heckii* y *M. areniensis*, demarcados por engrosamiento y compresión de fibras (Tabla 1).

Los anillos de crecimiento poseen caracteres anatómicos con sensibilidad climática, por tal motivo son indicadores paleoclimáticos-ecológicos. La presencia o ausencia de anillos de crecimiento anuales indicarían climas estacionales o no estacionales respectivamente (Creber y Chaloner, 1984a; Francis *et al.*, 1994; Brea *et al.*, 2005; Marco-netto, 2009).

Los anillos de crecimientos demarcados por fibras fueron observados en taxones fósiles afines a especies actuales habitadas a ambientes tropicales estacionales como es el caso de *Schinopsis* Engl. y representantes de la subfamilia Mimosoideae. Brea *et al.* (2010) sugiere que la presencia de *Mimosoxylon caccavariae*, *Prosopisoxylon castroae* y *Schinopsisoxylon heckii* evidenciarían condiciones ambientales heterogéneas con bosques cálidos semiáridos a húmedos para fines del Cenozoico. No obstante, esta misma heterogeneidad de estructuras anatómicas, mesomórficas y unas pocas con tendencia a xeromórficas, merece un profundo estudio y análisis a fin de obtener explicaciones que refuercen o refuten tales premisas.

Un número importante de taxones (7) presentaron anillos de crecimiento demarcado por parénquima axial, los mismos se corresponden con especies que actualmente se distribuyen en ambientes tropicales cálidos y húmedos como es el caso de *Peltophorum* (Vogel) Benth. y *Terminalia* L.

Según Schweingruber (1988) la variabilidad de las características de los anillos de crecimiento es el producto combinado de la influencia del clima, las condiciones del sitio y el genotipo. Sin embargo, gran parte de la variabilidad de estas estructuras se debe a oscilaciones climáticas y es por ello que, a partir de su análisis, se pueden realizar reconstrucciones del paleoambiente. La presencia de anillos de crecimiento en los leños fósiles de la Fm. El Palmar podría ser una respuesta genotípica o endógena de las plantas y no ser el producto de la influencia del clima. Esta postura estaría apoyada por los estudios realizados por León (2005) en una vegetación actual con características mesomórficas desarrollada en ambientes con alto déficit hídrico en un bosque seco tropical de Venezuela.

Las características que exponen los taxones analizados —que corresponden al único registro de poblaciones arbóreas para la Formación El Palmar— respaldan y refuerzan las conclusiones del análisis estratigráfico realizado por Kröhling (2009) sugiriendo condiciones climáticas más cálidas, húmedas y con una estacionalidad poco marcada. El 85% de los leños fósiles presentan ausencia de anillos de crecimiento o anillos poco diferenciados y demarcados por parénquima axial. El 15% restante presenta anillos de crecimiento demarcados por compresión radial de las fibras, característica de poblaciones arbóreas que habitan ambientes semiáridos.

Teniendo en cuenta la dominancia de taxones de ambiente tropicales cálidos y húmedos y los registros estratigráfico de la Formación, se podría sugerir influencia de aspectos endógenos (genotipo) en la formación de los anillos de crecimiento (Schweingruber, 1988). En este caso es importante tomar en consideración las afirmaciones realizadas por Zobel y Van Buijtenen (1989) respecto al comportamiento estructural de la



madera siendo que puede variar entre especies, dentro de cada especie, y entre árboles como resultado de la influencia de factores intrínsecos (genéticos) y extrínsecos (ambientales) sugiriendo que la naturaleza e intensidad de la influencia de estos factores sobre los elementos anatómicos pueden diferir según la especie o el género, por lo que no solo los factores climáticos y ambientales estarían moderando la estructura anatómica del xilema secundario.

#### CONSIDERACIONES FINALES

Las características sedimentológicas señaladas para el área en estudio (Kröhling, 2009) se correlacionan con los resultados obtenidos en el presente análisis. La paleoflora del Pleistoceno Superior estuvo expuesta a un ambiente con abundante disponibilidad de agua, donde la eficiencia en la conducción hídrica por parte de las plantas fue la condición predominante. Asimismo la presencia de palmares de hábitat tropicales con afinidad al género actual *Butia* Becc. apoyan dichos resultados (Patterer *et al.*, 2011a; Franco, 2012). La estacionalidad es poco perceptible en selvas tropicales húmedas y el desarrollo de anillos de crecimiento por compresión de fibras y parénquima axial probablemente se deba a comportamientos propios de cada taxón y no necesariamente en respuestas a eventos externos a los mismos. Asimismo, la longitud de los elementos de vasos presentes en los fósiles analizados no corresponden con las características planteadas por Carlquist y Hoekman (1985) para especies mesomórficas, estos resultados dan indicios de la posible influencias internas propias de cada planta como modeladoras de sus estructuras anatómicas.

Futuros análisis de la estructura anatómica de nuevas maderas de la Formación El Palmar junto con la presente contribución posiblemente permitan determinar los efectos intrínsecos y las respuestas de las mismas al ambiente. El conocimiento amplio de estos aspectos consentirá un mejor entendimiento de los ecosistemas pleistocénicos desarrollados en la cuenca media del Uruguay.

#### AGRADECIMIENTOS

A Mariana Brea por su valioso aporte profesional y humano. A los señores revisores por sus aportes para mejorar el manuscrito original y al Comité Editor de la revista. Este trabajo forma parte de la Tesis Doctoral en ejecución en la Universidad Nacional de Córdoba de la autora. Este trabajo es una contribución al proyecto PICT 2008 N° 0176 (ANPCyT).

#### BIBLIOGRAFÍA

- Barros, C. F., Marcon-Ferreira, M. L., Henriques Callado, C., Pinto Lima, H., Da Cunha, M., Marquete, D. y Gonçalves Costa, C. 2006. Tendências ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da reserva biológica de Poço das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguêsia* 57 (3): 443-460.
- Bossi, J. 1969. Geología del Uruguay. Universidad de la República, Colección Ciencias 2. Dpto. de Publicaciones, Montevideo, 464 pp.
- Brea, M. 1998. *Ulminium mucilaginosum* n. sp. y *Ulminium artabeae* n. sp., Dos leños fósiles de Lauraceae en la Formación El Palmar, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 35 (2): 193-204.
- Brea, M. 1999. Leños fósiles de Anacardiaceae y Mimosaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno superior), departamento de Concordia, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 36 (1): 63-69.
- Brea, M. y Zucol, A. 2001. Maderas fósiles de Combrétaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 38: 499-417.
- Brea, M. y Zucol, A. F. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geological and Paleoenvironmental. In: Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. James S. Albert and Roberto E. Reis (Eds.). Chapter 4: 69-87. 388 pp. University of California Press.
- Brea, M., Zucol, A. F. y Scopel, A. 2001. Estudios paleobotánicos del Parque Nacional El Palmar (Argentina): I. Inclusiones minerales en leños fósiles de Myrtaceae. *Natura Neotropicalis* 32: 33-40.
- Brea, M., Matheos, S., Zamuner, A. y Gamuza, D. 2005. Análisis de los anillos de crecimiento del bosque fósil de Victor Szlápelis, Terciario inferior del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 42 (2): 407-418.
- Brea, M., Zucol, A. F. y Patterer, N. I. 2010. Fossil woods from late Pleistocene sediments from El Palmar Formation, Uruguay Basin, Eastern Argen-

- tina. Review of Palaeobotany and Palynology 163: 35-51.
- Cañizares, A., Sanabria, M. y Rojas, E. 2005. Anatomía de la hoja de Lima Tahiti (*Citrus latifolia* Tanaka). Revista UDO Agrícola 5 (1): 68-73.
- Carlquist, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* 64: 887-896.
- Carlquist, S. 2001. *Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*. Springer Series in Wood Science, Springer, 448 p.
- Carlquist, S. y Hoekman, D. A. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *International Association of Wood Anatomists Bulletin* 6: 319-347.
- Chattaway, M. 1932. Proposed standards for numerical values used in describing woods. *Tropical Woods* 29: 20-28.
- Creber, G. T. y Chaloner, W. G. 1984a. Climatic indications from growth rings in fossil woods. En: P. Brenchley (ed.), *Fossils and Climate*: 49-73. John Wiley and Sons Ltd. Londres.
- Dupéron-Laudoueneix, M. y Dupéron, J. 2005. Bois fossiles de Lauraceae: nouvelle découverte au Cameroun, inventaire et discussion. *Annales de Paléontologie* 91: 127-151.
- Francis, J. E., Arnott, M. J., Woolfe, K. J. y Barrett, P. J. 1994. Permian climates of the southern margins of Pangea: evidence from fossil wood in Antarctica. *Pangea: Global Environments and Resources, Memoir of the Canadian Society of Petroleum Geologists* 17: 275-282.
- Franco, M. J. 2012. Palmeras fósiles de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina. I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina, Tucuman-Argentina. Libro de Resúmenes p 18.
- Gregory, M. 1994. Bibliography of systematic wood anatomy of dicotyledons. *IAWA Journal, Supplement* 1: 1-265.
- Gregory, M., Poole, I. y Wheeler, E. 2009. Fossil dicot wood names, an annotated list with full bibliography. *IAWA Journal, Supplement* 6: 220 pp.
- InsideWood, 2004-onwards. Published on the Internet. <http://www.insidewood.lib.ncsu.edu/search> [junio 2012].
- Iriondo, M. H. 1980. El cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*. 11: 125-141.
- Iriondo, M. H. y Kröhling, D. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el Presente hasta dos millones de años atrás). Colección Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Litoral. 330 pp. Santa Fe.
- Kribs, D. A. 1935. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. *Botanical Gazette* 96: 547-557.
- Kröhling, D. 2009. La Formación El Palmar, una unidad fluvial asignable al sub-estadio cálido EIO 5<sup>a</sup> (Pleistoceno Tardío) de la cuenca del río Uruguay. *Natura Neotropicalis* 40 (1 y 2) 2009.
- Laskowski, L. E. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del «Semeruco» *Malpighia emarginata* DC. Cultivado en dos localidades del estado de Lara, Venezuela. *Bioagro* 12 (2): 33-40.
- León, W. y Espinoza de Pernía, N. 2001. Anatomía de madera. Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela.
- León, H. W. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Botánica Venezolánica* 28 (2): 257-274.
- Levit, J. 1980. Responses of plants to environmental stresses. 2nd. Edition. Academic Press, New York.
- Lindorf, H. 1994. Eco-Anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15 (4): 361-376.
- Lutz, A. I. 1979. Maderas de angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena* 3: 39-63.
- Marconetto, M. B. 2009. Rasgos anatómicos asociados al estrés hídrico en carbón vegetal arqueológico, Valle de Ambato (Catamarca), fines del primer milenio. *Darwiniana* 47 (2): 247-259.
- 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.
- Moglia, J. y López, C. 2001. Variabilidad radial de algunos caracteres anatómicos de *Aspidosperma quebracho-blanco*. *Madera y Bosques* 7: 13-25.
- Parra, J. 2009. Determinación de índices de Vulnerabilidad y Mesosorfia en especies de Laurales de la selva San Eusebio (Merida, Venezuela). *Pittieria* 34: 13-22.
- Patterer, N. I., Zucol, A. F. y González, C. A. 2011a. Análisis Fitolítico foliar de las principales especies de Palmeras (Arecaceae) de la Argentina. XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. Misiones 7-10 de Octubre. En Boletín Sociedad Argentina de Botánica 46 (Supl.) p 260.
- Pérez, A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy, estado Mérida, Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 33: 43-51.
- Pujana, R. R., Martínez, L. C. A. y Brea, M. 2011. El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13 (2): 183-194.
- Ramos, R. S. y Brea, M. 2011. Nuevos hallazgos de la paleoflora del Pleistoceno tardío (Formación El Palmar) en el Parque Nacional El Palmar (Entre Ríos). XXXIII Jornadas Argentinas de Botánica. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. Volumen 46 Suplemento: 262-263.
- Ramos, R. S. y Brea, M. 2012. *Peltophoroxylon* del Pleistoceno Tardío, primer registro de leño petri-

- ficado en la Formación El Palmar (Entre Ríos, Argentina). II Congreso Boliviano de Botánica y III Congreso Latinoamericano de Etnobiología La Paz, Bolivia p 123.
- Ramos, R. S., Brea, M. y Kröhling, D. M. 2012a. Macrofósiles vegetales de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina. III Jornadas del Cenozoico. Montevideo, Uruguay, 5 pp.
- Ramos, R. S., Brea, M. y Kröhling, D. M. 2012b. Leños fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) en el parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 49 (4): 606-622.
- Rana, R., Langenfeld-Heyser, R., Finkeldey, R. y Polle, A. 2008. Functional anatomy of five endangered tropical timber wood species of the family Dipterocarpaceae. *Tree* 23: 521-529.
- Schweingruber, F.H. 1988. *Tree-ring, Basics and Applications of Dendrochronology*. D. Reidel Publishing Company. Boston, 273 pp.
- Tapia, C. y Pulido, D. 2009. Análisis ecoanatómico, evolutivo y comparativo de la madera de 40 especies de dos asociaciones del bosque altoandino colombiano. *Revista Colombia Forestal* 12: 183-203.
- Veroslavsky, G. y Montaña, J. 2004. Sedimentología y estratigrafía de la Formación Salto (Pleistoceno). En: G. Veroslavsky, M. Ubilla & S. Martínez (Eds.), *Dirac-Fc*. Montevideo, p. 147-166.
- 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. 1993. The Potentials and Limitations of Dicotyledonous Wood Anatomy for Climatic Reconstructions. *Paleobiology* 19(4): 487-498.
- Woodcock, D. W. 1994. Occurrence of Woods with a gradation in vessel diameter across the ring. *IAWA Journal* 15: 377-385.
- Zobel, B. y Van Buijtenen, J. 1989. *Wood variation: its causes and control*. Berlin, Springer Verlag, 418 pp.
- Zucol, A., Brea, M. y Scopel, A. 2005. First record of fossil wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in El Palmar National Park (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 33-43.