

# Registro fósil y distribución de *Anadenanthera* en Argentina desde el Mioceno hasta la actualidad

## *Fossil record and distribution Anadenanthera in Argentina from the Miocene to the present*

L. Fernández-Pacella

Universidad Nacional del Nordeste, Centro de Ecología Aplicada del Litoral, CONICET, Ruta 5, km 2.5, CP 3400-Corrientes, Argentina. Email: [lionelpacella@yahoo.com.ar](mailto:lionelpacella@yahoo.com.ar)

### RESUMEN

En la actualidad Fabaceae, es una de las familias dominantes de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (*Seasonally Dry Tropical Forests*, SDNF o Bosques Secos Estacionales Neotropicales, BSEN). El género *Anadenanthera*, que integra dicha familia, tiene amplia distribución geográfica en el continente sudamericano y las Antillas, pero en Argentina sólo está presente *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* en el norte del país y sus registros están representados a partir del Mioceno Inferior hasta la actualidad por medio de palinomorfos y leños permineralizados. El objetivo central de este trabajo es contribuir a la comprensión en el marco de la historia del género *Anadenanthera* durante el Neógeno y Cuaternario en Argentina, sobre la base de la revisión e integración de los antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos disponibles que han afectado al género en el país. Los materiales fósiles estudiados provienen de diversas formaciones geológicas de Argentina: Formación Chenque (Mioceno Inferior), Formación Paraná (Mioceno Medio), Formación San José (Mioceno Medio), Formación Ituzaingó (Plioceno) y Esteros de Iberá (Holoceno). El material encontrado en la Formación Chenque es referido a *Polyadopollenites* coincide con el material descripto para el Mioceno Medio del centro-este de Argentina y para el Plioceno del noreste de Argentina. Por otra parte en la Formación Paraná e Ituzaingó se estudiaron ejemplares de leños permineralizados correspondientes a *Anadenantheroxylon villaurquisense*, por último, el ejemplar hallado en el Holoceno de los Esteros de Iberá en la provincia de Corrientes corresponde a *Anadenanthera colubrina* var. *macrocarpa*. Con estos datos se puede concluir que *Anadenanthera* tuvo un registro geográfico amplio entre el Mioceno y Holoceno de Argentina, fue hallado en sedimentos del Mioceno Inferior de la Patagonia formando parte de una Paleoflora Subtropical. Desde el Mioceno Medio-Superior el género conformó parte de la vegetación del nordeste argentino constituyendo bosques xerófilos. Su último registro equivale al Holoceno Medio de sedimentos provenientes de los Esteros del Iberá, integrando la vegetación regional e indicando una vegetación abierta características de ambientes secos. Por último, es de destacar que la sucesión espacial y temporal del género *Anadenanthera* en la Argentina habría estado íntimamente asociada a los eventos tectónicos y climáticos acaecidos durante el Neógeno y Cuaternario.

**Palabras clave:** Registros fósiles; *Anadenanthera*; Argentina; Migración; Cambios climáticos.

### ABSTRACT

Currently Fabaceae, is one of the dominant families of the Seasonally Dry Tropical Forests or Neotropical seasonal dry forests. *Anadenanthera* which integrates the family, has wide geographical distribution in South America and the West Indies, but in Argentina it's only present *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* in north of country and

---

Recibido el 14 de julio de 2014 / Aceptado el 26 de enero de 2015 / Publicado online el xx de mayo de 2015

**Citation / Cómo citar este artículo:** L. Fernández-Pacella (2015). Registro fósil y distribución de *Anadenanthera* en Argentina desde el Mioceno hasta la actualidad. Estudios Geológicos 71(1): e031. <http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41834.343>.

**Copyright:** © 2015 CSIC. This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution-Non Commercial (by-nc) Spain 3.0 License.

their records are represented from the Miocene to the present through palynomorphs and mineralized woods. The main objective of this work is to contribute to the understanding in the context of the history of *Anadenanthera* during the Neogene and Quaternary in Argentina, on the basis of the review and integration of the paleobotanical history, geological and climatic available that have affected the genre in the country. Studied fossil materials come from different geological formations of Argentina: Chenque Formation (Miocene), Paraná Formation (Middle Miocene), San José Formation (Middle Miocene), Ituzaingó Formation (Pliocene) and Iberá (Holocene). The material found on the Chenque Formation is referred to *Polyadopollenites* coincides with the described material for the Middle Miocene of the central-eastern Argentina and the Pliocene of northeast Argentina. On the other hand in Paraná and Ituzaingó Formation studied sample of mineralized woods of *Anadenantheroxylon villaurquisense*, finally the sample found in Holocene of Iberá Corrientes Province corresponds to *Anadenanthera colubrina* var. *macrocarpa*. With these data it can be concluded that *Anadenanthera* had a wide geographical record in Miocene and Holocene of Argentina, it was found in sediments from the lower Miocene of Patagonia by integrating a Subtropical Paleoflora. From the Middle-Upper Miocene integrated the vegetation in northeast Argentine constituting xerophiles forests. Their last record is equivalent to the Middle Holocene of sediments from Iberá integrating the regional vegetation and indicating an open vegetation characteristics of dry environments. Finally it's noteworthy that the spatial and temporal succession of *Anadenanthera* in Argentina, would have been intimately associated with tectonic and climatic events occurred during the Neogene and Quaternary.

**Keywords:** Fossil records; *Anadenanthera*; Argentina; Migration; Climatic changes.

## Introducción

En la actualidad Fabaceae, es una de las familias dominantes de los Bosques Tropicales Estacionalmente Secos (*Seasonally Dry Tropical Forests*, SDNF o Bosques Secos Estacionales Neotropicales, BSEN) (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2004). El género *Anadenanthera* Speg. integra dicha familia, la subfamilia Mimosoideae y el orden Fabales, posee dos especies: *A. colubrina* (Vell.) Brenan y *A. peregrina* (L.) Speg. con dos variedades cada una *A. colubrina* var. *cebil* (Griseb.) Reis y *A. colubrina* var. *colubrina*, *A. peregrina* var. *falcata* (Benth.) Reis y *A. peregrina* var. *peregrina* (Torres & Repke, 2006). Tiene amplia distribución geográfica en el continente sudamericano y las Antillas, prefiere los hábitats de sabanas, se adapta a diferentes altitudes y crece en suelos fértiles, con moderados a altos niveles de PH y nutrientes. Se la incluye en diversas formaciones vegetales, desde los bosques altos en lugares húmedos a matorrales en las zonas más secas (Fig. 1) (Prado & Gibbs, 1993; Prado, 2010).

En América del Sur, existen tres regiones donde la distribución de *A. colubrina* var. *cebil* y *A. colubrina* var. *colubrina* es mayor: 1) región de Caatingas, que se encuentra en el Nordeste de Brasil, 2) región de Misiones, abarca desde el NE de Argentina, E de Paraguay y S de Brasil, donde es común pero rara vez dominante y 3) Piedemonte subandino, que se extiende desde Santa Cruz de la Sierra (Bolivia) hasta Tucumán y E de Catamarca en Argentina, donde es considerado elemento

importante, a pesar de que actualmente el porcentaje de *Anadenanthera* disminuyó con respecto a la vegetación original. (Prado & Gibbs, 1993).

En Argentina sólo está presente *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* en el norte del país (Zuloaga & Morrone, 1999), llamada comúnmente angico, curupay o cebil colorado. Es un árbol heliófilo de 10–25 metros de altura, fuste levemente tortuoso, copa aplanada con apariencia de plumas. Hojas compuestas, alternas, bipinadas. Inflorescencias en capítulo globoso axilares con flores blancas. Frutos en vainas achatadas, coriáceas de color castaño, semillas redondeadas. El polen se presenta siempre formando políadas elipsoidales, de 12 granos (rara vez 8) (Guinet, 1981; Caccavari & Dome, 2000). La especie es dominante en el Distrito de las Selvas de Transición o Pedemontana en la provincia de las Yungas, en llanuras, al pie de montañas y cerros bajos (Cabrera, 1976), en la Provincia Paranaense (selva paranaense), en sitios bien drenados y en el extremo oriental del Chaco subhúmedo, en los márgenes y bancos de los ríos (Altschul, 1964; Demaio *et al.*, 2002).

Los primeros registros fósiles asignados a esta familia fueron granos de polen hallados en los estratos de la localidad de Esgueira (Portugal) de edad Maastrichtiano, correspondiente al Cretácico Superior, de los cuales la mayoría de ellos fueron incluidos en la subfamilia Caesalpinioideae (Magallón *et al.*, 1999). En general el polen y microfósiles de varias especies de las subfamilias Mimosoideae y Papilionoideae, así como también otros microfósiles de las Caesalpinioideae, no

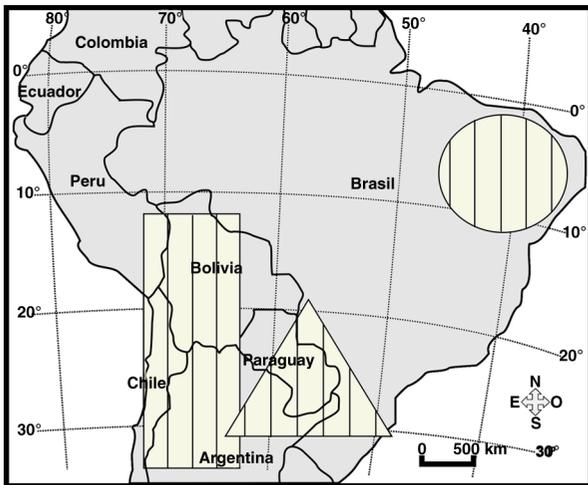


Fig. 1.— Núcleos de distribución actual de *Anadenanthera* (Extraído y modificado de Prado y Gibbs, 1993). Área circular: Núcleo Caatingas. Área triangular: Núcleo Misiones. Área rectangular: Núcleo Piedemonte Subandino.

están bien documentadas hasta el Eoceno (50 Ma) (Guinet & Salard-Chebouldaef, 1975).

En Argentina el género *Anadenanthera* Speg., está representado a partir del Mioceno Temprano hasta la actualidad por medio de polinomos y leños pemineralizados.

El objetivo central de este trabajo es contribuir a la comprensión en el marco de la historia del género *Anadenanthera* durante el Neógeno y Cuaternario en Argentina, sobre la base de la revisión e integración de los antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos disponibles que han afectado al género en el país.

**Materiales y Métodos**

Los materiales fósiles (palinomos y leños fósiles) utilizados en este trabajo, son todos los publicados, hasta el momento, sobre el género en la República Argentina. Estos fueron hallados en diferentes formaciones geológicas desde el Mioceno hasta la actualidad (Fig. 2):

- *Acacia* sp., políades provenientes de la Formación Paraná del Mioceno Medio-Superior. Los estudios paleopalínológicos fueron realizados por Gamero (1981), Anzótegui & Garralla (1982, 1986), Garralla (1989) y Anzótegui (1990), sobre muestras de *cutting* desde los -246 m hasta los

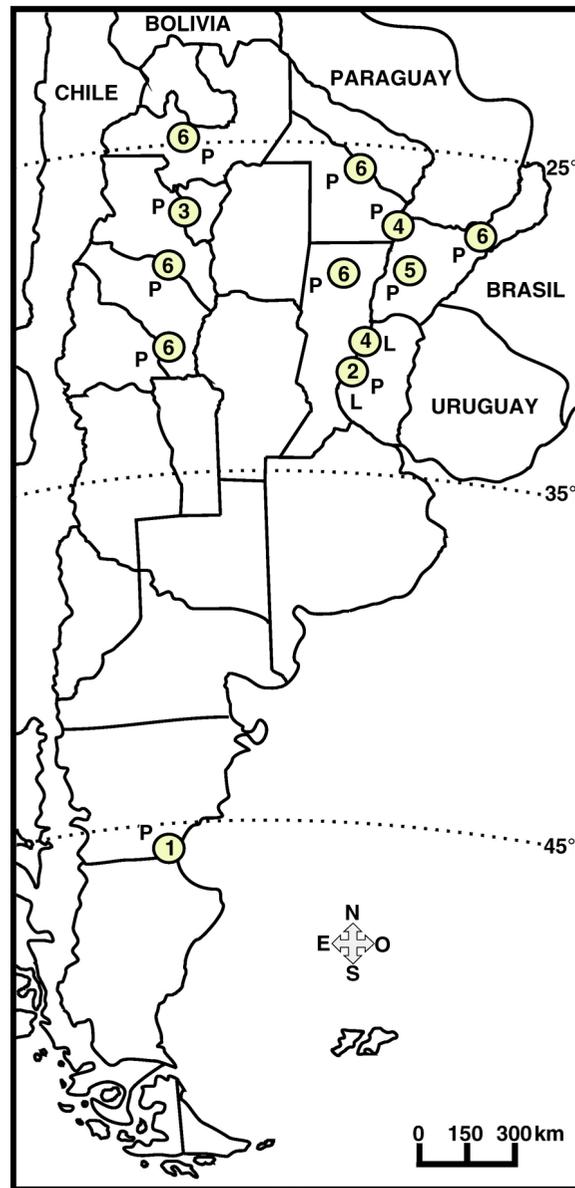


Fig. 2.— Registro fósil de *Anadenanthera* en Argentina: 1. Polen de la Formación Chenque (Mioceno Inferior). 2. Polen y Leño de la Formación Paraná (Mioceno Medio). 3. Polen de la Formación San José (Mioceno Medio). 4. Polen y Leño de la Formación Ituzaingó (Plioceno). 5. Polen de los Esteros del Iberá (Holoceno). 6. Polen actual. P: registro polínico. L: registro xilológico.

-135 m de profundidad, y provienen de una perforación de YPF denominada Pozo Josefina en la provincia de Santa Fe.

- *Anadenanthera* aff. *macrocarpa* (Benth.) Brenan, políade procedente de la Formación Ituzaingó del Plio-Pleistoceno, de las localidades de Punta Rubio, Ituzaingó y Villa Olivari,

en la provincia de Corrientes (Caccavari & Anzótegui, 1987).

- *Anadenantheroxylon villaurquisense* Brea, Aceñolaza y Zucol 2001 *emend* fragmentos de leños permineralizados provenientes de la Formación Paraná (Mioceno Medio-Tardío) y de la Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno) (Brea *et al.*, 2001, 2013; Franco & Brea, 2013).
- *Anadenanthera* sp., políade procedente de los sedimentos de fondo de las lagunas San Juan Poriahú y San Sebastián del Holoceno Medio, en los esteros del Iberá, en la provincia de Corrientes (Fernandez-Pacella, 2009).
- *Polyadopollenites* sp., políade proveniente de la Formación Chenque del Mioceno Inferior, aflorante en los alrededores de Comodoro Rivadavia, en la provincia de Chubut (Barreda, 1989, Caccavari & Barreda, 1992). Otra cita del mismo género proviene de la Formación

San José del Mioceno Medio, de las localidades del Km 107 y Río Salinas, en la provincia de Tucumán (Mautino, 2009).

## Resultados

*Polyadopollenites* sp. (Fig. 3A), morfogénero que denomina a políades de forma subcircular a oval, de simetría variable (con dos ejes de simetría más o menos iguales y uno más pequeño), de contorno circular, formado por 12 mónades. Exina tectada, verrucada. Mónades poradas, con poros ubicados en la cara distal del grano. Este morfogénero fue asignado por Barreda (1989) y Barreda & Caccavari (1992) a granos hallados en sedimentos del Mioceno Inferior de la Patagonia Argentina, indicando su afinidad con el género *Anadenanthera* aff. *macrocarpa*, del Grupo Piptadenia, de la tribu Mimoseae. Posteriormente, Mautino (2009) las describe y las

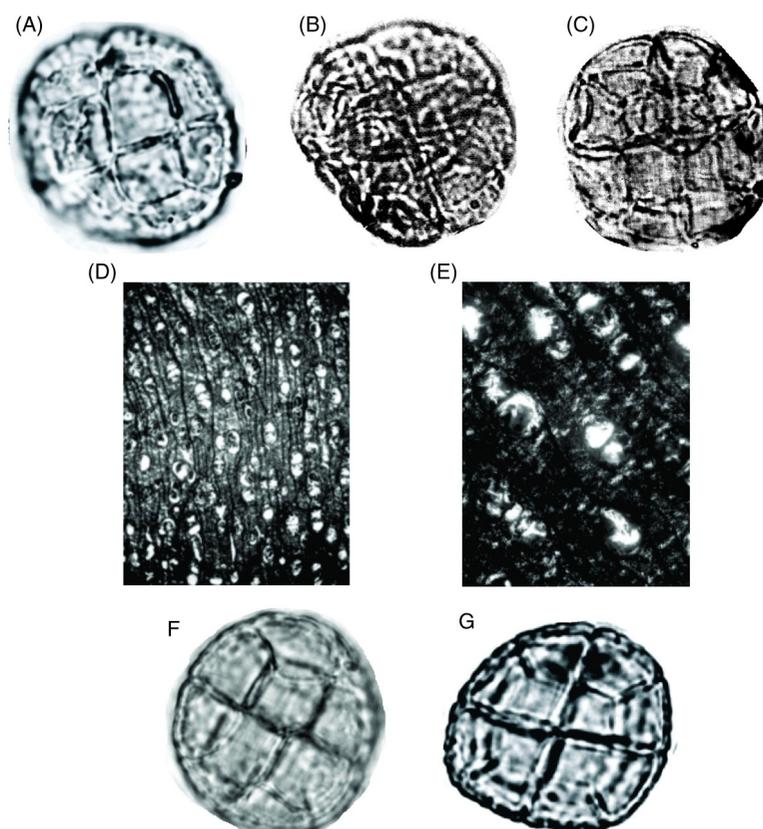


Fig. 3.— A, *Polyadopollenites* (Extraído y modificado de Caccavari y Barreda, 1992); B, *Acacia* (Extraído y modificado de Anzótegui y Garralla, 1986); C, *Anadenanthera* aff. *macrocarpa* (Extraído y modificado de Caccavari y Anzótegui, 1987); D-E, *Anadenantheroxylon villaurquisense* (Extraído y modificado de Brea *et al.*, 2001); F, *Anadenanthera* sp. (Extraído y modificado de Fernández-Pacella, 2009); G, *Anadenanthera collubrina* var. *cebil* (Extraído y modificado de Caccavari y Dome, 2006).

cita para el Mioceno Medio de la provincia de Tucumán. Según este autor, su morfología polínica coincide en todos sus caracteres con el material descrito por Anzótegui y Garralla (1986) como *Acacia* sp. 2 (Fig. 3B), para el Mioceno Medio-Tardío de la provincia de Santa Fe. Razón por la cual pasa el género *Acacia* sp. 2 a sinonimia de *Polyadopollenites* sp. y designa a *A. colubrina* su afinidad botánica actual.

Caccavari & Anzótegui (1987), en un estudio sobre el polen fósil de las Mimosoideae del Plioceno Superior de la provincia de Corrientes describieron y determinaron políades como *Anadenanthera* aff. *macrocarpa* (Fig. 3C), señalando su afinidad con la especie actual *A. macrocarpa*. Es de destacar que *A. macrocarpa* es sinónimo de *A. colubrina* var. *colubrina* (Zuloaga *et al.*, 2008).

*Anadenantheroxylon villaurquisense* (Fig. 3D y E) fue dado a conocer por Brea *et al.* (2001) a partir de un estudio paleoixilológico de la Formación Paraná, del Mioceno Medio-Superior de la provincia de Entre Ríos. Se corresponde a ejemplares de leños permineralizados que se caracterizan por poseer porosidad difusa, poros escasos, pequeños y solitarios, placa de perforación simple, parénquima para-traqueal vasicéntrico completo de forma romboidal y bandeado, numerosos radios uniseriados, rara vez biseriados. Según los autores, la especie presenta características propias del grupo Piptadenia y propusieron el morfogénero *Anadenantheroxylon* con el fin de identificar leños fósiles afines al género actual *Anadenanthera*.

*Anadenanthera* sp. (Fig. 3F), se corresponde a políades halladas con frecuencia en sedimentos de fondo de lagunas, depositados durante el Holoceno Medio, en el noroeste de los Esteros del Iberá, en la provincia de Corrientes. Dichas políades muestran características morfológicas semejantes a la única especie presente actualmente en Argentina, *A. colubrina* var. *cebil*. (Fig. 3G), ambas especies tienen políades elipsoidales, formadas por 12 granos de polen dispuestos irregularmente, o aplanadas de contorno circular, o también por 16 granos de polen dispuestos regularmente. Poros en número de 4 o 3, de 2,3-2,8  $\mu\text{m}$  de diámetro, ubicados en posición subdistal. Exina de 1,3  $\mu\text{m}$  de espesor en la cara distal de los granos y superficie verrucosa, con verrugas de 1  $\mu\text{m}$  de diámetro (Fernandez-Pacella, 2013).

## Discusión y Conclusión

A partir del Mioceno Inferior, el género *Anadenanthera* formó parte de la vegetación predominante de las tierras bajas (zona costera) del centro-este de la Patagonia, donde se habrían desarrollado en los bosques premontanos junto a Palmae (*Monosulcites subverrucatus* Pocknall) y Proteaceae (*Proteacidites obscurus* Cookson y *P. pseudomoides* Stover). Todas, bajo condiciones paleoambientales siempre húmedas con temperaturas cálidas o templadas cálidas (Barreda, 1989). Por otra parte, Barreda y Caccavari & Barreda (1992) señalan que la presencia del género en floras de la Patagonia argentina podría ratificar la confluencia de dos floras durante este período, la de América del Sur con la de Australia-Nueva Zelanda (antes de la apertura del pasaje de Drake) siendo la Antártida, el lazo entre ambos continentes y la que permitió el desarrollo de comunidades con un gran número de elementos compartidos. Estas Paleofloras se habrían desarrollado como consecuencia de un evento de calentamiento global que caracterizó al Mioceno Inferior-Medio (Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 1997; Zachos *et al.*, 2001). Este evento de calentamiento habría tenido profundas consecuencias en la composición y estructura de la vegetación, mostrando un marcado predominio de taxa de distribución neotropical y una disminución ostensible de los taxa templados-fríos (Hinojosa, 1996; Hinojosa & Villagrán, 1997; Troncoso, 1991).

Durante el Mioceno Medio, *Anadenanthera* integró las floras del noroeste de Argentina (Valle de Santa María) constituyendo paleocomunidades de bosque higrófilo en donde predominaban las Mirtáceas (*Myrtipites* sp., *Myrtipites annulatus* Cookson, *Syncolporites minimus* Leffingwell, *Myrtaceidites parvus* Cookson & Pike), Ulmaceae (*Ulmipollenites undulosus* Wolf), y otras Fabáceas (*Rhoipites exiguus* Pocknall (Mautino, 2009). Estas evidencias junto a los registros de hojas y frutos, confirman la existencia de condiciones climáticas cálidas, estacionalmente secas y localmente húmedas, con desarrollo de cuerpos ácuos que permitieron la existencia de estos bosques y vegetación higrófila durante este período en el noroeste de Argentina. (Anzótegui, 2006, Anzótegui & Herbst, 2004).

Desde el Mioceno Medio-Superior el género conformó parte de la vegetación del nordeste argentino (provincia de Santa Fe y Entre Ríos) constituyendo, junto a *Astronium* Jacq., *Celtis* L., *Schinus* L. y *Janusia* A. Juss., bosques semi-decíduos secos (Brea *et al.*, 2013). Después del óptimo climático del Mioceno Inferior-Medio, las temperaturas y precipitaciones experimentaron descensos, asociados a un incremento de la diferencia térmica entre temperaturas extremas. Hacia finales del Neógeno, desde el Mioceno Medio a Plioceno, una serie de factores habrían determinado un aumento de la aridez en los subtropicos de Sudamérica (Hinojosa & Villagrán, 1997; Latorre *et al.*, 1997; Villagrán & Hinojosa, 1997). Entre ellos se destaca la separación de Sudamérica de Antártida, subsecuente glaciación del oeste de Antártida y generación de la corriente circumpolar y Corriente de Humboldt (Hinojosa & Villagrán, 1997; Villagrán & Hinojosa, 1997). La interacción de todos estos factores, sumados al efecto de sombra de lluvias generado por el levantamiento final de la Cordillera de los Andes, en el Plioceno-Pleistoceno, habría determinado la expansión de floras semi-decíduas secas.

Siguiendo a Pennington *et al.* (2004) los bosques semi-decíduos secos fueron remplazados luego por la denominación “Bosques Tropicales Estacionalmente Secos o *Seasonally Dry Tropical Forests* (SDNF)”, desarrollados bajo condiciones más húmedas y cálidas que en la actualidad en las mismas latitudes (Anzótegui & Aceñolaza, 2008). Recientemente el hallazgo de *Anadenantheroxilon villaurquisense* en sedimentos del Plioceno-Pleistoceno, correspondiente a la Formación Ituzaingó en la localidad de Paraná (provincia de Entre Ríos) confirma la continuidad del género en la región (Franco & Brea, 2013).

Más tarde (alrededor de los 4000 años A.P) y más al norte de Argentina, en la provincia de Corrientes, *Anadenanthera* sp. junto a *Arecastrum* (Drude) Becc., *Astronium balansae* Engl., *Tecoma stans* (L.) Juss. ex Hunth, *Prosopis* L. y *Schinus* integraron la vegetación regional de los Esteros del Iberá, indicando una vegetación abierta características de ambientes secos (Fernandez-Pacella *et al.*, 2011). Alrededor de los 3500 años A.P., para el Norte de la provincia de Santa Fe, Garralla (1998) destacó también el predominio de vegetación de bosque

xerohalófilo y el desarrollo de condiciones climáticas secas, al igual que Iriondo (2010) quién destaca la presencia, al sur del Iberá, campos de dunas eólicas generadas durante las etapas secas del Holoceno Medio y Superior (Fernandez-Pacella, 2013).

De lo expuesto se desprende que *Anadenanthera* En la composición fitogeográfica de ésta destacaba el predominio de elementos cálidos (Neotropical, Pantropical y Australasiano) y la disminución del elemento Austral Antártico (Hinojosa & Villagrán, 1997). Se habría desarrollado bajo condiciones climáticas relativamente más cálidas y lluviosas, aunque con tendencia hacia la sequía estival (Latorre *et al.*, 1997). Esta flora se correlacionó con un evento de calentamiento global y aumento de las temperaturas medias. Sin embargo, la creciente sombra de lluvia de los Andes, con alturas al menos la mitad de las actuales (Gregory-Wodzicki, 2000b), ya estaba afectando negativamente la influencia de la lluvia procedente del este.

Desde el Mioceno Medio-Superior el género conformó parte de la vegetación del nordeste argentino constituyendo bosques xerófilos. El clima en el cual se habrían desarrollado estas paleocomunidades sería cálido con condiciones particulares que van de húmedo a semi-árido, puesto que la flora del SO de la Mesopotamia argentina demuestra la existencia de una heterogeneidad de ambientes que permitió la existencia de diferentes tipos de comunidades vegetales (Brea *et al.*, 2013). Los invertebrados y vertebrados registrados en la Formación Paraná apoyan la existencia de un clima más cálido que el presente para las mismas latitudes (Cione *et al.*, 2000, 2005, 2009; Pérez *et al.*, 2013).

Su último registro equivale al Holoceno Medio de sedimentos provenientes de los Esteros del Iberá, integrando la vegetación regional e indicando una vegetación abierta características de ambientes secos. Según Iriondo (1997; ver también: Iriondo & García, 1993) durante el Holoceno Medio-Superior, un centro anticiclónico estacional de la Patagonia habría llegado hasta el sur de Corrientes y regiones vecinas con fuertes implicancias en la organización del paisaje, produciendo condiciones climáticas semiáridas y vientos secos, erodando el loess del Pleistoceno y sedimentando una capa delgada de loess en una superficie próxima a los 1.600.000 km<sup>2</sup> y varios campos de arena.

Por último, es de destacar que la sucesión espacial y temporal del género *Anadenanthera* en la Argentina habría estado íntimamente asociada a los eventos tectónicos y climáticos acaecidos durante el Neógeno y Cuaternario. Actualmente el género presenta un patrón de distribución fragmentario, en forma de arco, en el continente sudamericano, desde el NE del Brasil y E de Paraguay hasta el NE de Argentina, se extiende luego por el Bosque Pedemontano Subandino del SO de Bolivia y noroeste de Argentina, y a lo largo de valles secos interandinos de Bolivia y Perú (Prado & Gibbs, 1993). Según Zuloaga & Morrone (1999), en Argentina el género se encuentra confinado al noreste y noroeste del país habitando principalmente bosques secos estacionales. Al noroeste (provincias de Catamarca, Córdoba, Jujuy, Salta y Tucumán) el género convive con dos tipos de clima diferentes: por un lado, el clima árido de alta montaña, semidesértico, y por el otro el de las sierras que se caracteriza por su clima subtropical seco y cálido, mientras que al noreste de Argentina (provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Misiones y Santa Fe) convive, hacia la Subregión Chaqueña, con un clima subtropical de veranos cálidos y húmedos, e inviernos templados y secos, contrario a la Subregión Mesopotámica donde el clima es cálido y húmedo hacia el norte, y templado y seco al oeste (Carnevali, 1994).

Esta distribución discontinua y disyunta de los bosques secos estacionales fue propuesta como un nuevo dominio fitogeográfico: Bosques Secos Estacionales Neotropicales, y se estableció a *A. colubrina* var. *cebil* como la especie arbórea más característica (Prado, 2000).

## Referencias

- Altschul, S. (1964). A taxonomic study of the genus *Anadenanthera*. Contributions of the Gray Herbarium, 193: 3–65.
- Anzótegui, L. (1990). Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) “Pozo Josefina”, Provincia de Santa Fé, Argentina. II Parte: Paleocomunidades. FACENA, 9: 75–86.
- Anzótegui, L. (2006). Paleofloras del Mioceno en los Valles Calchaquies, Noroeste de Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, 266 pp.
- Anzótegui, L. & Garralla, S. (1982). Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo “Josefina”, Provincia de Santa Fe, Argentina). 1° Parte - Descripciones Sistemáticas. 3er Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía. Corrientes, Resúmen, 32.
- Anzótegui, L. & Garralla, S. (1986). Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno Superior) (Pozo “Josefina”, Provincia de Santa Fe, Argentina). 1° Parte - Descripciones Sistemáticas. FACENA, 6: 101–178.
- Anzótegui, L. & Herbst, R. (2004). Megaflores (hojas y frutos) de la Formación San José (Mioceno Medio) en Río Seco, departamento Santa María, provincia de Catamarca, Argentina. Ameghiniana, 41 (3): 423–436.
- Anzótegui, L. & Aceñolaza, P. (2008). Macrofloristic assemblages of the Paraná Formation (Middle-Upper Miocene) in Entre Ríos (Argentina). Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, 2: 159–170.
- Barreda, V. (1989). Palinología estratigráfica de las sedimentitas Terciarias del “Patagoniano” en los alrededores de la ciudad de Comodoro Rivadavia, provincias de Chubut y Santa Cruz. Tesis doctoral, Universidad Nacional de Buenos Aires, 362 pp.
- Brea, M.; Aceñolaza, P. & Zucol, A. (2001). Estudio paleoecológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. Asociación Paleontológica Argentina. Publicación Especial 8. XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, 7–17.
- Brea, M.; Zucol, A. & Franco, M.J. (2013). Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno Tardío), Cuenca Chaco-Paranaense, Argentina. En: El Neógeno de la Mesopotamia argentina (Brandoni, D. & Noriega, J. Eds.), Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, Buenos Aires, 14: 28–40.
- Cabrera, A. (1976). Regiones Fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, 2 (1): 1–86.
- Caccavari, M. & Anzótegui, L. (1987). Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno Superior de Corrientes, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología. Bolivia, 1: 443–458.
- Caccavari, M. & Barreda, V. (1992). Mimosoideae (Leguminosae) occurrences in the Early Miocene of Patagonia (Argentina). Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology, 94: 243–252.
- Caccavari, M. & Dome, E. (2000). An account of morphological and structural characterization of American Mimosoideae pollen. Palynology, 24: 231–248.
- Caccavari, M. & Dome, E. (2006). Fabaceae-Mimosoideae. Tribu: Mimoseae. En: Flora Polínica del Nordeste Argentino. Vol. III (Pire, S.; Anzótegui, L. & Cuadrado, G. Eds.), EUDENE-UNNE, Corrientes, 55–69.
- Carnevali, R. (1994). Fitogeografía de la Provincia de Corrientes: Asunción, LITOCOLOR, Corrientes, 198 pp.
- Cione, A.; Azpelicueta, M.; Bond, M.; Carlini, A.; Casciotta, J.; Cozzuol, M.; de la Fuente, M.; Gasparini, Z.; Goin, F.; Noriega, J.; Scillatoyané, G.; Soibelzon, L.; Tonni, E.; Verzi, D. & Vucetich, M. (2000). Miocene vertebrates from

- Entre Ríos province, eastern Argentina. En: El Neógeno de Argentina (Aceñolaza, F. & Herbst, R. Eds.), Serie Correlación Geológica, Buenos Aires, 14: 191–237.
- Cione, A.; Casciotta, J.; Azpelicueta, M.; Barla, M. & Cozzuol, M. (2005). Peces marinos y continentales del Mioceno del área mesopotámica argentina. Edad y relaciones biogeográficas. En: Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino II (Aceñolaza, F. Ed.), Miscelánea, Buenos Aires, 14: 49–64.
- Cione, A.; Dahdul, W.; Lundberg, J. & Machado-Allison, A. (2009). Megapiranha paranensis, a new genus and species of Serrasalminae (Characiformes, Teleostei) from the Upper Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 350–358.
- Demaio, P.; Ola Karlin, U. & Medina, M. (2002). Árboles nativos del Centro de Argentina. LOLA, Buenos Aires, 210 pp.
- Fernández-Pacella, L. (2009). Cambios vegetacionales de los últimos 6000 años en la región norte del Iberá, provincia de Corrientes, Argentina. XIV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Mar del Plata, Resumen, 30.
- Fernández-Pacella, L. (2013). Palinología del Cuaternario en sedimentos lacustres del Noroeste del Iberá, Corrientes, Argentina: Corrientes, Argentina. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, 183 pp.
- Fernández Pacella, L.; Garralla, S. & Anzótegui, L. (2011). Cambios en la vegetación durante el Holoceno en la región Norte del Iberá, Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 59 (1): 103–112.
- Franco, M.J. & Brea, M. 2013. Leños Fósiles de Leguminosas de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina: implicancias paleoecológicas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 50 (2): 167–191. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.6.01.2013.599>.
- Gamerro, J. (1981). *Azolla* y *Salvinia* (Pteridophyta Salviniaceae) en la Formación Paraná (Mioceno Superior), Santa Fe, Argentina. 4to Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. Córdoba, Resumen, 3: 12–13.
- Garralla, S. (1989). Palinomorfos (Fungi) de la Formación Paraná (Mioceno Superior) del Pozo Josefina, Provincia de Santa Fe, Argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 20: 29–39.
- Garralla, S. (1998). Estudio palinológico de una secuencia sedimentaria del Holoceno, Norte de Santa Fe, Argentina. *Polen*, 9: 17–27.
- Guinet, Ph. (1981). Mimosoideae: the characters of their pollen grains. In: *Advances In Legume Systematics, Part II* (Polhill, R. & Raven, P. Eds.), Royal Botanic Gardens, Kew, U.K., 835–857.
- Guinet, Ph. & Salard-Cheboldaeff. (1975). Grains de pollen du Tertiaire du Cameroun peuvent être rapportés aux Mimosacées. *Boissiera*, 24: 21–28.
- Gregory-Wodzicki, K. (2000b). Uplift history of the central and northern Andes: A review. *Geological Society of America*, 112 (7): 1091–1105.
- Hinojosa, L. (1996). Estudio Paleobotánico de dos taofloras terciarias en la precordillera de Santiago de Chile Central (La Dehesa) e inferencias sobre la vegetación y el clima Terciario de Austrosudamérica. Tesis Magister, Universidad de Chile, 156 p.
- Hinojosa, L. & Villagrán, C. (1997). Historia de los bosques del sur de Sudamérica, I: antecedentes paleobotánicos, geológicos y climáticos del Terciario del cono sur de América. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 225–239.
- Iriondo, M. (1997). Models of deposition of loess and loessoids in the Upper Quaternary of South America. *Journal of South America Earth Sciences*, 1: 71–79.
- Iriondo, M. (2010). Geología del Cuaternario en Argentina. *Moglia, Corrientes*, 437 pp.
- Iriondo, M. & García, N. (1993). Climatic variations in the Argentine plains during the last 18.000 years. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 101: 209–220.
- Latorre, C.; Quade, J. & Macintosh, W. (1997). The expansion of C4 grasses and global change in the late Miocene: Stable isotope evidence from the Americas. *Earth and Planetary Science Letters*, 146: 83–96.
- Mautino, L. (2009). Palinofloras de las Formaciones San José y Chiquimil (Mioceno Medio y Superior), Noroeste de Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Nordeste, 440 pp.
- Magallón, S.; Crane, P. & Herendeen, P. (1999). Phylogenetic pattern, diversity and diversification of eudicot. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 86: 297–372.
- Pennington, R.; Lavin, M.; Prado, D.; Pendry, C.; Pell S. & Butterworth, C. (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*, 359 (1443): 515–538.
- Pérez, L.; Griffin, M. & Manceñido, M. (2013). Los macroinvertebrados de la Formación Paraná: historia y diversidad de la fauna bentónica del Mioceno marino de Entre Ríos, Argentina. En: *El Neógeno de la Mesopotamia argentina* (Brandoni, D. & Noriega, J. Eds.), Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, Buenos Aires, 14: 56–70.
- Prado, D. (1995). Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: *A Investigación, Conservación y Desarrollo en las Selvas Subtropicales de Montaña Brown*, D & Grau, H. Eds.), LIEY, Tucumán, 19–52.
- Prado, D. (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. (2010). Bosques Secos Neotropicales: florística, biogeografía e implicaciones sobre biodiversidad. *Huayllu-Bios*, 4: 17–18.

- Prado, D. & Gibbs, P. (1993). Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forest of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 80 (4): 902–927.
- Torres, C. & Repke, D. (2006). Visionary plant of ancient South America. The Hawort Herbal Press, 343 pp.
- Troncoso, A. (1991). Paleomegaflora de la Formación Navidad, miembro Navidad (Mioceno), en el área de Matanzas, Chile central occidental. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 42: 131–168.
- Villagrán, C. & Hinojosa, L. (1997). Historia de los Bosques del sur de Sudamérica, II: Análisis Fitogeográfico. *Revista Chilena de Historia Natural*, 70: 241–267.
- Zachos, J.; Pagani, M.; Sloan, L.; Thomas, E. & Billups, K. (2001). Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present. *Science*, 292: 686–693.
- Zuloaga, F. & Morrone, M. (1999). Catálogo de Plantas vasculares de la República Argentina 1 y 2. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 1270 pp.
- Zuloaga, F.; Morrone, M & Belgrano, M. (2008). Catálogo de las Plantas Vasculares del Cono Sur. Vol 2. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, 1432 pp.