

El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste Argentino

Brea, Mariana^{1,2}; M. Jimena Franco¹

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

² Facultad de Ciencia y Tecnología, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Sede Diamante. Sarmiento y Etchevehere SN (E3105XAB), Diamante, Entre Ríos.

► **Resumen** — Las Anacardiaceae fueron un componente importante durante el Cenozoico Tardío del Noreste Argentino y los registros se basan en leños petrificados, impresiones foliares y palinomorfos. Los ejemplares provienen de las formaciones Paraná (Mioceno Superior), Ituzaingó, "Salto Chico" (Plioceno-Pleistoceno) y El Palmar (Pleistoceno Superior) en las provincias de Corrientes y Entre Ríos. El objetivo de esta contribución es reunir la información paleoflorística sobre la familia Anacardiaceae. Se analizan y discuten las afinidades botánicas, y se dan interpretaciones paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas. El conjunto de evidencias permite sugerir que las Anacardiaceae del Cenozoico Tardío estuvieron vinculadas a un clima cálido, con representantes arbóreos y arbustivos adaptados a condiciones xéricas y estacionalidad y excepcionalmente algunos taxa estuvieron adaptados a condiciones más húmedas, asociados a bosques ribereños.

Palabras clave: Anacardiaceae, Cenozoico Tardío, Noreste argentino, paleoecología, distribución geográfica.

► **Abstract** — The Anacardiaceae fossil record of Late Cenozoic from Northeastern Argentina. The Anacardiaceae were an important component of Late Cenozoic from Northeastern Argentina and consist mainly of petrified woods, leaf impressions and palynomorphs. The materials come from the Paraná Formation (Upper Miocene), Ituzaingó Formation, "Salto Chico" (Pliocene-Pleistocene) and El Palmar Formation (Upper Pleistocene) in the Corrientes and Entre Ríos provinces. The aim of this contribution is to provide information about the fossil record of Anacardiaceae. The botanical affinities are analyzed and paleoecological, paleoclimatic and paleophytogeographic relationships are discussed. The data suggest that in the Late Cenozoic Anacardiaceae were linked to a warm climate, with trees and shrubs adapted to xeric conditions and seasonality and that some taxa were exceptionally adapted to humid conditions associated with riparian forests.

Keywords: Anacardiaceae, Upper Cenozoic, Northeastern Argentina, paleoecology, geographical distribution.

INTRODUCCIÓN

Anacardiaceae R. Brown es una familia compuesta por arbustos y árboles siempreverdes o deciduos, con canales secretores principalmente en las hojas, corteza y madera, de distribución pantropical, con algunos representantes en regiones templadas de Eurasia y América; comprende 74 géneros y unas 600 especies (Muñoz, 2000; Stevens, 2001 en adelante). En la Argentina existen en la actualidad 6 géneros (*Astronium* Jacq.,

Lithraea Hook. y Arn., *Mauria* Kunth, *Schinopsis* Engl., *Schinus* L., *Loxopterygium* Hook. F.), 33 especies y 11 variedades, de las cuales 6 especies de *Schinus* son endémicas (Zuloaga *et al.*, 1999; Muñoz, 2000).

México y algunas regiones de América del Sur (por ejemplo, la región del Chaco en Argentina), son postulados como importantes centros de diversificación debido a su alta diversidad y su alto nivel de endemismo (com. pub. T. Terrazas-Salgado en Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002, p. 534). El registro fósil de las Anacardiaceae en el Noreste Argentino (NEA) (este trabajo), Noroeste Ar-

gentino (NOA) (Anzótegui *et al.*, 2007 y citas referenciadas allí) y en México (Manchester, 1977; Ramírez y Cevallos-Ferriz, 2002) podría ayudar a evaluar tales hipótesis.

Los registros fósiles de Anacardiaceae del Cenozoico Tardío del NEA se basan en palinomorfos, impresiones foliares y leños petrificados (Lutz, 1979; Anzótegui y Garralla, 1986; Anzótegui y Lutz, 1987; Brea, 1999; Brea *et al.*, 2001, 2010, en prensa; Zucol *et al.*, 2005; Anzótegui y Aceñolaza, 2008; Franco y Brea, 2008; Franco, 2009, 2011; Franco *et al.*, en prensa).

El objetivo de este trabajo es reunir la información paleoflorística de las Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste argentino y analizar el registro fósil con la finalidad de poder realizar interpretaciones paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales fósiles (ver Anexo 1) provienen de la Formación Paraná (Mioceno Superior) reconocida por primera vez por Bravard (1858) y definida formalmente por Aceñolaza (1976), de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno) definida por De Alba (1953) y formalizada por Herbst (1971) y Herbst *et al.* (1976) donde le dan *status* definitivo de Formación, de la "Formación Salto Chico" propuesta por Rimoldi (1962) y de la Formación El Palmar (Pleistoceno Superior) definida por Iriondo (1980) (fig. 1). Bajo el término informal de "Formación Salto Chico" suelen reunirse erróneamente a las formaciones San Salvador (Plioceno-Pleistoceno) y El Palmar, por lo que el registro fósil podría corresponder a una o a ambas unidades litoestratigráficas antes mencionadas (fig. 1), las cuales no tienen ni contacto lateral ni vertical (ver más detalles en Iriondo y Kröhling, 2007, 2008).

Los fósiles han sido hallados en 14 localidades fosilíferas (fig. 2). En las provincias de Corrientes y Entre Ríos, los ejemplares provienen de afloramientos naturales y canteras y, en la provincia de Santa Fe, los datos

proceden de un pozo de perforación de YPF (Anzótegui y Garralla, 1986).

Las características ecológicas y distribución de los taxones actuales filogenéticamente cercanos se utilizaron para realizar inferencias paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas. Por este motivo, sólo se consideraron para este análisis aquellos taxones cuyas afinidades botánicas a nivel de género y/o especie fueran confiables.

Carlquist (1977) formuló dos índices que relacionan la anatomía de la madera con la conductividad hídrica y con la disponibilidad de agua en el medio ambiente donde crecen las plantas. Estos índices se denominan de Vulnerabilidad ($V = \text{diámetro promedio de los vasos dividido por la densidad promedio de los vasos}$) donde el índice es directamente proporcional al diámetro e inversamente proporcional a la densidad de vasos por mm^2 y Mesomorfía ($M = \text{índice de vulnerabilidad multiplicado por la longitud promedio de los elementos de vaso}$) que indica que es directamente proporcional al diámetro y a la longitud de los elementos vasales.

Un valor de V mayor a 1 indica que las especies son vulnerables a la cavitación y un valor de V menor a 1 indica que son seguras en la conducción del agua y que tienen una mayor capacidad para soportar el estrés hídrico o la congelación. Es decir, V es un indicador de la sensibilidad a los riesgos de embolias, y por lo tanto es usado para indicar el grado de xeromorfismo o mesomorfía. Las maderas con valores bajos de V tienen vasos pequeños y numerosos y alta seguridad en la conducción. Por otro lado, los altos valores de V son típicos de una buena eficiencia en la conducción del agua y están asociados a vasos anchos y poco numerosos (Carlquist, 1977; Parra, 2010).

Valores de M mayores a 200 denotan una estructura anatómica adaptada a condiciones mesomórficas, mientras que valores menores a 200 corresponden a maderas xeromórficas (Carlquist, 1977; Parra, 2010).

Los anillos de crecimiento, la porosidad, el tipo de agrupamiento de los vasos, el diámetro tangencial de los vasos, el número de

vasos por mm^2 , la longitud de los elementos de vasos, el tipo de placas de perforación, el tipo de parénquima axial, la presencia de fibras septadas y de traqueidas vasculares fueron utilizados como indicadores paleoecológicos porque estos caracteres inter-

vienen en la conducción y seguridad en el transporte del agua (Carlquist y Hoekman, 1985; Wheeler y Baas, 1991, 1993; Lindorf, 1994; Woodcock, 1994; Moglia y Giménez de Bolzón, 1998; Wheeler y Baas, 1991, 1993; Poole y van Bergen, 2006; Wheeler *et*

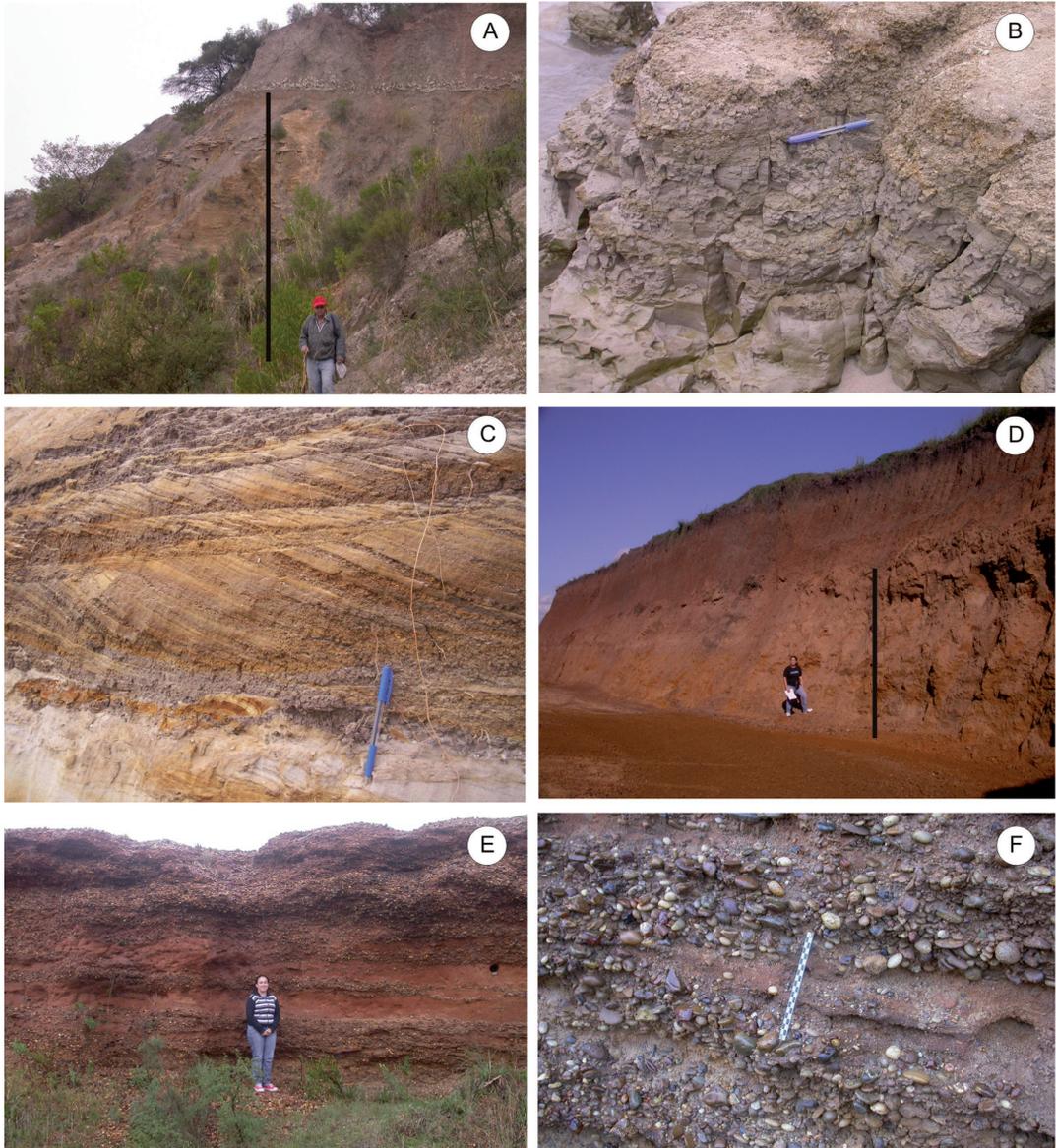


Figura 1. A. Vista general de la Formación Ituzaingó en la LF Toma Vieja (Paraná, Entre Ríos); B. Detalle de las arcillas de la Formación Paraná en la LF Toma Vieja; C. Detalle de las arenas con estratificación tangencial simple de la Formación Ituzaingó en la LF Curtiembre (Entre Ríos); D. Vista general de la Formación San Salvador en la cantera Scévola (Concordia, Entre Ríos); E. Vista general de la Formación El Palmar en la LF Nueva Escocia; F. Detalle de la Formación El Palmar en la cantera La Chola II (Colón, Entre Ríos).

al., 2007; Agarwal y Gupta, 2008; Gupta y Agarwal, 2008).

ABREVIATURAS USADAS

NEA, Noreste Argentino; NOA, Noroeste Argentino; YPF, Yacimientos Petrolíferos Fiscales; V, Índice de Vulnerabilidad; M, Índice de Mesomorfía; LF, Localidad fosilífera; MRVU, Museo Regional de Villa Urquiza, Entre Ríos; CID-PALBO, Colección Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas y Transferencia de Tecnología a la Producción, Diamante, Argentina; PBCTES, 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;

MAS-PALEOBOT, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano”, Paraná, Argentina.

REGISTRO FÓSIL DE LA FAMILIA ANACARDIACEAE EN EL NEA

En los sedimentos marinos de la Formación Paraná en la localidad fosilífera (LF) Pozo Josefina (provincia de Santa Fe) se han registrado palinomorfos (Anzótegui y Garralla, 1986) asignados a *Lithraea* aff. *brasilensis* March., *Schinus* sp. y *Astronium* sp. (fig. 2, tabla 1). *Schinus* aff. *terebinthifolius* Raddi es la única impresión foliar registrada de esta familia en la LF Villa Urquiza en la provincia de Entre Ríos (fig. 2, tabla 1) (Anzótegui y Aceñolaza, 2008). Las maderas

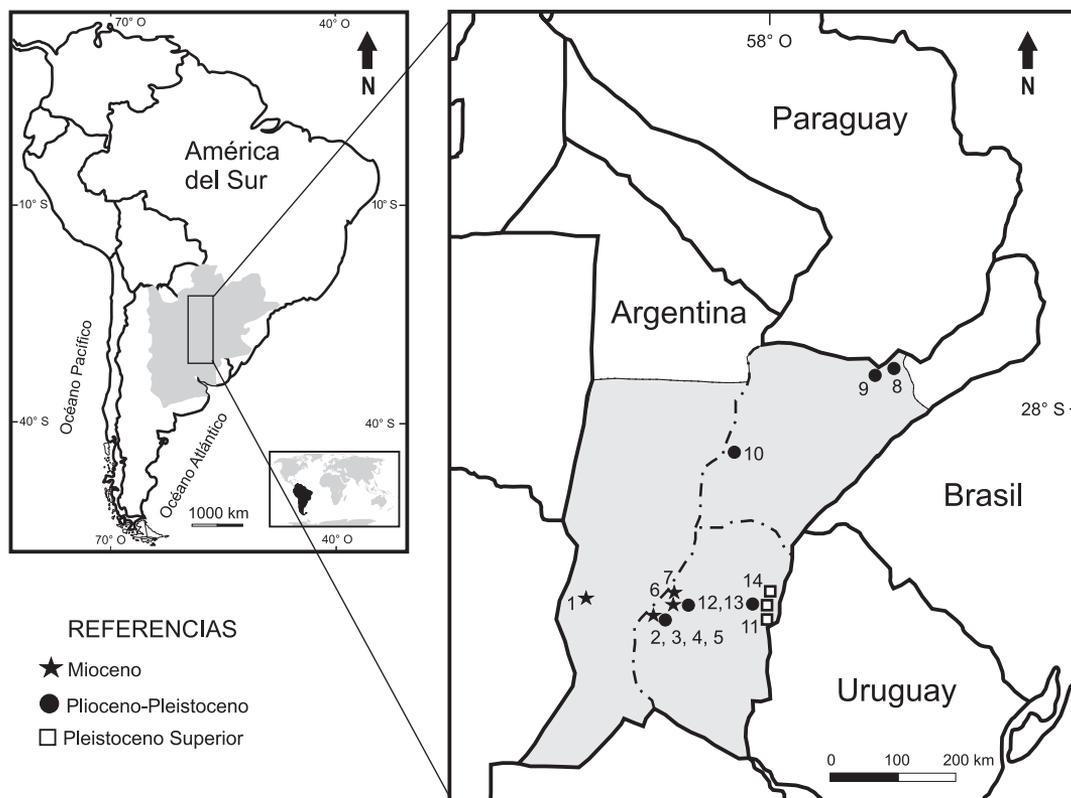


Figura 2. Localidades fosilíferas. Perforación: 1, Pozo Josefina. Afloramientos: 2, Paraná; 3, Toma Vieja; 4, El Brete de Paraná; 5, Planta Potabilizadora; 6, Villa Urquiza; 7, Curtiembre; 8, Ituzaingó; 9, Villa Olivari; 10, Punta del Rubio; 11, Parque Nacional El Palmar; 12, Concordia; 13, Península Gregorio Soler; 14, Santa Ana (modificado de Brea y Zucol, 2011). La región sombreada en América del Sur indica la ubicación de la Cuenca Del Plata.

fósiles fueron asignadas a *Astroniumxylon portmannii* Brea, Aceñolaza y Zucol, 2001 (fig. 3, A-B), ejemplar hallado en la LF Villa Urquiza (Entre Ríos) y *Astroniumxylon parabalansae* Franco y Brea, 2008 (fig. 3, C-D) que ha sido registrado en la LF Toma Vieja, Entre Ríos (Anexo 1).

En la Formación Ituzaingó los registros de palinomorfos provienen de las LF Ituzain-

gó, Villa Olivari y Punta del Rubio (fig. 2), todas ubicadas en la provincia de Corrientes, y se han asignado a *Lithraea* aff. *molloides* Engl. y *Schinus* sp. (tabla 1) (Anzótegui y Lutz, 1987).

En los depósitos continentales más basales de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos se han registrado maderas fósiles asignadas a *Astroniumxylon paraba-*

Tabla 1. Registro de la familia Anacardiaceae en el Cenozoico tardío del Noreste argentino. PA. Formación Paraná (Mioceno Superior), IT. Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno), SC. "Formación Salto Chico" (Plio-Pleistoceno), EP. Formación El Palmar (Pleistoceno Superior). 1. Anzótegui y Garralla, 1986; 2. Anzótegui y Lutz, 1987; 3. Anzótegui y Aceñolaza, 2008; 4. Brea, 1999; 5. Brea *et al.*, 2001; 6. Brea *et al.*, 2010; 7. Franco, 2009; 8. Franco, 2011; 9. Franco y Brea, 2008; 10. Lutz, 1979; 11. Zucol *et al.*, 2005 (Modificado de Brea y Zucol, 2011; Franco, 2011; Franco *et al.*, en prensa).

Anacardiaceae	Afinidad botánica	PA	IT	SC	EP	Órgano	Referencias
<i>Lithraea</i> aff. <i>brasiliensis</i> March.	<i>Lithraea brasiliensis</i> March.	X				Polen	1
<i>Lithraea</i> aff. <i>molloides</i> Engl.	<i>Lithraea</i> aff. <i>molloides</i> Engl.		X			Polen	2
<i>Schinus</i> sp.	<i>Schinus</i> L.	X				Polen	1
<i>Schinus</i> sp.	<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) I. M. Johnston. y <i>S. balansae</i> Engl.		X			Polen	2
<i>Schinus</i> aff. <i>terebinthifolius</i> Radii	<i>Schinus terebinthifolia</i> Radii	X				Hojas	3
<i>Astronium</i> sp.	<i>Astronium balansae</i> Engl. y <i>Schinopsis balansae</i> Engl.	X				Polen	1
<i>Astroniumxylon portmannii</i> Brea, Aceñolaza y Zucol, 2001	<i>Astronium urundeuva</i> (Fr. Allem.) Engl.	X				Leño	5
<i>Astroniumxylon parabalansae</i> Franco y Brea 2008	<i>Astronium balansae</i> Engl.	X	X			Leño	7, 9
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i> Franco, 2009	<i>Astronium urundeuva</i> (Allemão) Engl.		X			Leño	7
<i>Schinopsixylon</i> sp.	<i>Schinopsis</i> Engl.				X	Leño	11
<i>Schinopsixylon heckii</i> Lutz, 1979	<i>Schinopsis</i> Engl.		X	X	X	Leño	4, 6, 8, 10
<i>Schinopsixylon herbstii</i> Lutz, 1979	<i>Schinopsis balansae</i> Engl. y <i>S. lorentzii</i> (Gris.) Engl.		X			Leño	10

lansae (fig. 3, E-G) provenientes de la LF Curtiembre y Toma Vieja (Franco 2009, 2011), *Astroniumxylon bonplandianum* Franco, 2009 (fig. 3, H-I) halladas en la LF Toma Vieja y LF Arroyo El Espinillo (Franco, 2009, 2011) (fig. 2, tabla 1, Anexo 1), a *Schinopsisxylon herbstii* Lutz, 1979 recuperadas en la LF El Brete (Lutz, 1979) y a *Schinopsisxylon heckii* Lutz, 1979 (fig. 3, J-L) registradas en la LF Planta Potabilizadora y LF Curtiembre (Franco, 2011).

De la "Formación Salto Chico" provienen dos ejemplares de *Schinopsisxylon heckii* de la LF Concordia, Entre Ríos (Lutz, 1979). Finalmente, en la Formación El Palmar sólo se han hallado ejemplares de maderas perm mineralizadas asignadas a *Schinopsisxylon heckii* (fig. 3, M-N) en las LF de Península Gregorio Soler y Santa Ana (Brea 1999; Brea *et al.*, 2010) y un ejemplar asignado a *Schinopsisxylon* sp. fue hallado en el Parque Nacional El Palmar (Zucol *et al.*, 2005) (fig. 2, tabla 1, Anexo 1).

DISCUSIONES

INTERPRETACIONES PALEOECOLÓGICAS Y PALEOCLIMÁTICAS

Astroniumxylon portmannii y *Astroniumxylon parabalansae*, hallados en la Formación Paraná, presentan anillos de crecimientos indistinguibles o ausentes y porosidad difusa con tendencia a la disposición diagonal (Franco y Brea, 2008). Este patrón de disposición de los vasos es especialmente común en taxones sujetos a climas estacionalmente secos y ocurren tanto en floras tropicales como templadas, sin embargo son más comunes en regiones subtropicales (Wheeler y Baas, 1991; Segala Alves y Angylossy-Alfonso, 2000; Carlquist, 2001).

En estos leños fósiles los elementos de vaso son de talla moderada, no superan los 200 μm , y son cortos, con longitudes medias que no superan los 400 μm . Además, el porcentaje de vasos agrupados varía desde 14% a 43%, la densidad es menor de 8 vasos por mm^2 y las placas de perforación son exclusivamente simples (tabla 2). Una baja frecuencia de vasos es característica de espe-

cies tropicales de bajas altitudes (Wheeler y Baas, 1991, 1993), por lo que podría estar indicando un clima cálido. Asimismo, los elementos de vaso en función de la aridez, decrecen en diámetro y largo, aumentan el grosor de la pared celular y se agrupan para prevenir el colapso bajo condiciones de presiones negativas. Esto ha sido considerado como una estrategia para una segura conducción del agua (Moglia y Giménez de Bolzón, 1998). Por ello, los vasos de talla moderada, cortos a muy cortos estarían relacionados con la seguridad en el transporte de agua debido a que son menos susceptibles a generar embolias (Baas *et al.*, 2004). En las especies actuales del Hemisferio Sur este tipo de vegetales es asociado a regiones de climas tropicales de bajas altitudes (Wheeler y Baas, 1991; Wheeler *et al.*, 2007).

El parénquima axial de estos leños mio-cénicos es apotraqueal escaso y difuso agregado y paratraqueal vasicéntrico, confluyente. En las floras recientes el parénquima difuso es más común en climas templados que en tropicales e indican condiciones xéricas (Baas *et al.*, 2004). El parénquima vasicéntrico, confluyente y aliforme es usualmente más común en las floras tropicales que en las templadas (Wheeler y Baas, 1991; Wheeler *et al.*, 2007). La presencia de radios con canales secretores radiales y la ausencia de parénquima aliforme, aliforme a confluyente y parénquima bandeado en ejemplares actuales están relacionados con especies templadas y caducifolias (Agarwal y Gupta, 2008; Gupta y Agarwal, 2008).

El valor de V observado en ambos taxa es superior a 10 y el de M varió entre 4899 y 7343 (tabla 2). Estos ejemplares mostraron caracteres mesomórficos; a medida que más se aleja el valor de V de la unidad, significa que los taxa presentan una mayor orientación a mostrar estrategias para conducir grandes volúmenes de agua en poco tiempo (mayor eficiencia en la conductividad) en contraposición a las especies de zonas secas en donde el xilema está preparado para optimizar y asegurar la conducción (Parra, 2010; León, 2005).

Lithraea aff. *brasiliensis*, *Schinus* sp. y *Astronium* sp. preservados como palinomorfos avalan la existencia de elementos adaptados a condiciones semiáridas a áridas. Las impresiones foliares de *Schinus* aff. *terebinthifolius* afines a *Schinus terebinthifolia* revelan la presencia de estratos arbustivos de bosques ribereños, adaptados a un microclima vinculado a las llanuras de inundación de los ríos controlados preferentemente por el factor humedad (Anzótegui y Aceñolaza, 2008).

Por otro lado, los leños fósiles afines a Anacardiaceae de la Formación Ituzaingó presentan anillos de crecimiento indistinguibles a distinguibles, porosidad difusa a semicircular, elementos de vasos predominantemente solitarios, porcentaje de vasos agrupados superior a 30%, diámetro promedio tangencial del vaso menor a 110 μm , es decir, de tamaño pequeño a extremadamente pequeño, de 12 a 20 vasos por mm^2 (moderadamente numerosos), elementos de vasos muy cortos, con una longitud menor a 350

μm , presencia de traqueidas vasculares y engrosamientos espiralados, parénquima paratraqueal escaso, vasicéntrico, confluyente y parénquima apotraqueal difuso-agregado. El valor de V varía entre 4 y 8 y el M entre 800 y 2000, mostrando especies mesomórficas pero con una marcada orientación hacia condiciones que garanticen la seguridad de los tejidos (tabla 2).

La presencia de parénquima axial apotraqueal y vasicéntrico, la porosidad difusa y las fibras no septadas en ejemplares actuales se correlacionan con hábitos siempreverdes y climas tropicales (Agarwall y Gupta, 2008; Gupta y Agarwal, 2008). La combinación de estos caracteres fueron observadas en las especies de *Schinopsixylon* sp.

Algunos de estos caracteres xilemáticos encontrados en los leños de Anacardiaceae de la Formación Ituzaingó como: disposición semicircular de los vasos, engrosamientos espiralados, parénquima escaso y presencia de canales radiales (Franco, 2011) podrían estar indicando la presencia de un cli-

Tabla 2. Caracteres anatómicos utilizados para calcular el Índice de Vulnerabilidad (V) y Mesomorfia (M): Diámetro tangencial promedio de vasos (DTV), Densidad promedio de vasos por mm^2 (DV), Longitud promedio de los elementos vasales (LEV). Porcentaje de vasos solitarios (PVS), porcentaje de agrupación de vasos (PAV).

Taxones	DTV (μm)	DV	LEV (μm)	PVS	PAV	V	M
Formación Paraná							
<i>Astroniumxylon portmannii</i>	181	7	284	85,5%	14,5%	25,86	7343,43
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	104	8	377	57%	43%	12,98	4898,59
Formación Ituzaingó							
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	79	14	346	65%	35%	5,64	1952,43
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	88	20	183	55%	45%	4,4	805,2
<i>Schinopsixylon herbstii</i>	108	13	?	?	?	8,31	?
<i>Schinopsixylon heckii</i>	80	12	176	67%	33%	6,66	1173,33
Formación "Salto Chico" San Salvador? y/o El Palmar?							
<i>Schinopsixylon heckii</i>	104	14	240	80%	20%	8	1920
Formación El Palmar							
<i>Schinopsixylon heckii</i>	65	17	216	52%	48%	3,82	826
<i>Schinopsixylon heckii</i>	80	39	250	69,5%	30,5%	2,02	506,33

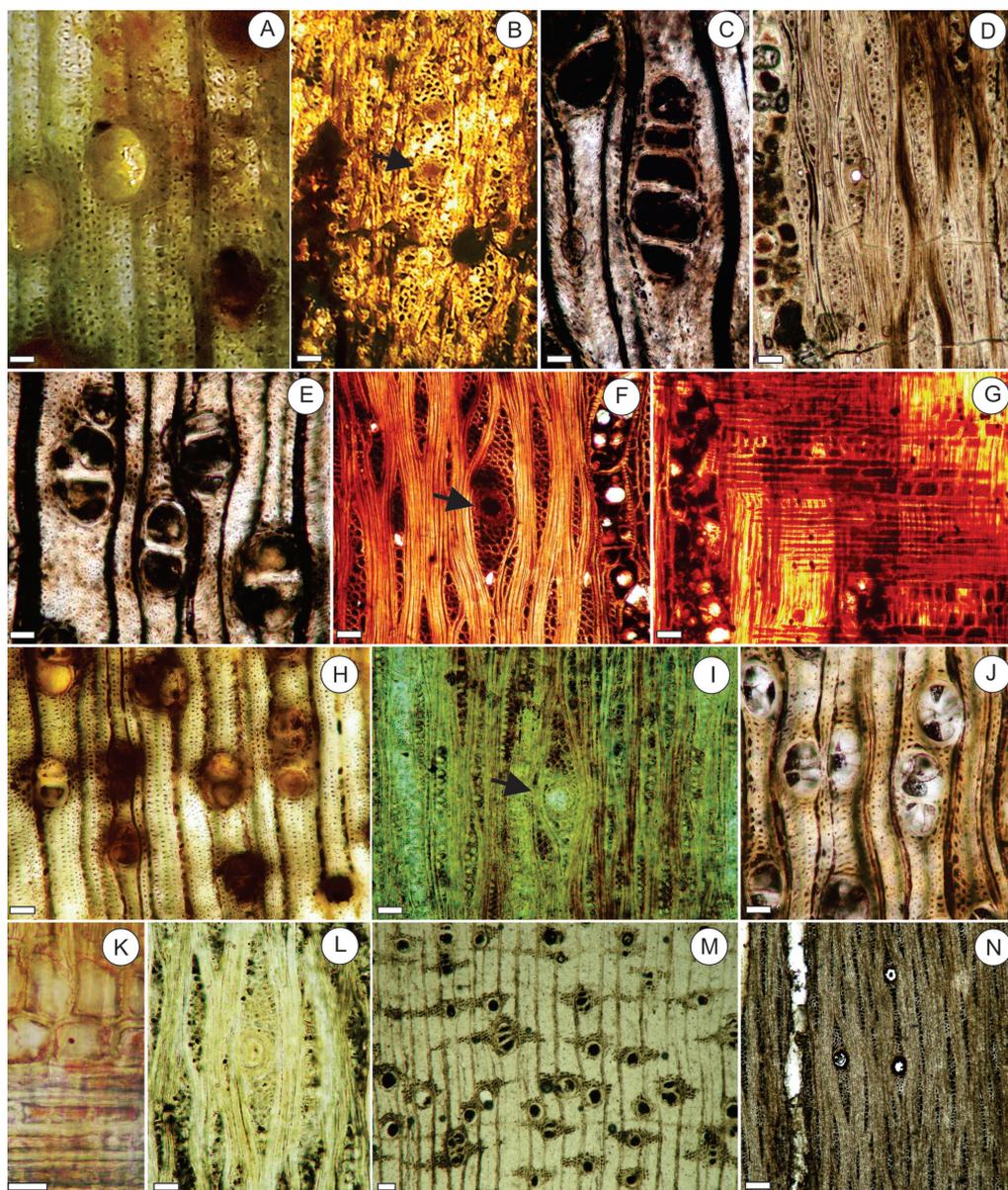


Figura 3. A-D, Formación Paraná. A-B, *Astroniumxylon portmannii*, MRVU 111. A, vista general de la sección transversal. B, vista general de la sección tangencial. C-D, *Astroniumxylon parabalansae*, CID-PALBO 22. C, sección transversal mostrando un vaso múltiple radial. D, vista general de la sección tangencial. E-L, Formación Ituzaingó. E-G, *Astroniumxylon parabalansae*, CID-PALBO 81. E, sección transversal. F, sección longitudinal tangencial, la flecha indica un canal secretor en un radio multiseriado. G, sección longitudinal radial. H-I, *Astroniumxylon bonplandianum*, CID-PALBO 91. H, sección transversal. I, sección longitudinal tangencial, la flecha indica un canal secretor en un radio multiseriado. J-L, *Schinopsisxylon heckii*. J, sección transversal de CID-PALBO 74. K, sección radial de MAS-PALEOBOT 266. L, sección longitudinal tangencial de MAS-PALEOBOT 266. M-N, Formación El Palmar. M-N, *Schinopsisxylon heckii*, CID-PALBO 12. M, sección transversal. N, sección longitudinal tangencial. Las flechas indican los canales radiales. Escala: A-B= 100 μ m; C-J, L y N= 50 μ m; K= 10 μ m; M= 100 μ m.

ma con estacionalidad marcada (Gupta y Agarwal, 2008). Además, la presencia de traqueidas vasculares significa una gran ventaja para los representantes de familias que se desarrollan en climas áridos o marcadamente estacionales (Carlquist, 2007).

Asimismo se observaron caracteres que contribuyen a evitar el colapso y/o embolias, optimizar y asegurar la conducción hídrica: porcentaje de vasos agrupados superior al 30%, vasos de tamaño pequeño a extremadamente pequeños, muy cortos, moderadamente numerosos, presencia de traqueidas vasculares, placas de perforación simples y parénquima vasicéntrico confluyente (Carlquist, 1984, 1988, 2001; Wheeler y Baas, 1991; Roth y Giménez de Bolzón, 1997; Moglia y Giménez de Bolzón, 1998; Baas *et al.*, 2004). Ésto se puede relacionar con una tendencia de los ejemplares a exponer caracteres indicadores de xerofismo mostrando estrategias para optimizar y asegurar la conducción.

Los palinomorfos registrados en la Formación Ituzaingó asignados a *Litharea* aff. *molloides* y *Schinus* sp., son indicadores de bosques húmedos y secos respectivamente (Anzótegui y Lutz, 1987).

Durante el Pleistoceno Superior (Formación El Palmar) los ejemplares de *Schinopsisylon heckii* (Brea, 1999; Brea *et al.*, 2010) y *Schinopsisylon* sp. (Zucol *et al.*, 2005) se caracterizaron por la presencia de anillos de crecimientos indistinguibles a distinguibles, vasos mayormente solitarios, de tamaño pequeño, siendo su diámetro medio menor a los 100 μm , muy cortos con una longitud menor a los 300 μm , la densidad de vasos por mm^2 oscila de pocos a numerosos; el porcentaje de vasos agrupados varía entre el 30% y el 48% (tabla 2), el parénquima es apotraqueal difuso agregado, paratraqueal vasicéntrico, aliforme y confluyente, las placas de perforación son exclusivamente simples, el valor de V es inferior a 5 y el de M es inferior a 1000 (tabla 2). Estos caracteres contribuyen a la seguridad hídrica y son característicos de ambientes áridos (Carlquist, 1977, 1984; Lindorf, 1994; Giménez de Bolzón y Moglia, 1998; Schwein-gruber *et al.*, 2008).

Las tendencias anatómicas encontradas en los leños fósiles de Anacardiaceae del NEA son: una gran proporción de vasos agrupados y múltiples radiales, vasos de diámetros pequeños y cortos, placas de perforación simples, presencia de traqueidas, punteaduras intervasculares alternas, anillos de crecimiento pocas veces distinguibles y tilosis. En general, se observó una mayor orientación hacia la seguridad que en la eficiencia en la conducción hídrica, por lo que se podría proponer que estos caracteres anatómicos estarían mostrando especies adaptadas mayormente a un clima seco.

Todos los ejemplares con afinidad a Anacardiaceae del NEA presentan canales radiales. Se ha propuesto que la presencia de este carácter es más común en especies tropicales que templadas y se ha demostrado que la asimetría en la distribución de las maderas con canales observada en maderas actuales (más comunes en los trópicos) también se ve reflejada en el registro fósil (Wheeler y Baas, 1991).

Por otro lado, las maderas estudiadas tienen un V mayor a 1 y un M mayor a 200 (tabla 2) lo que indicaría que las maderas son mesomórficas, vulnerables a la embolia y eficientes en el transporte del agua. El 75% de las maderas fósiles tiene un V menor a 10 y un 25% mayor a 10. Esto indica que hay una tendencia de las especies fósiles a presentar caracteres xeromórficos al igual que las especies actuales que se desarrollan en el Chaco argentino (Roth y Giménez de Bolzón, 1997, 2006; Moglia y Giménez de Bolzón, 1998). Asimismo, se observan diferencias marcadas en estos índices en los ejemplares provenientes de las diferentes formaciones geológicas. Los valores más altos fueron los obtenidos para los leños de anacardiáceas miocénicos (Formación Paraná).

Las inferencias paleoecológicas y paleoclimáticas a partir del estudio del xilema secundario de las Anacardiaceae indican un clima cálido durante la depositación de las formaciones mencionadas. Además, en la Formación Paraná los caracteres anatómicos de las Anacardiaceae muestran especies mesomórficas con una orientación hacia la

Tabla 3. Registro fósil de las Anacardiaceae y preferencia de hábitat, fenología, hábito y distribución del pariente actual más cercano. Abreviaturas usadas: Tipo de bosques: BS = bosque seco, BH = bosque húmedo; Fenología: E = siempreverde, D = deciduos; Hábitat: Ar = árboles, Ab = arbustos. Datos tomados de: Tortorelli (1956); Muñoz (2000); Roth y Giménez (2006); Franco (2011).

Taxón	Pariente actual más cercano	Tipo de bosques	Fenología	Hábito	Distribución	Preferencia de hábitat
<i>Astroniumxylon portmanii</i>	<i>Astronium urundeuva</i> Engl.	BH	D	Ar (5-30 m)	Este de Brasil, Bolivia, Paraguay y noroeste de la Argentina.	SDTFs desde zonas húmedas hasta secas. Provincia Biogeográfica de las Yungas, Distrito de las Selvas en Transición. En Brasil vive tanto en catingas y cerrado, como en la floresta pluvial.
<i>Astroniumxylon parabalaceae</i>	<i>Astronium balansae</i> Engl.	BH	D	Ar (6-25 m)	Paraguay y Argentina: Distrito Oriental de la Provincia Chaqueña (Chaco, Santa Fe y Corrientes)	Característico del estrato más alto de la selva higrófila ribereña Provincia Biogeográfica Paranaense.
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	<i>Astronium urundeuva</i> Engl.	BH	D	Ar (5-30 m)	Este de Brasil, Bolivia, Paraguay y noroeste de la Argentina.	SDTFs desde zonas húmedas hasta secas.
<i>Schinus</i> aff. <i>terebinthifolium</i>	<i>Schinus terebinthifolia</i> Raddi	BH	E	Ab (2-5 m) o Ar (4-10 m)	Nativa del sudeste de Brasil, este de Paraguay y nordeste de Argentina	Crece en la selva riverense, es parte de la provincia Paranaense.
<i>Lithraea</i> aff. <i>brasiliensis</i>	<i>Lithraea brasiliensis</i> Marchand	BH	E	Ar (3-8 m)	Sur de Brasil, Uruguay y Noroeste de Argentina (Entre Ríos y Misiones)	Provincia Biogeográfica Paranaense
<i>Lithraea</i> aff. <i>molleoides</i>	<i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl.	BS, BH	E	Ar (3-8 m)	Sur de Bolivia y noroeste de la Argentina	Provincia Biogeográfica Paranaense, prolongándose por las selvas marginales y la Provincia Biogeográfica Chaqueña.
<i>Schinus</i> sp.	<i>Schinus fasciculata</i> (Griseb.) I.M. Johnst. y <i>Schinopsis balansae</i> Engl.	BS	E	Ab 2-5 (7) m	Bolivia, Uruguay, Paraguay y Argentina. Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina	Provincia Biogeográfica Chaqueña
<i>Schinopsixylon heckii</i> y <i>S. herstii</i>	<i>Schinopsis balansae</i> Engl. y <i>S. lorentzii</i> (Gris.) Engl	BS	E	Ar (10-25 m)	Brasil, Bolivia, Paraguay y Argentina. Bolivia, oeste de Paraguay y Argentina	Provincia Biogeográfica Chaqueña

seguridad hídrica, mientras que para las formaciones Ituzaingó y El Palmar se observa una mayor tendencia de caracteres xilemáticos con adaptaciones a climas áridos. Estas diferencias observadas en los caracteres anatómicos de las maderas están relacionadas con el marcado desmejoramiento climático evidenciado durante el Mioceno (Zachos *et al.*, 2001) y el levantamiento andino neógeno. Estos eventos provocaron la expansión de regiones semiáridas favoreciendo el desarrollo de vegetación adaptada a condiciones xéricas.

INTERPRETACIONES PALEOFITOGEOGRÁFICAS

Teniendo en cuenta la distribución de sus análogos modernos, *Astronium balansae* Engl., *Astronium urundeuva* Engl., *Schinus terebinthifolia*, *Schinus fasciculata* (Griseb.) I.M. Johnst., *Lithraea brasiliensis*, *Lithraea molleoides*, *Schinopsis balansae* Engl. y *Schinopsis lorentzii* (Gris.) Engl., (tabla 3), las evidencias paleobotánicas de las Anacardiaceae del NEA sugieren una vegetación comparable con la que actualmente se desarrolla en los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos definidos por Prado (2000) y Pennington *et al.* (2000), en el núcleo Misiones, en el Chaco húmedo y seco y en la Selva Tucumano-Boliviana (Núcleo Piedemonte) (tabla 3).

Las Anacardiaceae, junto con las Fabaceae y las Bignoniaceae, se encuentran entre las familias dominantes de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos (Pennington *et al.*, 2004). El registro paleobotánico del NEA refleja una gran riqueza y dominancia paleoflorística de las anacardiáceas (tabla 3), lo que permite suponer que fue un componente importante dentro de las paleocomunidades cenozoicas que habitaron la región.

Las especies actuales más afines de la Familia Anacardiaceae son características de las regiones subtropicales y tropicales de América del Sur (tabla 3). El método del análogo moderno sugiere que probablemente los taxones fósiles asignados a *Astroniumxylon* formaron parte de los Bosques

Neotropicales Estacionalmente Secos (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995; Pennington *et al.*, 2000; Prado, 2000). La distribución actual de sus parientes actuales más cercanos, *Astronium balansae* y *Astronium urundeuva* (fig. 4), es considerada relictos fragmentados de estos bosques que actualmente se encuentran reducidos a comunidades aisladas en el norte de Argentina, sudeste de Bolivia y Brasil, pero que en el pasado tuvieron una extensión mayor y continua en América del Sur (tabla 3). *Astronium urundeuva* es considerado como un indicador confiable de este tipo de vegetación (Gosling *et al.*, 2003; Mayle, 2004; Mayle *et al.*, 2004) y apoya la hipótesis de la existencia de una formación continua de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos en el este de América del Sur y la existencia del arco Pleistocénico propuesto por Prado y Gibbs (1993). Los registros paleoxilológicos del NEA no sólo amplían el área de distribución de *Astronium* más al sur y este que en la actualidad, sino también que avalan la postura propuesta por Prado (2000) para los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos.

La ocurrencia y abundancia de Anacardiaceae desde el Mioceno Superior soportan la existencia de áreas dominadas por bosques tropicales caducifolios y/o siempreverdes integrados por especies arbóreas y arbustivas. Los taxones fósiles estarían adaptados tanto a condiciones semiáridas como a húmedas conformando bosques secos y húmedos.

CONSIDERACIONES FINALES

1. El conjunto de evidencias paleobotánicas permite sugerir que las Anacardiaceae fueron abundantes y tuvieron una alta riqueza específica durante el Cenozoico Tardío en el NEA.

2. Los valores de V y el M obtenidos en los taxa fósiles, demuestran que las especies fueron mesomórficas pero con una marcada orientación hacia condiciones que garantizan la seguridad de los tejidos xilemáticos. Los caracteres anatómicos que contribuyeron a evitar el colapso y optimizar la conducción

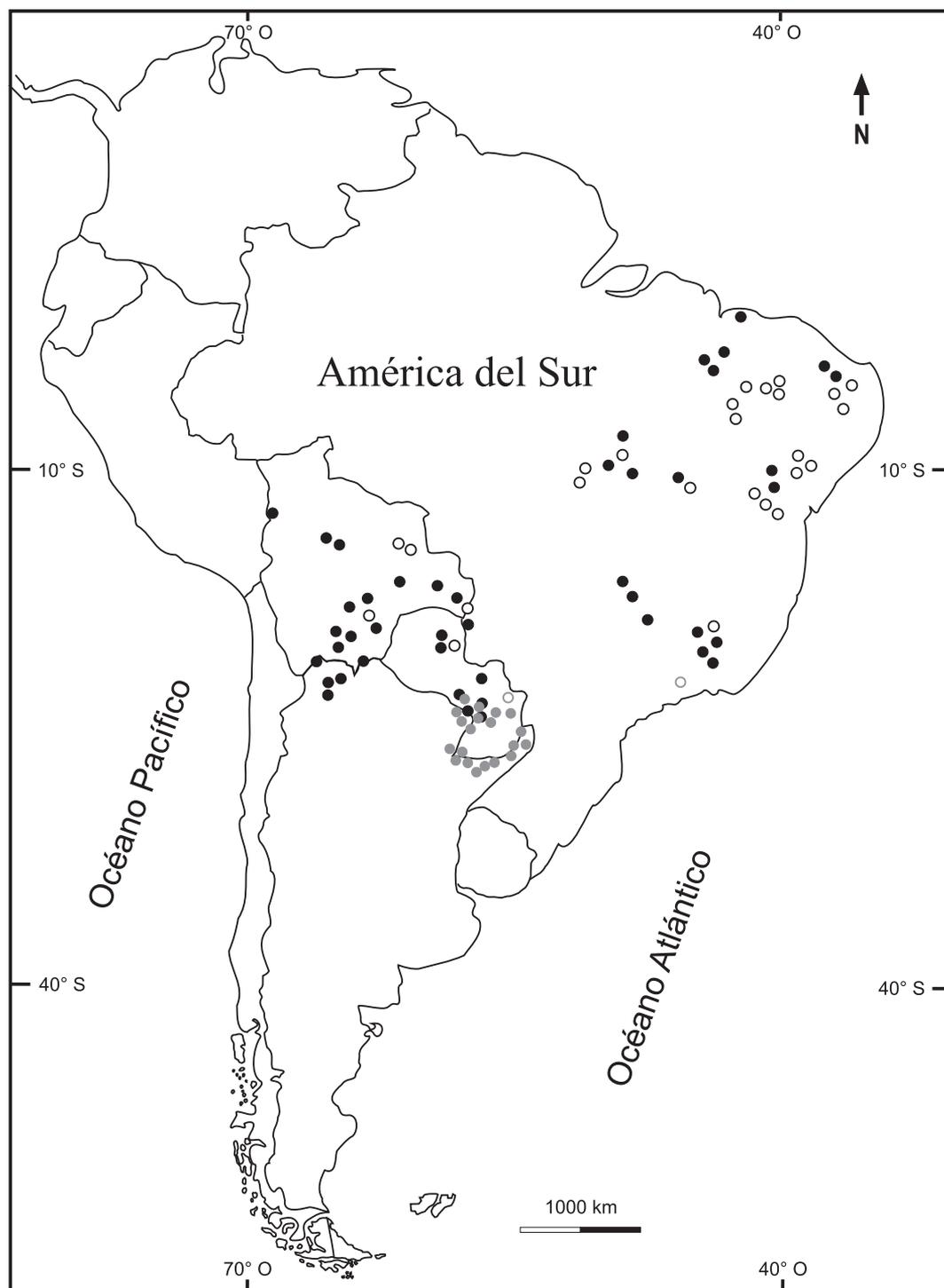


Figura 4. Distribución geográfica de *Astronium balansae* (círculos grises) y *Astronium urundeuva* (círculos negros). Los símbolos sólidos corresponden a ejemplares de herbarios y citados en publicaciones recientes y los símbolos huecos son citados en listas florísticas (tomado y modificado de Prado y Gibbs, 1993).

Anexo 1. Listado de los ejemplares preservados como palinomorfos, impresiones foliares y maderas permineralizadas asignados a la Familia Anacardiaceae del Cenozoico tardío del Noreste argentino.

Ejemplares	Nº de colección	Formación	Localidad fosilífera	Referencia
<i>Lithraea</i> aff. <i>brasiliensis</i>		Paraná	Pozo Josefina	Anzótegui y Garralla, 1986
<i>Schinus</i> sp.		Paraná	Pozo Josefina	Anzótegui y Garralla, 1986
<i>Astronium</i> sp.		Paraná	Pozo Josefina	Anzótegui y Garralla, 1986
<i>Schinus</i> aff. <i>terebinthifolius</i>	MRVU-IF 105, 106	Paraná	Villa Urquiza	Anzótegui y Aceñolaza, 2008
<i>Astroniumxylon portmannii</i>	MRVU 111	Paraná	Villa Urquiza	Brea <i>et al.</i> , 2001
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	CID-PALBO 22	Paraná	Toma Vieja	Franco y Brea, 2009
<i>Lithraea</i> aff. <i>molloides</i> Engl.		Ituzaingó	Ituzaingó, Villa Olivari y Punta del Rubio	Anzótegui y Lutz, 1987
<i>Schinus</i> sp.		Ituzaingó	Ituzaingó, Villa Olivari y Punta del Rubio	Anzótegui y Lutz, 1987
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	CID-PALBO 26	Ituzaingó	Toma Vieja	Franco, 2009
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	CID-PALBO 78	Ituzaingó	Paraná	Franco, 2011
<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	CID-PALBO 81	Ituzaingó	Curtiembre	Franco, 2011
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	CID-PALBO 27	Ituzaingó	Toma Vieja	Franco, 2009
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	CID-PALBO 88	Ituzaingó	Toma Vieja	Franco, 2011
<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	CID-PALBO 91	Ituzaingó	Arroyo El Espinillo	Franco, 2011
<i>Schinopsixylon herbstii</i>	PB-CTES 2925 y 4909	Ituzaingó	El Brete	Lutz, 1979
<i>Schinopsixylon heckii</i>	MAS-PALEOBOT 266	Ituzaingó	Planta Potabilizadora Paraná	Franco, 2011
<i>Schinopsixylon heckii</i>	CID-PALBO 74	Ituzaingó	Curtiembre	Franco, 2011
<i>Schinopsixylon heckii</i>	PB-CTES 4826 y 4906	"Salto Chico"	Concordia	Lutz, 1979
<i>Schinopsixylon heckii</i>	LPPB 1281	El Palmar	Península Gregorio Soler	Brea, 1999
<i>Schinopsixylon heckii</i>	CID-PALBO 12	El Palmar	Santa Ana	Brea <i>et al.</i> , 2010
<i>Schinopsixylon</i> sp.	CID-PALBO 2	El Palmar	PN El Palmar	Zucol <i>et al.</i> , 2005

hídrica fueron la presencia de vasos agrupados superior al 30%, vasos de tamaño pequeño a extremadamente pequeños, muy cortos, moderadamente numerosos, presencia de traqueidas vasculares, placas de perforación simples y parénquima axial vasicéntrico y confluyente.

3. La presencia de canales secretores radiales y la ausencia de parénquima axial aliforme, aliforme a confluyente y parénquima bandeado en las Anacardiaceae actuales está relacionado con especies de hábito caducifolio. Mientras que, la presencia de parénquima axial apotraqueal y vasicéntrico, porosidad difusa y fibras no septadas en ejemplares actuales de esta misma familia se correlaciona con hábitos siempreverdes. Los ejemplares fósiles de Anacardiaceae del Cenozoico Tardío en el NEA avalan la existencia de áreas dominadas por bosques tropicales caducifolios y/o siempreverdes.

4. Las anacardiáceas fósiles tanto arbóreas como arbustivas estuvieron vinculadas a un clima cálido, adaptados tanto a condiciones xéricas con estacionalidad marcada, conformando áreas boscosas secas, como así también a condiciones más húmedas vinculadas a los cursos de agua, dando origen a bosques ribereños. El método del análogo moderno sugiere que probablemente los taxones fósiles formaron parte de los Bosques Neotropicales Estacionalmente Secos.

5. El deterioro climático ocurrido a nivel mundial durante el Mioceno y la expansión de grandes regiones semiáridas con vegetación xérica es coincidente con los resultados obtenidos en este trabajo.

AGRADECIMIENTOS

Esta contribución fue presentada en el I Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina realizado en septiembre de 2012 en la ciudad de Tucumán. Agradecemos la oportunidad a los organizadores de dicho evento de poder presentar el trabajo extendido en *Acta geológica lilloana*. Los autores expresan su agradecimiento a R. Herbst, a un revisor anónimo y al editor por sus comentarios y sugerencias. Este trabajo es

una contribución al proyecto PICT 2008 N° 0176 (ANPCyT).

BIBLIOGRAFÍA

- Aceñolaza, F. G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana* 3: 91-107.
- Agarwal, M. y S. Gupta. 2008. *Wood Anatomy of Sapindales*. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, 172 pp.
- Anzótegui, L. M. y S. S. Garralla. 1986. Estudio Paleolinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo "Josefina", Provincia de Santa Fe, Argentina). I Parte - Descripción Sistemática. *Facena* 6: 101-177.
- Anzótegui, L. M. y A. I. Lutz. 1987. Paleocomunidades vegetales del Terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 18: 131-144.
- Anzótegui, L. M. y P. G. Aceñolaza. 2008. Macrofloristic assemblage of the Paraná Formation Middle - Upper Miocene in Entre Ríos (Argentina). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 248: 159-170.
- Anzótegui, L. M.; Y. Horn y R. Herbst. 2007. Paleoflora (Fabaceae y Anacardiaceae) de la Formación Andaluha (Plioceno Inferior), provincia de Catamarca, Argentina. *Ameghiniana* 44: 525-535.
- Baas, P.; F. W. Ewers; S. D. Davis y E. A. Wheeler. 2004. Evolution of xylem physiology. En: Hemsley, A. R. y Poole, I. (Eds.), *The evolution of plant physiology*, Linnean Society Symposium Series 21: 273-295. Linnean Society of London, Elsevier Academic Press, Londres.
- Bravard, A. 1858. Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná. Imprenta del Registro Oficial, Paraná. 107 pp. (Reimpresión Imprenta del Congreso de la Nación, 1995).
- Brea, M. 1999. Leños fósiles de Anacardiaceae y Mimosaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno superior), del Departamento Concordia, provincia de Entre Ríos. *Ameghiniana* 36: 63-69.
- Brea, M. y A. F. Zucol. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geology and Paleoenvironments. En: Albert J. y Reis R. (Eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Fresh Water Fishes*: 69-87. University of California Press, Londres.
- Brea, M.; P. G. Aceñolaza y A. F. Zucol. 2001. Estudio paleoecológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 8: 7-17, Buenos Aires.
- Brea, M.; A. F. Zucol y N. Patterer. 2010. Fossil woods from late Pleistocene sediments from El Palmar Formation, Uruguay Basin, Eastern Argen-

- tina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 163: 35-51.
- Brea, M.; A. F. Zucol y M. J. Franco (en prensa). Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Superior) Cuenca Chaco-Paranense, Argentina. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.
- 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 Series in Wood Science, Springer, 448 pp.
- Carlquist, S. 2007. Wood anatomy of Crossosomatales: patterns of wood evolution with relation to phylogeny and ecology. *Rancho Santa Ana Botanic Garden* 24: 1-18.
- Carlquist, S. y D. A. Hoekman. 1985. Ecological wood anatomy of the woody southern Californian flora. *IAWA Bulletin new series* 6: 319-347.
- De Alba, E. 1953. Geología del alto Paraná en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaiingó y Posadas. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 8: 129-161.
- Franco, M. J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaiingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587-604.
- Franco, M. J. 2011. Estudios paleobotánicos de la Formación Ituzaiingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del Río Paraná, Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba (inédito) 368 p. Córdoba.
- Franco, M. J. y M. Brea. 2008. Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: Registro de bosques secos mixtos. *Ameghiniana* 45: 699-718.
- Franco, M. J.; M. Brea; O. Orfeo y A. F. Zucol (en prensa). La Paleoflora de la Formación Ituzaiingó, Argentina. Publicación Especial de la Asociación Paleontológica Argentina.
- Gosling, W. D.; F. E. Mayle; T. J. Killeen; M. Siles; L. Sanchez y S. Boreham. 2003. A simple and effective methodology for sampling modern pollen rain in tropical environments. *The Holocene* 13: 613-618.
- Gupta, S. y M. Agarwal. 2008. Wood anatomy of Anacardiaceae from India with special reference to the systematic position of *Rhus*. *IAWA Journal* 29: 79-106.
- Herbst, R. 1971. Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 26: 221-243.
- Herbst, R.; J. N. Santa Cruz y L. L. Zabert. 1976. Avances en el conocimiento de la estratigrafía de la Mesopotamia Argentina, con especial referencia a la provincia de Corrientes. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 7: 101-121.
- 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 D. Kröhling. 2007. La Formación El Palmar (informalmente Fm Salto Chico) y el acuífero San Salvador. Entre Ríos. V Congreso Argentino de Hidrogeología. Resúmenes: 433-441, Paraná.
- Iriondo, M. H. y D. Kröhling. 2008. Cambios ambientales en la cuenca del Uruguay (desde el Presente hasta dos millones de años atrás). Colección Ciencia y Técnica, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Santa Fe, 360 pp.
- León, W. J. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Botánica Venezuelica* 28: 257-273.
- Lindorf, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal* 15: 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.
- Manchester, S. R. 1977. Wood of *Tapirira* (Anacardiaceae) from the Paleogene Clarno Formation of Oregon. *Review of Palaeobotany and Palynology* 23: 119-127.
- 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.
- Mayle, F. E.; D. J. Beerling; W. D. Gosling y M. B. Bush. 2004. Responses of Amazonian ecosystems to climatic and atmospheric CO₂ changes since the Last Glacial Maximum. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 359: 499-514.
- Moglia, G. y A. M. Giménez de Bolzón. 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.
- Muñoz, J. D. 2000. Flora fanerógamica Argentina. Fascículo 65. 153. Anacardiaceae. Proflora, Córdoba, 29 pp.
- Parra, J. S. 2010. Determinación de índices de vulnerabilidad y mesomorfía en especies de Laurales de la selva San Eusebio (Mérida, Venezuela). *Pittieria* 34: 13-22.
- Pennington, R. T.; D. E. Prado y C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27: 261-273.

- Pennington, R. T.; M. Lavin; D. E. Prado; C. A. Pen-dry; S. K. Pell y C. A. Butterworth. 2004. His-torical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 359: 515-358.
- Prado, D. E. 1995. Selva pedemontana: contexto re-gional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: Brown, A. D. y Grau, H. R. (Eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo en las Selvas Subtropicales de Montaña: 19-52*. Laboratorio de Investigaciones Ecologicas de las Yungas, Tucumán.
- Prado, D. E. 2000. Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany* 57: 437-461.
- Prado D. E. y P. E. Gibbs. 1993. Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 902-927.
- Poole, I. y P. F. van Bergen. 2006. Physiognomic and chemical characters in wood as paleoclimate proxies. *Plant Ecology* 182: 175-195.
- Ramírez, J. L. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2002. A diverse assemblage of Anacardiaceae from Oli-gocene sediments, Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexico. *American Journal of Botany* 89: 535-545.
- Rimoldi, H. 1962. Aprovechamiento del río Uruguay en la zona de Salto Grande. *Anales de las Primeras Jornadas Geológicas Argentinas. Actas* 2: 287-310, Buenos Aires.
- Roth, I y A. M. Giménez de Bolzón. 1997. Argentine Chaco Forest. Dendrology, tree structure, and economic use. 1- The Semid-arid Chaco. *Encyclo-pedia of Plant Anatomy*, Berlín, 180 pp.
- Roth, I. y A. M. Giménez de Bolzón. 2006. Argentine Chaco Forests. Dendrology, tree structure, and economic use. 2. The Humid Chaco. *Encyclo-pedia of Plant Anatomy*, Berlín, 204 pp.
- Segala Alves, E. y V. Angylossy-Alfonso. 2000. Ecolo-gical trends in the wood anatomy of some bra-zilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal* 21: 3-30.
- Stevens, P. F. (2001 en adelante). *Angiosperm Phylo-geny Website*. Version 12, July 2012 [31/08/12]. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Schweingruber, F. H.; A. Börner y E. D. Schulze. 2008. *Atlas of woody plant stems. Evolution, structure and environmental modifications*. Springer, Germany, 229 pp.
- Tortorelli, L. A. 1956. *Maderas y Bosques argentinos*. Acme Editorial, Buenos Aires, 910 pp.
- Wheeler, E. A. y P. Baas. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its signifi-cance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Bulletin new series* 12: 275-332.
- Wheeler, E. A. y P. Baas. 1993. The potentials and limitations of dicotyledonous wood anatomy for climatic reconstructions. *Paleobiology* 19: 487-498.
- Wheeler, E. A.; P. Baas y S. Rodgers. 2007. Variati-ons in dicot Wood anatomy: A global analysis based on the InsideWood database. *IAWA Journal* 28: 229-258.
- Woodcock, D. W. 1994. Occurrence of woods with a gradation in vessel diameter across the ring. *IAWA Journal* 15: 377-385.
- Zachos, J.; M. Pagani; L. Sloan; E. Thomas y K. Bil-lups. 2001. Trends, rhythms and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science* 292: 686-693.
- Zucol, A. F.; M. Brea, y A. Scopel. 2005. First record of fossil Wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in El Palmar Nacional Park (Argentina). *Journal of South American Earth Sciences* 20: 33-43.
- Zuloaga, F. O.; O. Morrone y D. Rodríguez. 1999. Análisis de la biodiversidad en plantas vasculares de la Argentina. *Kurtziana* 27: 17-167.