



LA PALEOBOTÁNICA EN EL SUR DE LA REGIÓN DEL LITORAL ARGENTINO: HISTORIA, DESARROLLO Y ESTADO ACTUAL DE SU CONOCIMIENTO

PALAEOBOTANY IN THE SOUTHERN ARGENTINE LITTORAL REGION: HISTORY, DEVELOPMENT AND CURRENT STATE OF KNOWLEDGE

A la memoria del Dr. Joaquín Frenguelli, pionero fundamental e imprescindible que sentó las bases de la paleobotánica argentina. Sus contribuciones lo consolidaron como referente para quienes estudian las plantas fósiles

Mariana Brea^{1,2,3*} , Alejandro F. Zucol^{1,2} , María Jimena Franco^{1,2} ,
R. Soledad Ramos¹ , Noelia I. Patterer^{1,2} , Eliana Moya^{1,2} ,
Esteban Passeggi^{1,2} , Sebastián A. Frezzia^{1,2} & Camila Martínez Martínez¹

SUMMARY

1. Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción, CICYTTP (CONICET-Gob. ER-UADER), Diamante, Argentina

2. Facultad de Ciencia y Tecnología, Sede Diamante, Universidad Autónoma de Entre Ríos, Diamante, Argentina

3. Cátedra de Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina

*cidmbrea@gmail.com

Citar este artículo

BREA, M., A. F. ZUCOL, M. J. FRANCO, R. S. RAMOS, N. I. PATERER, E. MOYA, E. PASSEGGI, S. A. FREZZIA & C. MARTINEZ MARTINEZ. 2025. La paleobotánica en el sur de la región del Litoral argentino: historia, desarrollo y estado actual de su conocimiento. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 60: 405-433.

DOI: <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v60.n4.49487>

Recibido: 14 Jul 2025

Aceptado: 3 Oct 2025

Publicado en línea: 27 Nov 2025

Publicado impreso: 31 Dic 2025

Editora: Georgina Del Fuego

ISSN versión impresa 0373-580X
ISSN versión on-line 1851-2372

Background and aims: The paleodiversity of plants in Entre Ríos Province has enabled the analysis of the plant fossil record, with the aim of providing paleoecological, paleoclimatic and paleophytogeographical insights.

M&M: A study of the paleoflora recorded in nine geological units, spanning from the Cretaceous to the Holocene and including both marine and continental deposits was conducted. Fossil specimens were collected from 41 fossiliferous sites.

Results: Over the past 30 years, paleobotanical studies have shown steady growth, which has enabled the expansion of scientific collections under strict stratigraphic control. A total of 71 fossil taxa belonging to 20 families were identified: Podocarpaceae, Lauraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae, Celastraceae, Podostemaceae, Fabaceae, Moraceae, Combretaceae, Lythraceae, Vochysiaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Styracaceae, Apocynaceae, Solanaceae, and Bignoniaceae.

Conclusions: Based on the results, the palaeoflora suggests the presence of tropical rainforests, mangroves, humid riparian forests, dry forests and seasonally dry forests, as well as plant communities associated with lentic and lotic water bodies, steppes and palm savannas. These ecosystems developed in tropical to subtropical climates, ranging from humid to semi-arid regions.

KEY WORDS

Argentine Mesopotamia, Cretaceous, Megafossils, Paleobotany, Phytolites, Upper Cenozoic.

RESUMEN

Introducción y objetivos: La paleodiversidad vegetal de la provincia de Entre Ríos permitió analizar el registro fósil de plantas con el objetivo de realizar interpretaciones paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas.

M&M: Se realizó un análisis de las paleofloras registradas en nueve unidades geológicas, tanto marinas como continentales, cuyas edades abarcan desde el Cretácico hasta el Holoceno. Los ejemplares fósiles fueron hallados en 41 localidades fosilíferas.

Resultados: En los últimos 30 años, los estudios paleobotánicos han tenido un crecimiento sostenido, lo que permitió incrementar las colecciones científicas con estricto control estratigráfico. Se registraron 71 taxones fósiles correspondientes a 20 familias: Podocarpaceae, Lauraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae, Celastraceae, Podostemaceae, Fabaceae, Moraceae, Combretaceae, Lythraceae, Vochysiaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Styracaceae, Apocynaceae, Solanaceae y Bignoniaceae.

Conclusiones: De acuerdo a los resultados obtenidos, las paleofloras permiten inferir la presencia de selvas tropicales, manglares, bosques húmedos ribereños, bosques secos a estacionalmente secos, comunidades vegetales asociadas a cuerpos de agua lénticos y corrientosos, estepas y sabanas con palmeras, que se desarrollaron bajo condiciones climáticas tropical-subtropical, desde húmedas hasta semiáridas.

PALABRAS CLAVE

Cenozoico Superior, Cretácico, Fitólitos, Megafósiles, Mesopotamia Argentina, Paleobotánica.

INTRODUCCIÓN

Este trabajo forma parte del “Volumen conmemorativo 80 años”, en homenaje a los/as autores/as que hicieron posible el primer volumen del Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. Entre ellos se encuentra el Dr. Joaquín Frenguelli, quién publicó en 1946 el trabajo titulado *El origen de las angiospermas*, donde aborda su origen, destacando el enigma de su repentina aparición (a la que Charles Darwin denominó “un misterio abominable”), así como su dominio y rápida diversificación en el registro fósil. En dicho trabajo, Frenguelli revisa las dos teorías vigentes que en ese momento debatía la comunidad científica: la teoría euántica y pseudántica. La primera proponía que el origen de las flores de las angiospermas se daba a partir de estructuras reproductivas bisexuales, no ramificadas y de disposición helicoidal, como las presentes en las Bennettitales. La segunda sostenía que la flor angiospérmica sería homóloga a estróbilos o inflorescencias unisexuales gimnospérmicas (pseudantos) de las Gnetales como *Ephedra* L., que, mediante una reducción sucesiva a partir de un sistema axial con un eje principal y otros laterales, dio origen a los ciclos de verticilos del gineceo y del androceo.

En la actualidad, ambas teorías se consideran obsoletas y el origen de las angiospermas sigue siendo un tema de debate, sin una teoría ampliamente aceptada. En su trabajo, Frenguelli también realiza un detallado análisis sobre las estructuras reproductivas de diversos grupos fósiles para tratar de reconstruir las posibles líneas evolutivas que condujeron a las angiospermas. Dedicó una especial atención al trabajo pionero de Hugh H. Thomas (1925) quien describe e interpreta materiales fósiles hallados en el Jurásico medio de Yorkshire, Inglaterra, particularmente las estructuras reproductivas femeninas denominadas *Caytonia* Thomas, que las considera como posibles precursoras de las angiospermas.

Si bien las ideas de Thomas han sido influyentes en la comunidad científica, especialmente durante mediados del siglo XX, la hipótesis que asigna a las Caytoniales como ancestros directos de las angiospermas ha sido descartada por estudios filogenéticos y moleculares recientes, que demuestran una mayor distancia evolutiva. No obstante, las Caytoniales siguen siendo relevantes para mostrar una tendencia hacia la “angioespermia”, es decir, la

aparición de estructuras reproductivas cerradas (con flores y frutos que protegen las semillas) que podrían haber surgido de forma convergente o paralela en distintas líneas evolutivas.

Actualmente, se debate que la evaluación de la homología a través de distancias evolutivas tan extensas sigue siendo un desafío. Asimismo, aspectos fundamentales tales como el modo, el mecanismo, el origen y la diversificación temprana de las angiospermas continúan siendo objeto de debate (Specht & Bartlett, 2009).

La teoría transicional-combinada propuesta por Stuessy (2004) sugiere que las angiospermas evolucionaron lentamente a partir de “helechos con semillas” (pteridospermas) del Jurásico, comenzando primero con el desarrollo del carpelo, seguido posteriormente por la doble fecundación y, finalmente, por la aparición de las flores, un proceso que podría haber tomado más de 100 Ma en completarse. El estado actual del conocimiento sugiere que una hipótesis compleja de múltiples factores, que integre la economía del carbono de las plantas, la resistencia al estrés climático, la economía de nutrientes, las interacciones bióticas y la diversificación, podría ser la más adecuada para resolver el origen de las angiospermas (Augusto *et al.*, 2014).

En este contexto, resulta pertinente destacar que el trabajo de Frenguelli no solo constituye un antecedente histórico de gran valor, sino también un ejemplo temprano del modo en que la paleobotánica argentina debatía con la comunidad internacional sobre el origen y evolución de las angiospermas.

El objetivo de este trabajo es brindar una reseña detallada del desarrollo de la paleobotánica en el intervalo Cretácico-Holoceno, centrada en el sur de la región del Litoral argentino. Además, se analiza el registro fósil de angiospermas con la finalidad de poder realizar interpretaciones paleoecológicas, paleoclimáticas y paleofitogeográficas.

Estado del arte

Las primeras referencias sobre floras fósiles halladas en las costas de los ríos Paraná y Uruguay en la región del Litoral argentino fueron dadas a conocer por Félix de Azara en 1809 (de Azara, 1962) al reportar la presencia de maderas fósiles y por Aimé Bonpland quién documenta maderas de angiospermas petrificadas en Hernandarias, provincia de Entre Ríos y en Curuzú Cuatiá, provincia de Corrientes (ver Ottone, 2002, 2005, 2009). El

hallazgo de troncos fósiles en niveles terciarios en las barrancas del Paraná fue citado por Alcides d'Orbigny (1842) en su libro *Voyage dans l'Amérique Méridionale*. Posteriormente, Charles Darwin en su trabajo *Geological observations on South America, being the third part of the geology of the voyage of the "Beagle" during 1832 to 1836* menciona la presencia de maderas fósiles en las barrancas de la ciudad de Paraná (Darwin, 1846). Luego, Auguste Bravard (1858), en *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná* destaca la presencia de maderas fósiles en diferentes niveles de las barrancas del río Paraná.

Los primeros registros sobre fitolitos en sedimentos de Argentina fueron realizados por Ehrenberg (1843, 1854). Este autor analizó los fitolitos presentes en un diente de mastodonte hallado en las barrancas del río Carcarañá (Santa Fe), información que fue incluida por Darwin (1846) en su reporte sobre las observaciones geológicas realizadas en Sudamérica.

En el siglo XX, Joaquín Frenguelli citó el hallazgo de impresiones foliares, fitolitos y maderas fósiles terciarias en diferentes depósitos sedimentarios del Cenozoico del Litoral argentino. *Geología de Entre Ríos*, publicado en 1920, es uno de sus trabajos más detallados para esta región (Frenguelli, 1920). Los estudios pioneros sobre fitolitos comenzaron con las investigaciones de Frenguelli (1930), quien ya en 1925 destacaba la importancia del estudio micropaleontológico de los loess y limos pampeanos. Influenciada por Frenguelli, la Dra. Hetty Bertoldi de Pomar, entre los años 1969 y 1983, impulsa esta disciplina y realiza numerosos trabajos sobre fitolitos en vegetales y en distintos depósitos sedimentarios, incluyendo diversas regiones del litoral argentino (ver Zucol *et al.*, 2004a; Zucol & Passeggi, 2021 y referencias citadas allí).

En las décadas de los años 1970 y 1980 el grupo de paleobotánica del PRINGEPA (Programa de Investigaciones Geológicas y Paleontológicas) dirigido por el Dr. Rafael Herbst, actualmente integrado al CECOAL (Centro de Ecología Aplicada del Litoral) (CONICET-UNNE), inician los estudios paleoflorísticos en el Litoral argentino. Los estudios pioneros realizados por Luisa M. Anzótegui, Alicia I. Lutz, Silvina S. Garralla, Marta A. Caccavari y Juan Carlos Gamero incluyen el análisis de palinomorfos, leños fósiles, impresiones foliares, cutículas y los primeros registros de hongos fósiles (Anzótegui,

1974, 1980, 1990; Gamero, 1981; Anzótegui & Garralla, 1982, 1986; Lutz, 1979, 1980, 1981, 1984, 1986, 1991, 1993; Anzótegui & Lutz, 1987; Caccavari & Anzótegui, 1987; Garralla, 1987, 1989; Anzótegui & Acevedo, 1995).

La creación del Laboratorio de Paleobotánica del CICYTTP (CONICET-Gob. ER-UADER), en el año 1998, dio un impulso sustancial a los estudios sobre las asociaciones fitolíticas (Zucol & Brea, 2000; Brea *et al.*, 2001a) y las maderas permineralizadas (Brea 1998, 1999; Brea & Zucol, 2000, 2001; Brea *et al.*, 2001b; Zucol *et al.*, 2004b), lo que favoreció la continuidad de las investigaciones paleobotánicas del Cenozoico tardío en la provincia de Entre Ríos, incrementando las colecciones científicas con estricto control estratigráfico (Zucol *et al.*, 2014). En los últimos 30 años los integrantes del Laboratorio de Paleobotánica han dado a conocer numerosos registros de maderas fósiles y microfósiles silíceos asignados a Podocarpaceae, Lauraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae (Arundinoideae, Chloridoideae, Panicoideae, Pooideae, Stipoideae, Danthonioideae y Bambusoideae), Celastraceae, Podostemaceae, Fabaceae, Moraceae, Combretaceae, Lythraceae, Vochysiaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Styracaceae, Apocynaceae, Solanaceae y Bignoniaceae. El material fósil proviene de diferentes depósitos sedimentarios correspondientes a los períodos Cretácico, Mioceno, Plioceno y Pleistoceno-Holoceno, y ha sido un valioso aporte al conocimiento de la paleoflora del Cenozoico de Argentina. Además, ha proporcionado importantes datos para llevar adelante análisis paleofitogeográficos, paleoecológicos y paleoclimatológicos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio, unidades geológicas y localidades fosilíferas

En la provincia de Entre Ríos afloran unidades sedimentarias marinas y continentales que abarcan desde el Cretácico hasta el Holoceno. El marco estratigráfico más actualizado de la provincia se encuentra detallado en los trabajos de Iriondo & Kröhl (2008) y Brunetto *et al.* (2013, 2015). En este trabajo se analizan los registros paleobotánicos de las formaciones Puerto Yerúa, Paraná, Ituzaingó, Puerto General Alvear, San Salvador, Arroyo Feliciano, El Palmar, Salto Alder Egg y Tezanos

Pinto, las cuales se distribuyen en las cuencas de los ríos Paraná, Guauguay y Uruguay (Fig. 1), así como en diversos arroyos tributarios, relevándose la flora fósil recuperada de las siguientes localidades fosilíferas: Arroyo Feliciano, Hernandarias, Villa Urquiza, El Brete, Toma Vieja, Paraná, Perfil La Juanita, Puerto General Alvear, Perfil Alvear, Puente Carmona, El Espinillo, Perfil Tezanos Pinto, Planta Potabilizadora (Paraná), Perfil Protestante, Perfil Diamante Norte, Puente Negro, Salto Alder Egg,

Perfil Las Cuevas, Victoria, Perfil Gauchito Gil, Perfil Vialmat, Consorcio Paso Sociedad, Consorcio Paso Duarte, Urdinarraín, Santa Ana, Salto Grande (Concordia), Colonia Ayuí, Península Gregorio Soler (Concordia), Punta Viracho (Concordia), Concordia, Cantera Scébola (Concordia), Arroyo Yuquerí, Puerto Yeruá, Arroyo Los Loros (PN El Palmar), Parque Nacional El Palmar, Cantera Salvia (Concordia), Cantera La Chola II (Concordia), Arroyo Caraballo (Fig. 1).

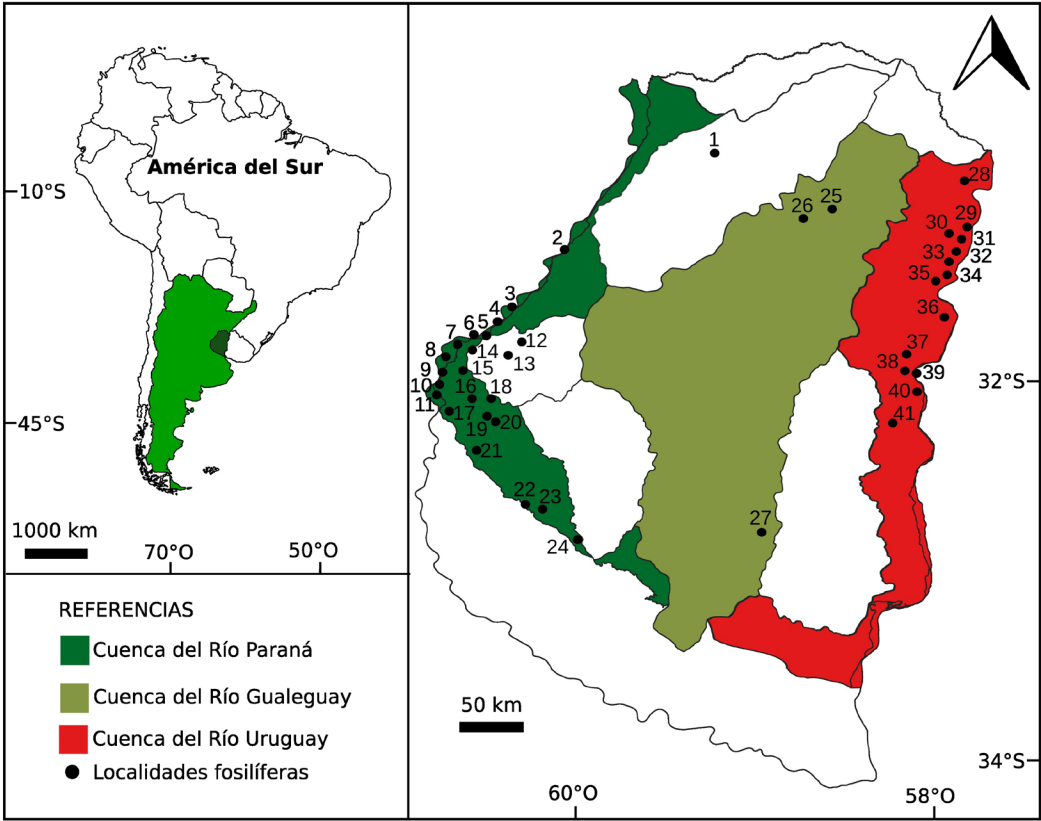


Fig. 1. Mapa de localización de las cuencas del río Paraná, Guauguay y Uruguay en la provincia de Entre Ríos, Argentina mostrando las localidades fosilíferas. 1: Arroyo Feliciano. 2: Hernandarias. 3: Villa Urquiza. 4: El Brete. 5-6: Toma Vieja. 7: Paraná. 8: Perfil La Juanita. 9-10: Puerto General Alvear. 11: Perfil Alvear. 12: Puente Carmona. 13: El Espinillo. 14: Perfil Tezanos Pinto. 15: Planta Potabilizadora (Paraná). 16: Perfil Protestante. 17: Perfil Diamante Norte. 18: Puente Negro. 19-20: Salto Alder Egg. 21: Perfil Las Cuevas. 22: Victoria. 23: Perfil Gauchito Gil. 24: Perfil Vialmat. 25: Consorcio Paso Sociedad. 26: Consorcio Paso Duarte. 27: Urdinarraín. 28: Santa Ana. 29: Salto Grande (Concordia). 30: Colonia Ayuí. 31: Península Gregorio Soler (Concordia). 32: Punta Viracho (Concordia). 33: Concordia. 34: Cantera Scébola, (Concordia). 35: Arroyo Yuquerí. 36: Puerto Yeruá. 37: Arroyo Los Loros (PN El Palmar). 38: Parque Nacional El Palmar. 39: Cantera Salvia (Concordia). 40: Cantera La Chola II (Concordia). 41: Arroyo Caraballo. Mapa creado con QGIS, las capas vectoriales fueron bajadas de https://www.hidraulica.gob.ar/capas_geograficas.php

Repositorios institucionales

Los tipos y otros especímenes tratados en este trabajo están depositados en las siguientes instituciones y repositorios: CIDPALBO-MEG y CIDPALBO-MIC, Colección Paleobotánica, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CICYTTP, CONICET-Gob. ER-UADER), Diamante, Entre Ríos, Argentina; LPPB y pmLPPB, Colección Paleobotánica, Museo de La Plata, FCNyM-UNLP, La Plata, Buenos Aires, Argentina; BAPB, Colección Paleobotánica del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", CABA, Argentina; CTES-PB, Colección Paleobotánica de la UNNE "Dr. Rafael Herbst", Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina; MRVU, Colección Museo Regional de Villa Urquiza, Entre Ríos, Argentina; MAS PALEOBOT, Colección Paleobotánica, Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Profesor Antonio Serrano", Paraná, Entre Ríos, Argentina; MACNC-Pb, Colección Paleobotánica, Museo de Antropología y Ciencias Naturales de Concordia, Concordia, Entre Ríos, Argentina; Museo de Antropología y Ciencias Naturales "Conscripto Bernardi", Conscripto Bernardi, Entre Ríos, Argentina.

Abreviaturas utilizadas

NLRs = *Nearest Living Relatives*, Pariente actual más cercano; FPY = Formación Puerto Yerúa; FP = Formación Paraná; FI = Formación Ituzaingó; FPGa = Formación Puerto General Alvear; FSS = Formación San Salvador; FAF = Formación Arroyo Feliciano; FEP = Formación El Palmar; FSAE = Formación Salto Ader Egg; FTP = Formación Tezanos Pinto; TACRU = Terrazas antiguas de la cuenca del río Uruguay; YPF = Yacimientos Petrolíferos Fiscales, OSL = *Optical Stimulated Luminescence*; BSEN = Bosques Secos Estacionales Neotropicales; SNPs = *nuclear single nucleotide polymorphisms*; AP = Antes del Presente; LIS = Last Interglacial Stage; MIS = *Marine Isotope Stage*; UMG = Último Máximo Glacial.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hasta el momento, se han descripto 60 taxones de maderas fósiles, dos de cañas de Poaceae, tres de estípites de palmeras y cinco corresponden

a impresiones foliares. Las unidades geológicas con mayor diversidad y abundancia corresponden a la Formación Ituzaingó y a la Formación El Palmar, y las familias mejor representadas son Fabaceae, Anacardiaceae y Lauraceae. Los fósiles más frecuentes se encuentran preservados como permineralizaciones y fitolitos. Las asociaciones fitolíticas infieren la presencia de Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae (Arundinoideae, Chloridoideae, Panicoideae, Pooideae, Stipoideae, Danthonioideae y Bambusoideae), Podostemaceae, angiospermas leñosas o subleñosas y fitolitos asociados a ambientes de manglares. En cambio, los escasos registros de palinomorfos en Entre Ríos no necesariamente reflejan una ausencia real, sino posiblemente la falta de especialistas que aborden este tipo de análisis en la región. En la Tabla 1 se presenta el listado de los taxones identificados en las diferentes formaciones que afloran en la provincia de Entre Ríos, indicando también su modo de preservación.

Formación Puerto Yerúa (Cretácico Tardío) (FPY)

La Formación Puerto Yerúa (De Alba & Serra, 1959) aflora de manera muy saltuaria y escasa a lo largo de la margen derecha del río Uruguay entre las ciudades de Concordia y Colón en el noreste de la provincia de Entre Ríos (Argentina). Se trata de una unidad compuesta por intercalaciones de rocas siliciclásticas de origen fluvial y horizontes de calcretes con fábrica alfa (Tófaló & Pazos, 1999, 2002), depositadas por corrientes tractivas unidireccionales de energía alta a moderada, asociadas a ríos sinuosos con migración lateral (Tófaló, 1986). Los espesores de los estratos de calcretes constituyen una herramienta útil para realizar inferencias paleoclimáticas, ya que indican que los sedimentos posiblemente se depositaron bajo condiciones de humedad intermedia, con lluvias estacionales marcadas (Tófaló, 1986).

De Valais *et al.* (2003) asignaron una edad Cretácico Superior a la unidad basándose en el hallazgo de un osteodermo torácico de un Ankylosauria y un fragmento de cáscara de huevo atribuido a cf. *Sphaerovum erbeni* (familia Faveoloolithidae), ambos hallados en el arroyo Mármol, así como un diente de terópodo recuperado en la localidad Ita-i-cora, en el departamento Colón, provincia de Entre Ríos.

El registro paleobotánico en esta unidad aún es muy escaso; hasta el momento, solo se ha

Tabla 1. Taxones fósiles registrados en la provincia de Entre Ríos. Abreviaturas= TP: Tipo de preservación; L: Leños fósiles, IC: Impresiones foliares, E: Estípites, C: Cañas, F: Fitolitos; Formaciones geológicas: FPY: Formación Puerto Yerúa; FP: Formación Paraná; FI: Formación Ituzaingó; FPG: Formación Puerto General Alvear; FSS: Formación San Salvador; FAF: Formación Arroyo Feliciano; FEP: Formación El Palmar; FSAE: Formación Salto Ader Egg; FTP: Formación Tezanos Pinto.

Familia	Taxón fósil	TP	FPY	FP	FI	FPGA	FSS	FAF	FEP	FSAE	FTP
Podocarpaceae											
	<i>Prumnopityoxylon gnaedingerae</i>	L			x			x			
Lauraceae											
	<i>Paraperseoxylon septatum</i>	L	x								
	<i>Laurinoxylon mucilaginosum</i>	L							x		
	<i>Laurinoxylon artabaeae</i>	L			x				x		
	<i>Curtiembrexylon poledrii</i>	L			x						
	<i>Beilschmiedioxylon paratauberiana</i>	L							x		
	<i>Cryptocaryoxylon oleiferum</i>	L							x		
	<i>Laurophyllum</i> sp.	IC		x							
	<i>Ocotea</i> sp.	IC		x							
Arecaceae											
	<i>Palmoxylon yuqueriense</i>	E			x				x		
	<i>Palmoxylon concordiensis</i>	E							x		
	<i>Palmoxylon</i> sp.	E			x				x		
	Globulares de superficie espinosa aff. <i>Copernicia</i>	F		x		x					
	Globulares de superficie espinosa aff. <i>Trithinax</i>	F		x		x					
	Globulares espinosos	F					x		x		x
Cyperaceae											
	Cónicos	F		x				x	x		x
Poaceae											
Arundinoideae	Conos en forma de torres	F		x			x		x		x
Chloridoideae	Silla de montar	F		x			x	x	x		x
Panicoideae	Halterio panicoide	F		x			x	x	x		x
Pooideae	Conos en forma de torres	F		x			x				x
Stipoideae	Halterio stipoide	F		x					x		x
Danthoniodeae	Conos truncados y torres	F					x	x			x
Bambusoideae	<i>Guadua morronei</i>	C			x				x		
	<i>Guadua zuloagae</i>	C			x						
	Sillas de montar colapsadas	F					x				
Proteaceae											
	<i>Scalarixylon</i> sp.	L			x						
Celastraceae											
	<i>Maytenoxylon perforatum</i>	L			x						
Podostemaceae											
	<i>Podostemun</i> type, aff. <i>Podostemun</i> Michx.	F		x			x	x			x
Fabaceae											
	<i>Anadenantheroxylon villaurquicense</i>	L		x	x						
	<i>Anadenantheroxylon kurupaum</i>	L							x		
	<i>Piptadenioxylon paraexcelsa</i>	L		x							

Familia	Taxón fósil	TP	FPY	FP	FI	FPGA	FSS	FAF	FEP	FSAE	FTP
	<i>Piptadenioxylon chimeloi</i>	L							x		
	<i>Parapiptadenioxylon pararigida</i>	L							x		
	<i>Pseudopiptadenioxylon uniseriatum</i>	L							x		
	<i>Entrerrioxylon victoriensis</i>	L		x							
	<i>Microlobiusxylon paranaensis</i>	L			x						
	<i>Microlobiusxylon parafoetidus</i>	L							x		
	<i>Menodoxylon vasallensis</i>	L			x						
	<i>Menedoxylon piptadiensis</i>	L							x		
	<i>Prosopisinoxylon americanum</i>	L			x						
	<i>Prosopisinoxylon castroae</i>	L							x		
	<i>Gleditsioxylon paramorphoides</i>	L			x						
	<i>Mimosoxylon caccavariae</i>	L							x		
	<i>Mimosoxylon sp.</i>	L			x						
	<i>Cylicodiscuxylon paragabunensis</i>	L									x
	<i>Abaremaxylon hydrochorea</i>	L									x
	<i>Holocalyxylon cazzoi</i>	L							x		
	<i>Amburanoxylon tortorellii</i>	L							x		
	<i>Peltophoroxylon uruguayensis</i>	L							x		
	<i>Paraoxystigma concordiensis</i>	L							x		
	<i>Gossweilerodendroxylon palmariensis</i>	L							x		
	<i>Chloroleucoxylon yukeriense</i>	L							x		
	<i>Enterlobiumoxylon vassalloae</i>	L							x		
	<i>Cedrelinga paleocatenaeformis</i>	L							x		
Moraceae											
	<i>Soroceaxylon entrerriensis</i>	L			x						
	<i>Helicostyloxylon paranensis</i>	L			x						
Combretaceae											
	<i>Mangroveoxylon areniensis</i>	L			x						
	<i>Terminalioxylon concordiensis</i>	L							x		
	<i>Terminalioxylon lajaum</i>	L							x		
	<i>Terminalioxylon paravirens</i>	L							x		
	<i>Terminalioxylon ushun</i>	L							x		
	<i>Conocarpoxylon cristalliferum</i>	L							x		
Voschyaceae											
	<i>Qualeoxylon felicianense</i>	L						x			
Lythraceae											
	<i>Sonneratioxylon</i>	L		x							
Myrtaceae											
	<i>Uruguaianoxylon ragoneseae</i>	L			x						
	<i>Uruguaianoxylon aff. striata</i>	L			x						
	<i>Myrciophyllum sp.</i>	IC		x							
	<i>Eugenia sp.</i>	L							x		
Anacardiaceae											
	<i>Astroniumxylon portmannii</i>	L		x							
	<i>Astroniumxylon parabalansae</i>	L		x	x						
	<i>Astroniumxylon bonplandianum</i>	L			x						
	<i>Schinopsixylon herstii</i>	L			x				x		
	<i>Parametopioxylon cristalliferum</i>	L			x						
	<i>Schinus aff. terebinthifolius Raddi</i>	IC		x							

Familia	Taxón fósil	TP	FPY	FP	FI	FPGA	FSS	FAF	FEP	FSAE	FTP
Malvaceae											
	<i>Bastardiopsis palaeodensiflora</i>	L							x		
Polygonaceae											
	<i>Ruprechtioxylon breae</i>	L			x						
Styracaceae											
	<i>Styrax</i> sp.	IC		x							
	<i>Styracoxylon thylosum</i>	L						x			
Apocynaceae											
	<i>Aspidospermoxylon paleoneuron</i>	L							x		
	<i>Aspidospermoxylon guatambue</i>	L							x		
Solanaceae											
	<i>Solanumxylon paranensis</i>	L		x							
Bignoniaceae											
	<i>Bignonioxylon americanum</i>	L						x			
Dicotiledóneas leñosas o subleñosas											
	Globulares de superficie lisas	F					x	x			x
	Globulares de superficie ligeramente rugosa	F					x	x			x
	Fitolitos de contornos lobulados	F					x				x
	Cuerpos poliédricos en bloque (manglares)	F		x							

identificado en la localidad fosilífera de Puerto Yeruá (Fig. 1) una madera fósil de Lauraceae asignada a *Paraperseoxylon septatum* (Franco *et al.*, 2015a). Este ejemplar constituye el primer registro paleobotánico conocido del Cretácico en el noreste de Argentina y, además, representa el registro más temprano del hemisferio sur de un taxón fósil relacionado con el género actual *Persea* Mill. (Franco *et al.*, 2015a).

Formación Paraná (Mioceno Tardío) (FP)

La Formación Paraná (Bravard, 1858) comprende secuencias sedimentarias marinas y litorales someras de al menos 100 m de espesor que fueron originados por una gran transgresión marina, el Mar Paranense (Iriondo, 1973; Aceñolaza, 1976, 2000; Tineo *et al.*, 2024 y referencias citadas allí).

Los análisis arquitectónicos y de patrones de apilamiento revelan secuencias transgresivas-regresivas típicas de la franja costera, que abarcan subambientes marinos someros y estuarinos. Las unidades regresivas se caracterizan por depósitos costeros dominados por el oleaje, mientras que las unidades transgresivas comprenden depósitos estuarinos de grano fino intercalados con areniscas bioclásticas y depósitos de tormenta.

Los datos paleoambientales y paleoecológicos indican ambientes marinos de salinidad normal y componentes estuarinos, lo que sugiere condiciones tropicales salobres y depósitos de arroyos (Tineo *et al.*, 2024). En Entre Ríos, la Formación Paraná aflora en su sección más cuspidal, con escasos espesores expuestos que varían entre 5 a 40 m, distribuidos de manera discontinua entre los 30° 44' S y los 33° 32' S. Sin embargo, mediante sondeos, se han estimado espesores totales de entre 100 y 180 m (Tineo *et al.*, 2024).

Los análisis de isótopos de estroncio (⁸⁷Sr/⁸⁶Sr) realizados en un bivalvo de *Leopecten oblongus* Philippi estimaron una edad de ca. 9,47 Ma (Pérez, 2013), mientras que en bivalvos de *Aquiptecten paranensis* d'Orbigny se obtuvieron valores de entre 7,55-6,67 Ma (del Río *et al.*, 2018), ambos procedentes de la parte superior de la Formación Paraná en la localidad de Punta Gorda (Diamante, Entre Ríos). Estos datos sugieren una edad Mioceno Tardío, al menos para el sector occidental entrerriano de la Formación Paraná.

Los estudios sobre palinomorfos fueron realizados sobre muestras de *cutting* provenientes de una perforación de YPF (ca. 31° S, 62° O) conocida como Pozo Josefina (provincia de Santa Fe). Estos

análisis indican la presencia de dos secuencias: una continental, en la base de la columna, y otra marina, en el tope. La secuencia continental está compuesta por elementos florísticos tropicales y subtropicales, infiriéndose paleocomunidades herbáceas hidrófilas vinculadas a cuerpos de agua dulce (Azollaceae, Haloragaceae, Poaceae, Asteraceae, Polygonaceae, Onagraceae y Amaranthaceae), bosques húmedos ribereños estratificados (Polypodiaceae, Cyatheaceae, Aquifoliaceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae y Sapindaceae) y bosques xerófilos (Anacardiaceae y Fabaceae). La secuencia marina es inferida por los registros de dinoflagelados. Además, se registran Araucariaceae y Podocarpaceae interpretadas como probablemente alóctonas (Gammero, 1981; Anzótegui & Garralla, 1982, 1986; Garralla, 1989; Anzótegui, 1990; Garralla *et al.*, 2016; Anzótegui *et al.*, 2019).

Los registros paleobotánicos de la sección superior de la Formación Paraná que afloran en Entre Ríos se conocen por asociaciones fitolíticas, impresiones-compresiones foliares y maderas permineralizadas (Lutz, 1981; Aceñolaza & Aceñolaza, 1996; Zucol & Brea, 2000; Brea *et al.*, 2001a, 2012, 2013a; Zucol *et al.*, 2004b; Anzótegui & Aceñolaza, 2008; Franco & Brea, 2008, 2023; Brea & Zucol, 2011; Patterer *et al.*, 2025).

En la localidad de Puerto General Alvear (Fig. 1) los registros de fitolitos indican la presencia de palmares integrados por Arecaceae (tribu Corypheeae) relacionados con *Copernicia alba* Morong ex Morong & Britton, la palma blanca, y *Trithinax campestris* (Burmeist.) Drude & Griseb., la palma caranday, dos taxones que en la actualidad son representantes del Dominio Chaqueño. El estrato herbáceo estaba integrado por Poaceae (Arundinoideae, Chloridoideae, Panicoideae, Pooideae, Stipoideae). Las Cyperaceae y las lóricas de crisostomatáceas indican cuerpos de agua lénticos, mientras que las Podostemaceae infieren la existencia de algunos cursos de aguas torrentosos, ya que en la actualidad estos vegetales se encuentran limitados a caídas, rápidos y cascadas de agua límpida. Los palmares del Mioceno Tardío se desarrollaron en un paleoambiente marino costero (Fig. 2A) de llanura aluvial surcada por ríos o arroyos bastante corrientosos con escasa presencia de ambientes inundables o anegados, y condiciones paleoclimáticas tropicales a subtropicales húmedas (Zucol & Brea, 2000; Brea *et al.*, 2013a).

En la localidad de Salto Ander Egg (Fig. 1) la asociación fitolítica presentó morfotipos diagnósticos que permiten reconocer su origen en raíces neumatóforas de especies arbóreas, lo que indica la presencia de taxones relacionados con plantas típicas de ecosistemas de manglar. Además, se identificaron diatomeas marinas, probablemente correspondientes a *Coscinodiscus*, *Actinopterychus*, *Rhaphoneis* y *Actinocyclus*. Este registro fósil permite inferir un paleoambiente caracterizado por la coexistencia de comunidades vegetales adaptadas a condiciones salinas, como los bosques de manglar (Fig. 2B), y especies características de ambientes de agua dulce. Esta combinación sugiere la existencia de una heterogeneidad de paleocomunidades desarrolladas en un ambiente marino costero bajo un clima cálido, de tipo tropical a subtropical (Patterer *et al.*, 2025). Se registra por primera vez comunidades de manglares (Fig. 2B) adaptadas a condiciones salinas relacionados estrechamente con el género *Avicennia* L., *Sonneratia* L. f. o *Laguncularia* spp. (com. pers. E. Moya).

Recientemente, se describió un leño asignado al género *Sonneratioxylon* de la familia Lythraceae relacionado al género actual *Sonneratia* (Moya & Brea, 2024). Este material fue recuperado en la localidad fosilífera Puente Negro en el Arroyo La Ensenada (Fig. 1) y sugiere la existencia de ambientes marinos marginales a fluviales costeros del tipo manglar (Fig. 2B) (Moya & Brea, 2024).

Las impresiones-compresiones foliares halladas en la localidad de Villa Urquiza (Fig. 1) fueron asignadas a *Laurophyllum* y *Ocotea* (Lauraceae), *Myrciophyllum* (Myrtaceae), *Schinus* aff. *terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) y *Styrax* (Styracaceae) (Aceñolaza & Aceñolaza, 1996; Anzótegui & Aceñolaza, 2008).

El primer leño permineralizado registrado en los depósitos del Mioceno tardío en la localidad de Victoria (Fig. 1) fue descrito por Lutz (1981) y asignado a *Entrerrioxylon victoriensis*, el cual se lo relacionó estrechamente con *Cytisus* L. y *Genista* L., dos géneros de la tribu Genisteae (Fabaceae). Este material fue re-estudiado y reasignado a la subfamilia Caesalpinoideae por la presencia de canales axiales intercelulares, cristales en células radiales y radios parcialmente estratificados. Este taxón está relacionado con *Daniellia* Benn., *Prioria* Griseb., *Oxystigma* Harms, *Gossweilerodendron* Harms, *Kingiodendron* Harms y *Baikiaea* Benth.

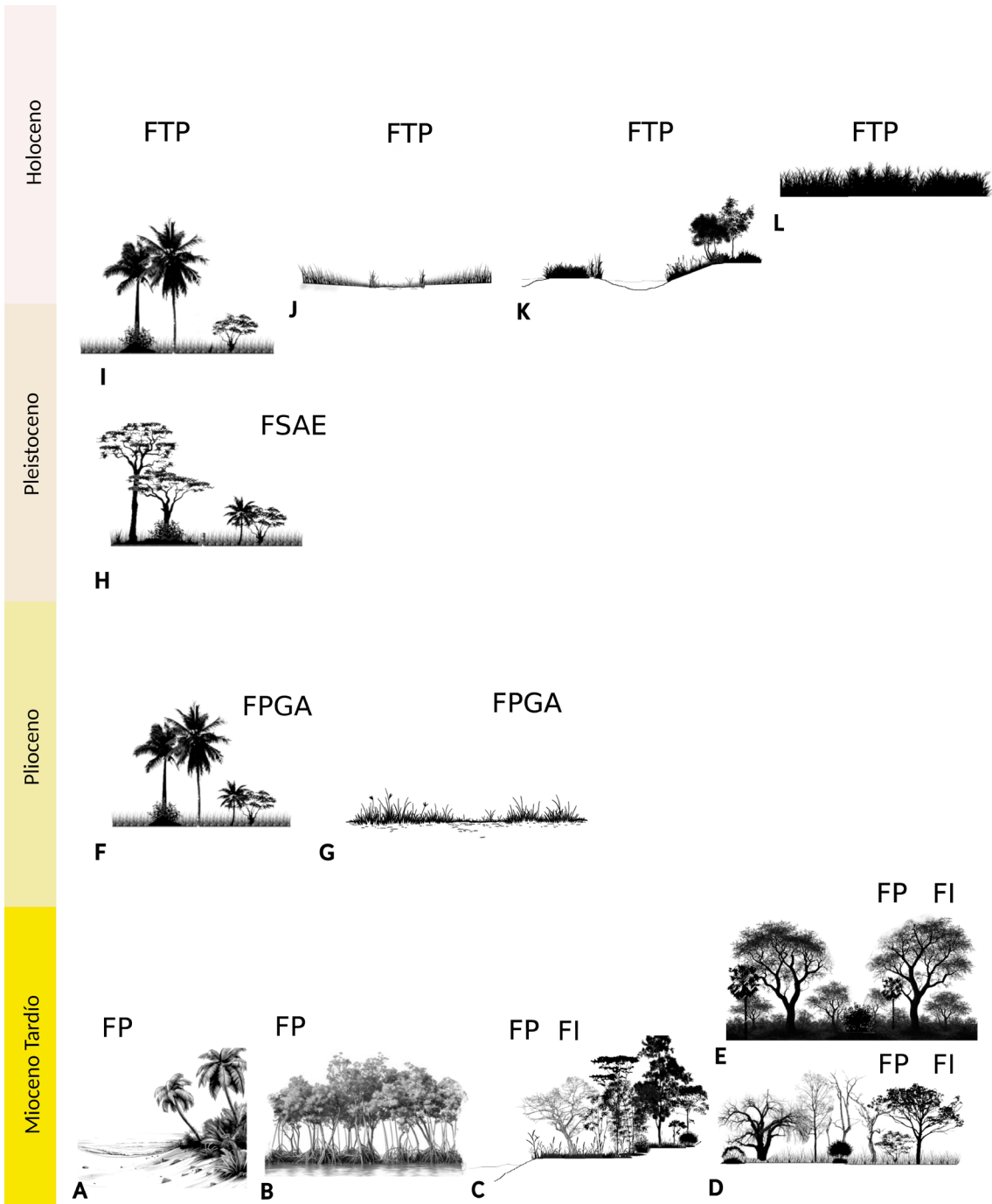


Fig. 2. Paleocomunidades vegetales en la Cuenca del río Paraná en la provincia de Entre Ríos. Mioceno Tardío = **A:** Palmares costeros marinos; **B:** Manglares; **C:** Bosques húmedos ribereños; **D:** Bosque estacionalmente seco; **E:** Bosque seco. Plioceno = **F:** Sabanas con palmeras; **G:** Estepa de gramíneas. Pleistoceno Tardío = **H:** Sabana arbolada. Pleistoceno-Holoceno temprano = **I:** Sabana con palmeras; **J:** Pajonal; **K:** Vegetación higrófila; **L:** Pastizal megatérmico.

(subfamilia Detariodeae). La distribución actual de sus NRLs es Sur de Nigeria, Angola, Camerún y Gabón, África central, Tanzania; América del Sur Neotropical (solo *Prioria*) e India; el pacífico y Malasia (solo *Kingiodendron*) lo que permitió establecer una vieja relación con taxones africanos (Brea *et al.*, 2012; Moya *et al.*, 2023).

En la localidad de Villa Urquiza (Fig. 1) se han registrado *Astroniumxylon portmannii* (Anacardiaceae) y *Anadenantheroxylon villaurquicense* (Fabaceae) (Brea *et al.*, 2001a) y en la localidad de Toma Vieja (Fig. 1) fueron hallados *Astroniumxylon parabalansae* (Anacardiaceae), *Piptadenioxylon paraexcelsa* (Fabaceae) y *Solanumxylon paranensis* (Solanaceae) (Franco & Brea, 2008; 2023). Sus NRLs son *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Fr. Allem.) Engl., *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan var. *cebil*, *Myracrodruon balansae* (Engl.) Santin, *Parapiptadenia excelsa* (Griseb.) Burkart y *Solanum* L. respectivamente.

La paleoflora de la Formación Paraná en su sección cuspidal indica la presencia de palmares (Fig. 2A), comunidades de manglares (Fig. 2B), bosques húmedos ribereños (Fig. 2C), bosques estacionalmente secos (Fig. 2D), bosques secos (Fig. 2E) y vegetación asociada a cuerpos de agua lénticos y torrentosos (Zucol *et al.*, 2004b; Brea & Zucol, 2011; Brea *et al.*, 2013a; Brandoni *et al.*, 2019; Tineo *et al.*, 2024; Patterer *et al.*, 2025). Leños fósiles relacionados con *Anadenanthera* Speg. y *Myracrodruon* Jack. los vinculan a los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) que incluyen desde selvas densas y húmedas hasta ambientes abiertos y secos (Prado, 2000; Pennington *et al.*, 2004).

Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío) (FI)

Los depósitos continentales de origen fluvial de la Formación Ituzaingó (De Alba, 1953) fueron originados con posterioridad a las fases regresivas del Mar Paranense. La estratigrafía, la sedimentología, la edad y los paleoambientes han sido tratados detalladamente en los trabajos de síntesis de Brea & Zucol (2011), Brandoni (2013), Brandoni *et al.* (2019), Brunetto *et al.* (2013) y Franco *et al.* (2013, 2025).

En la provincia de Corrientes los estudios de la paleoflora corresponden a los niveles superiores de la Formación Ituzaingó. La edad asignada

a la Formación Ituzaingó en la provincia de Corrientes fue determinada a partir de las relaciones estratigráficas con las formaciones infrayacentes y suprayacentes, así como por el registro de los bivalvos *Mycetopoda herbsti* y *Mycetopoda kurziana*, que restringe su edad al Plioceno Superior-Pleistoceno Inferior (Morton, 2004 y referencias citadas allí). Además, la asignación al Pleistoceno se basa en datación numérica, obteniendo una edad OSL (*Optical Stimulated Luminescence*) de 257 ± 12 ka (Orfeo *et al.*, 2014).

La flora fósil hallada en Corrientes está basada en los registros de palinomorfos (Anzótegui, 1974; Caccavari & Anzótegui, 1987; Garralla, 1987; Anzótegui & Acevedo, 1995), impresiones foliares y cutículas (Anzótegui, 1980), leños (Lutz, 1991) y fitolitos (Contreras *et al.*, 2019). Recientemente, Garralla *et al.* (2016) y Anzótegui *et al.* (2019) realizaron una síntesis sobre los registros paleobotánicos del Neógeno del centro y norte de Argentina.

Los estudios paleoflorísticos en Corrientes permitieron reconocer una abundante y diversa flora registrándose especímenes asignados a Azollaceae, Podocarpaceae, Lauraceae, Winteraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae (Chloridoideae, Panicoideae, Danthonioideae, Ehrhartoideae), Malpighiaceae, Podostemaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Polygalaceae, Ulmaceae, Onagraceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Meliaceae, Polygonaceae, Sapotaceae, Aquifoliaceae y Asteraceae (Anzótegui & Lutz, 1987; Garralla *et al.*, 2016; Anzótegui *et al.*, 2019; Contreras *et al.*, 2019).

En Entre Ríos, aflora únicamente la base de la Formación Ituzaingó (ver figs. 2 y 3 en Brunetto *et al.*, 2013) con espesores de hasta 20 m. Los depósitos sedimentarios incluyen niveles de gravas finas estratificadas, arenas seleccionadas y estratificadas y lentes pelíticas que corresponden al nivel N° 3 denominado Mesopotamiense = Conglomerados osíferos, arenas fluviales y medanosas definidas por Frenguelli en 1920 (Brandoni *et al.*, 2019). Los depósitos basales, definidos por Brunetto *et al.* (2013) como el Miembro inferior fueron asignados al Mioceno Tardío mediante biocronologías de mamíferos fósiles y por su posición estratigráfica. Este miembro inferior suprayace a los niveles de la Formación Paraná y subyace a la Formación Puerto General Alvear o a la Formación Hernandarias (Iriondo, 1980; Brandoni, 2013 y referencias citadas allí).

El miembro inferior de la Formación Ituzaingó en Entre Ríos es portador de una abundante y diversa megaflores (Franco *et al.*, 2013, en prensa) preservada como leños permineralizados (Lutz, 1979; Franco, 2009, 2010, 2011, 2012, 2017; Franco & Brea, 2010, 2013, 2015; Brea & Franco, 2013; Franco *et al.*, 2013, 2020, 2024; Moya & Brea, 2020; Martínez Martínez, 2023), estípites (Franco, 2014) y cañas de bambusoideas (Brea & Zucol, 2007; Brea *et al.*, 2013b). También se han descriptos basidiocarpos (Lutz, 1993). La tesis doctoral de Franco (2011) incrementó notablemente el registro de fósil del Mioceno Tardío de Entre Ríos identificando hasta la fecha 72 especímenes. Esto permitió realizar una reconstrucción detallada de la vegetación y el ambiente durante el Mioceno tardío en Entre Ríos. A través del análisis anatómico, morfológico y del pariente actual más cercano de los leños, se identificaron asociaciones vegetales vinculadas a bosques tropicales-subtropicales estacionalmente secos y bosques secos, mientras que algunos ejemplares estuvieron adaptados a condiciones húmedas, posiblemente influenciadas por cuerpos de agua como el paleorío Paraná (Franco, 2011; Franco *et al.*, 2013, en prensa).

Los numerosos leños fósiles descriptos para el miembro inferior de la Formación Ituzaingó hallados en numerosas localidades fosilíferas (Fig. 1) permitieron identificar gimnospermas, angiospermas dicotiledóneas (arbóreas y arbustivas) y monocotiledóneas (estípites y cañas). El primer registro extra-patagónico de maderas fósiles de Podocarpaceae fue hallado en la localidad de El Brete (Fig. 1) y asignado a *Prumnopityoxylon gnaedingeriae* cuyo NLR es *Prumnopitys* Phil. La presencia de este taxón fósil indica que la distribución de esta familia podría haber sido más extensa en el noreste de Argentina y probablemente continua en Sudamérica durante el Cenozoico (Franco & Brea, 2015).

Las Lauraceae están representadas por *Laurinoxylon artabeae* y *Curtiembreoxylon poledrii* cuyos NRLs son *Ocotea* Aubl. y *Beilschmiedia* Nees., respectivamente (Franco, 2012). *Soroceaxylon entrerriensis* (su NRL es *Sorocea* A.St. -Hil.) y *Helicostyoxylon paranensis* (su NRL es *Helicostylis* Trécul.) fueron asignadas a las Moraceae (Franco 2010; Martínez Martínez, 2023). Las Myrtaceae están representadas por *Uruguaianoxylon ragoneseae* un taxón relacionado

a *Myrcia* DC. ex Guill. y *Uruguaianoxylon* cf. *striata* cuyo NRL es *Blepharocalyx* O.Berg. (Franco *et al.*, 2024) *Maytenoxylon perforatum* (su NRL es *Maytenus* Molina) una Celastraceae y *Ruprechtioxylon breae* (su NRL es *Ruprechtia laxiflora* Meisn.) fue asignada a Polygonaceae (Franco, 2017).

Mangroveoxylon areniensis (= *Menendoxylon areniensis* Lutz 1979) (Moya & Brea, 2020) es un taxón fósil relacionado con *Conocarpus erectus* L. (Combretaceae). La especie *C. erectus* se encuentra asociada a manglares y es clasificada como pseudomanglar o especie periférica, caracterizada por tolerar bajos niveles de salinidad (ver fig. 1 en Moya & Brea, 2020). Esto permitió inferir su presencia como un relictos producto de la transgresión marina del mar Paranense durante el Mioceno tardío. Además, aporta valiosa evidencia de la existencia de ambientes marinos costeros y sugiere que habría habitado en las cercanías de lagunas costeras, estuarios y/o humedales de agua dulce.

Las familias más diversas y abundantes son las Fabaceae y las Anacardiaceae. Las leguminosas están representadas por *Microlobiusxylon paranaensis* (su NRL es *Microlobius* C. Presl.), *Menendoxylon vasallensis* (su NRL es *Parapiptaddenia* Brenan.), *Anadenanthera villaurquicense* (su NRL es *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan), *Prosopinioxylon americanum* (su NRL es *Neltuma* Raf.), *Gleditsioxylon paramorphoides* (su NRL es *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub.), *Mimosoxylon* sp. (su NRL es Mimosoideae, *Vachellia* Wight y Arn.) (Lutz, 1991; Franco & Brea, 2010, 2013). Las Anacardiaceae están representadas por *Astroniumxylon bonplandianum* (su NRL es *Myracrodruon urundeuva* Allemão), *A. parabalansae*, *Schinopsixylon herbstii* (= *S. heckii*), *Parametopsioxylon crystalliferum* (su NRL es *Metopium* P. Browne) (Franco, 2009; Franco *et al.*, 2020).

Palmoxylon yuqueriense y *Palmoxylon* sp., dos estípites permineralizadas con afinidad a la familia Arecaceae, Subfamilia Coryphoidea, fueron halladas en las barrancas del río Paraná y en el arroyo Feliciano (Fig. 1) (Franco, 2014). *Guadua zuloagae* se relaciona estrechamente con la especie actual *Guadua angustifolia* Kunth (Brea & Zucol, 2007) y *Guadua morronei* con *Guadua paraguayana* Döll (Brea *et al.*, 2013b). Éstos son los

únicos dos registros permineralizados en el mundo de cañas o ejes vegetativos aéreos de Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduiinae. *Guadua zuloagae* se caracteriza por ser hueca y *G. morronei* es sólida, y ambas han preservado la morfología y anatomía de los nudos y entrenudos. *G. zuloagae* fue utilizada para calibrar el nodo corona del clado Angustifolia correspondiente a los bambúes leñosos neotropicales (Ruiz-Sánchez, 2011; Ruiz-Sánchez *et al.*, 2025) y respalda el origen y diversificación de *Guadua* en el Mioceno de los bosques neotropicales de América. Los análisis sobre los polimorfismos de un solo nucleótido (SNPs, *nuclear single nucleotide polymorphisms*) respaldaron la monofilia del género *Guadua* y la existencia de dos clados distintos: Amplexifolia y Angustifolia. El origen de *Guadua* se estimó hace ca. 10,47 Ma en Mesoamérica y su distribución biogeográfica probablemente se explique por una combinación de eventos de dispersión y vicarianza Ruiz-Sánchez, *et al.* (2025).

Los hongos basidiomycetes (Polyporaceae) xilófilos fueron descriptos por Lutz (1993). En la localidad de El Brete (Paraná) fue descripto un ejemplar como cf. *Antrodia* sp., mientras que cfr. *Trametes* sp. fue hallado en el arroyo Quebracho en las cercanías de Viale, ambos en la provincia de Entre Ríos.

La paleoflora de la Formación Ituzaingó indica la presencia de bosques húmedos ribereños (Fig. 2C), bosques estacionalmente secos (Fig. 2D) y bosques secos (Fig. 2E). Los análisis paleoclimáticos indican paleotemperaturas entre 14 °C y 21 °C y paleoprecipitaciones aproximadamente de 1300 mm/anuales que respaldan junto con el registro fósil la existencia de un clima tropical-subtropical con marcada estacionalidad (Franco, 2011).

Formación Puerto General Alvear (Plioceno) (FPGA)

Esta unidad sedimentaria de origen continental que aflora en la faja occidental de Entre Ríos (a lo largo de 300 km desde La Paz hasta el sur de Victoria, aproximadamente hasta el arroyo Nogoyá) fue depositada en un ambiente de humedales cálidos bajo climas semiáridos y condiciones oscilantes de humedad. Datos bioestratigráficos basados en asociaciones faunísticas de vertebrados y datos magnetoestratigráficos sugieren una edad Plioceno-Pleistoceno inferior para la Formación

Puerto General Alvear (Brunetto *et al.*, 2019 y referencias citadas allí).

Esta unidad continental está integrada por limos arcillosos a arcillas limosas con laminación plana difusa, de color marrón claro hasta oliva claro amarillo, con abundantes pátinas negras de sesquióxidos de hierro y manganeso. La red carbonática distintiva en esta formación es de origen freático y forma tabiques horizontales y verticales (Iriondo & Kröhling, 2008; Brunetto *et al.*, 2019).

La Formación Puerto General Alvear se superpone en discordancia con la Formación Ituzaingó o con la Formación Paraná. En muchas áreas, la Formación Puerto General Alvear subyace a la Formación Hernandarias (Pleistoceno inferior-medio), pero en otras áreas subyace a la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno Tardío-Holoceno Temprano).

Los registros paleobotánicos se basan en las asociaciones fitolíticas que indican la existencia de paleocomunidades dominadas por Arecaceae y Poaceae de los tipos meso y megatérmicos que podrían conformar núcleos de palmares (Fig. 2F) como los que actualmente se encuentran en el área del Parque Nacional El Palmar de Colón. Esta paleoflora hallada en la localidad de Puerto General Alvear (Fig. 1) se habría desarrollado localmente en condiciones semiáridas, en ambientes de características típicamente pampeanas (Fig. 2G) (Zucol & Brea, 2005; Brea & Zucol, 2011).

Formación San Salvador (Plioceno-Pleistoceno) (FSS)

La Formación San Salvador (Iriondo & Kröhling, 2007, 2008) se encuentra en el subsuelo a lo largo de la faja oriental de Entre Ríos, con un ancho de 50 a 100 km y una longitud de aproximada de 300 km. Se encuentra expuesta en diferentes canteras infrayaciendo en discordancia a la Formación Hernandarias. Estos autores realizan un estudio estratigráfico detallado y proponen reemplazar la denominación de “Formación Salto Chico” (informalmente nominada) por dos unidades litoestratigráficas diferentes, sin contacto lateral ni vertical entre sí: Formación San Salvador y Formación El Palmar (Iriondo & Kröhling, 2007).

La Formación San Salvador fue asignada al Plioceno-Pleistoceno por su posición estratigráfica relativa y su correlación lateral. Esta unidad fue

depositada en un ambiente fluvial, bajo clima cálido y húmedo (Iriondo & Kröhling, 2007; Brunetto *et al.*, 2019) y constituye un importante acuífero compuesto de arenas correspondiente a facies de cauce, representadas por un enorme paleocauce meándrico marginado por depósitos de facies de inundación (Iriondo & Kröhling, 2007).

El registro paleobotánico en esta unidad geológica aún es muy escaso. En las localidades fosilíferas de cantera Scébola (Concordia),

cantera Salvia (Colón) y cantera La Chola II (Colón) (Fig. 1) el registro fitolítico indica la presencia de paleocomunidades de bosques higrófilos estratificados (Fig. 3A), bosques húmedos ribereños (Fig. 3C) y palmares (Fig. 3D), lo que sugiere un clima tropical-subtropical húmedo, con abundante disponibilidad hídrica. Los fitolitos fueron asignados a las Arecaceae, Poaceae (Bambusoideae, Panicoideae, Danthonioideae, Chloridoideae y Pooideae) y Podostemaceae. El

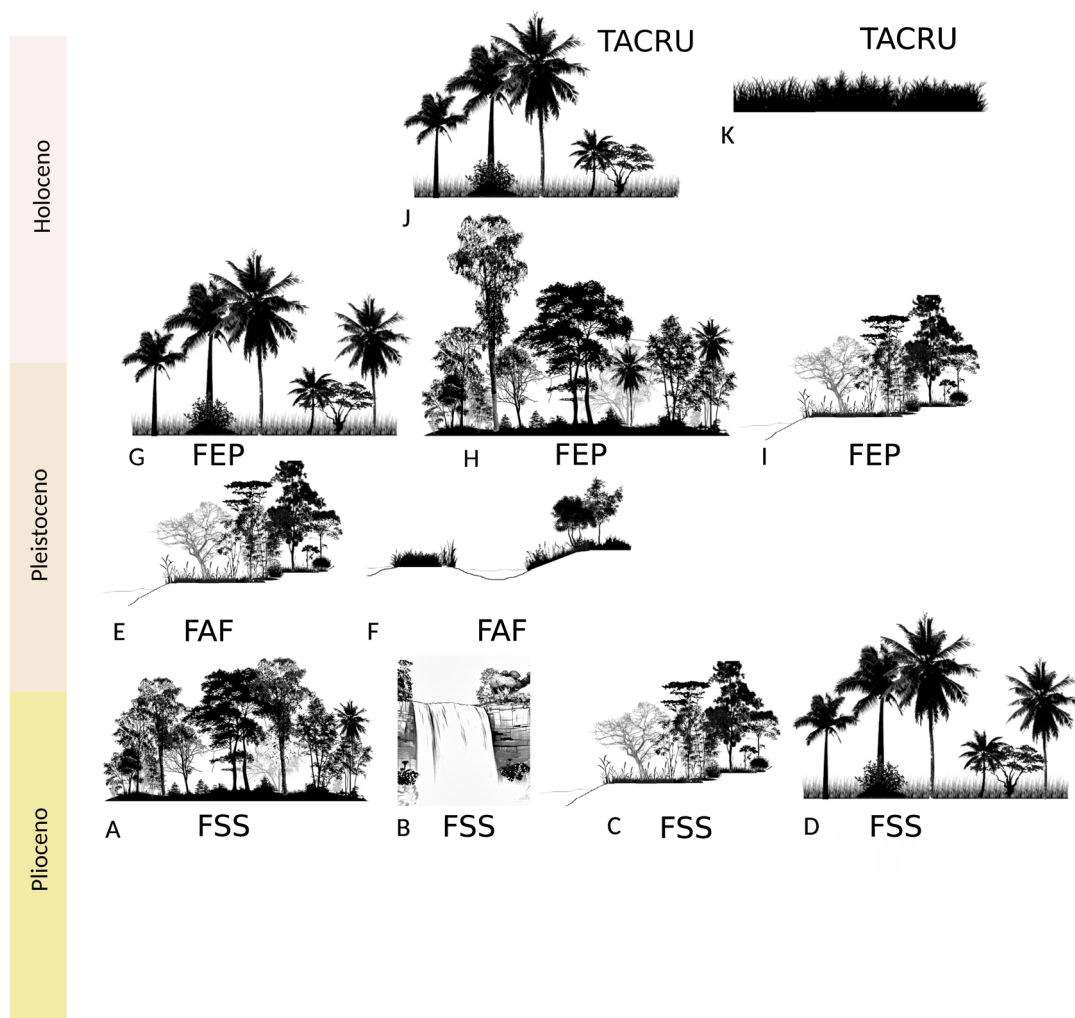


Fig. 3. Paleocomunidades vegetales en las Cuencas del río Gualeguay y Uruguay en la provincia de Entre Ríos. Plioceno-Pleistoceno = **A:** Bosques higrófilos estratificados. **B:** Vegetación asociada a cuerpos de agua corrientes. **C:** Bosques húmedos ribereños. **D:** Sabana con palmeras. Pleistoceno = **E:** Bosques húmedo ribereños. **F:** Vegetación higrófila. Pleistoceno tardío = **G:** Sabana con palmeras. **H:** Selva tropical. **I:** Bosques húmedo ribereños. Terrazas antiguas = **J:** Sabana con palmeras. **K:** Pastizal megatérmico.

estrato basal estaría caracterizado por gramíneas bambusoideas, y escasa representatividad de los grupos panicoides y chloridoides. Los fitolitos característicos del dosel arbóreo de estos bosques estratificados estaban representados por palmeras y angiospermas dicotiledóneas, y un estrato intermedio o sotobosque de cañas leñosas de bambusoideas. Las plantas acuáticas se infieren por la presencia de fitolitos de podostemáceas que indican ambientes acuáticos con corrientes de agua de alta energía (Fig. 3B) (Patterer, 2015; Frezzia *et al.*, 2021).

Formación Arroyo Feliciano (Pleistoceno) (FAF)

La Formación Arroyo Feliciano fue definida por Iriondo *et al.* (1985) y constituye un depósito aluvial acumulado bajo un clima húmedo. El sedimento predominante es una arena fina bien seleccionada y limos, de color verde claro y pardo-grisáceo, depositados en canales y ambientes pantanosos durante el período interestadial MIS3 (MIS, *Marine Isotope Stage*). Se trata de grandes paleocauces que constituyen una terraza alta bien definida. Ferrero *et al.* (2019) consideran que es posible que la Formación Arroyo Feliciano corresponda a una secuencia que se inició en el Último Período Interglacial (MIS5) debido a que estos depósitos configuran una terraza alta. La obtención de datos geocronológicos aportará más elementos para resolver la edad de esta unidad sedimentaria.

Los registros paleoxilológicos provienen de la localidad fosilífera Consorcio Paso Sociedad, Departamento Federal, Entre Ríos (Fig. 1). Los estudios realizados por Moya (2018) en su tesis doctoral, mostraron la diversidad arbórea de esta unidad geológica. Las familias que están representadas son las Podocarpaceae (Franco *et al.*, 2015b), Voschiaceae (Moya & Brea, 2015a), Styracaceae (Moya *et al.*, 2015), Fabaceae (Moya & Brea, 2015b) y Bignoniaceae (Moya & Brea, 2018) con los registros de *Prumnopityoxylon gnaedingeriae*, *Qualeoxylon felicianense* (su NRL es *Qualea* Aublet), *Styracoxylon thyllosum* (su NRL es *Styrax* L.), *Cylicodiscuxylon paragabunensis* (su NRL es *Cylicodiscus* Harms), *Abaremaxylon hydrochorea* (su NRL es *Abarema* Pittier y *Hydrochorea* Barneby & J. W. Grimes) y *Bignonioxylon americanum* (sus NRLs son *Tabebuia alliance*) respectivamente. *Qualeoxylon felicianense*, corresponde al segundo registro de

leño fósil de Vochysiaceae (Myrtales) en el mundo; mientras que *Styracoxylon thyllosum* corresponde al tercer registro de leño fósil en el mundo de la familia Styracaceae (Ericales). Los leños fósiles indican la presencia de bosques húmedos ribereños (Moya, com. pers.) (Fig. 3E).

La presencia de leños fósiles relacionados estrechamente con *Cylicodiscus gabunensis*, apoya la hipótesis de una vieja relación con la flora actual del centro-oeste de África (Moya *et al.*, 2023). La vinculación con la flora africana ya había sido planteada para *Enterrrioxylon victoriensis*, un leño fósil del Mioceno de la Formación Paraná cuyo NRLs es la subfamilia Detarioideae (Caesalpinoideae) (Brea *et al.*, 2012). La presencia de leños de Podocarpaceae en la cuenca del río Gualaguay durante el Pleistoceno indica una mayor distribución que en la actualidad (Franco *et al.*, 2015b).

Los registros fitolíticos provienen de la localidad fosilífera Paso Duarte (Departamento Federal, Entre Ríos) (Fig. 1), muestran un claro predominio de gramíneas (Panicoideae y Danthonioideae) y en menor medida por Chloridoideae. Además, se registran de manera esporádica fitolitos de Cyperaceae, Podostemaceae y dicotiledóneas, lo cual podría responder a las características dinámicas del agente fluvial más que a la presencia de esta vegetación a nivel local. Se infiere un ambiente de pastizales meso-megatérmicos con disponibilidad hídrica y/o niveles altos de humedad en los suelos desarrollados bajo condiciones climáticas cálidas y húmedas (Fig. 3F) (Zucol *et al.*, 2016).

Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío) (FEP)

La Formación El Palmar, definida formalmente por Iriondo (1980) y caracterizada en detalle por Iriondo & Kröhling (2008), corresponde a una faja de acumulación fluvial vinculada a la margen derecha del río Uruguay que abarca ca. 15 km de ancho. Está representada por una llanura aluvial abandonada, compuesta por depósitos de canal de alta energía y sedimentos asociados de inundación. Esta unidad constituye la terraza alta del río Uruguay a lo largo de ca. 1000 km, desde Chapecó en Brasil (27° S) hasta Concepción del Uruguay en la frontera entre Argentina y Uruguay (32° 30' S).

El análisis de facies sedimentarias indica un sistema fluvial entrelazado, dominado por depósitos de canales de energía media a alta (grava y

estratos arenosos) y materiales de inundación asociados (arenas arcillosas mal clasificadas y silíceas) (Kröhling, 2009; Kröhling *et al.*, 2013). La unidad se encuentra discordantemente sobre la Formación Puerto Yeruá del Cretácico y está cubierta por depósitos eólicos del Holoceno tardío. En el área tipo, la Formación El Palmar se fechó por termoluminiscencia obteniendo una edad de 80.670 ± 13.420 años AP (localidad de Federación; Argentina; Iriondo & Kröhling, 2001), mientras que en Uruguay se fechó con una edad de 88.370 ± 35.680 años AP (localidad de Salto; Iriondo & Kröhling, 2008). Estas edades representan el registro del Estadio Isotópico Marino 5a (MIS 5a, un subestadio cálido del último interglaciar, Pleistoceno Tardío) para la Mesopotamia argentina (Iriondo & Kröhling, 2008). Nuevas dataciones por OSL de sedimentos de la sección superior de la Formación El Palmar, que afloran en perfiles ubicados en el Parque Nacional El Palmar, permitieron obtener una edad de 184.491 ± 13.946 años AP. Este resultado ampliaría el rango de edad de la Formación El Palmar hasta el penúltimo interglaciar (MIS 7; Pleistoceno Medio), lo cual es de gran importancia para el reconocimiento ambiental del Cuaternario (Ramos *et al.*, 2017a).

Los primeros estudios fitolíticos en esta formación fueron realizados por Zucol *et al.* (2005). Más tarde, Patterer (2012), en su tesis doctoral, amplía el área de muestreo y realiza un estudio detallado de las asociaciones fitolíticas del Pleistoceno Tardío en la Cuenca del río Uruguay entre las localidades de Colón y Concordia. El análisis fitolítico permitió inferir paleocomunidades constituidas por palmares asociados a gramíneas megatérmicas o mesotérmicas con presencia de elementos arbóreos y cuerpos de agua (Fig. 3G). Este tipo de vegetación indicaría un clima tropical a subtropical húmedo (Zucol *et al.*, 2005; Brea & Zucol, 2011; Patterer *et al.*, 2014, 2020).

Los primeros estudios de maderas fósiles fueron realizados por Lutz (1979, 1980, 1984, 1986), Brea (1998, 1999), Brea & Zucol (2001) y Brea *et al.* (2001b). Con la tesis doctoral de Ramos (2015) se comienza a estudiar de manera intensiva las maderas fósiles de esta unidad fluvial identificando hasta la fecha 62 especímenes.

Las Lauraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae, Fabaceae, Combretaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Malvaceae y Apocynaceae son las

familias registradas en la Formación El Palmar. Las Lauraceae están representadas por *Laurinoxylon mucilaginosum* (Brea) Dupéron-Laudoueneix & Dupéron 2005 su NRL es *Ocotea* Aubl. (Brea, 1998), *Laurinoxylon artabeae* (Brea) Dupéron-Laudoueneix & Dupéron 2005 relacionada con *Nectandra* Rolyer. y *Phoebe* Nees. (Brea, 1998), *Beilschmiedioxylon parataubertiana* (su NRL es *Beilschmiedia taubertiana* (Schw. & Mez) Kosterm.) (Ramos *et al.*, 2012) y *Cryptocaryoxylon oleiferum* relacionada estrechamente con *Cryptocarya* R. Br. (Ramos *et al.*, 2015).

Las Anacardiaceae están representadas por *Schinopsisylon herbstii* (Lutz, 1979; Brea, 1999; Brea *et al.*, 2010), taxón relacionado con *Schinopsis* Engl.

Las Fabaceae es la familia mejor representada en esta unidad y se han identificado las siguientes especies: *Menendoxylon ptiadiensis* (Brea, 1999), *Mimosoxylon caccavariae* (su NRL es *Mimosa* L.), *Prosopisoxylon castroae* (su NRL es *Neltuma* L.), *Holocalyxylon cozzoi* (su NRL es *Holocalix* Mich.) y *Amburanaxylon tortorellii* (su NRL es *Amburana* Schwascke & Taub.) (Brea *et al.*, 2010). *Piptadenioxylon chimeloi* Sugio y Mussa relacionada con *Parapiptadenia* Brenan y *Piptadenia* Benth. (Ramos *et al.*, 2012), *Peltophoroxylon uruguayensis* cuyo NRL es *Peltophorum* (Vogel) Benth. (Ramos *et al.*, 2014), *Paraoxystigma concordiensis* relacionada estrechamente con *Oxystigma* Harms (Ramos *et al.*, 2017b), *Gossweilerodendroxylon palmariensis* cuyo NRL es *Gossweilerodendron* Harms (Ramos *et al.*, 2017b), *Parapiptadenioxylon pararigida* relacionada con *Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan. (Ramos *et al.*, 2022), *Pseudopiptadenioxylon uniseriatum*, cuyo NRL es *Pseudopiptadenia* Rauschert (Ramos *et al.*, 2022), *Microlobiusxylon parafoetidus* relacionada con *Microlobius foetidus* Sousa & Andrade (Ramos *et al.*, 2022), *Anadenantheroxylon kurupaum*, su NRL es *Anadenanthera colubrina* var. *cebil* (Griseb.) Altschul (Ramos *et al.*, 2022), *Chloroleucoxylon yukeriense* relacionada con *Chloroleucon mangense* Britton & Rose) (Ramos *et al.*, 2022), *Enterolobiumoxylon vassalloae* (NRL *Enterolobium contortisiliquum* (Vell.) Morong) (Ramos *et al.*, 2022) y *Cedrelinga paleocatenaeformis* relacionada con *Cedrelinga cateniformis* (Ducke) Ducke (Ramos *et al.*, 2022).

Las Combretaceae están representadas por 4 especies de *Terminalioxylon* Schönfeld: *T.*

concordiensis relacionada con *Terminalia triflora* (Gris.) Lillo. (Brea & Zucol, 2001), *T. lajuma* sus NRLs son *Terminalia australis* Cambess., *T. obovata* (Ruiz & Pav.) Steud., *T. triflora* (Griseb.) Lillo (Ramos *et al.*, 2012), *T. paravirens* relacionada con *Terminalia virens* (Spruce ex Eichler) Alwan & Stace (Ramos *et al.*, 2023) y *T. ushun* (Ramos *et al.*, 2023) cuyo NRL es *Terminalia grandis* (Ducke) Gere & Boatwr. Además, se asignó a *Conocarpoxylon cristalliferum* un taxón comparable con *Conocarpus* L. (Ramos *et al.*, 2023).

Las Myrtaceae están representadas por un único registro asignado a *Eugenia* sp. (Brea *et al.*, 2001b). Las Malvaceae por *Bastardiopsis palaeodensiflora* (Ramos *et al.*, 2017a) cuyo NRL es *Bastardiopsis densiflora* (Hooker & Arnott) Hassler.

Las Apocynaceae fueron asignadas a dos especies de *Aspidospermoxylon*: *A. paleoneuron* relacionada con *Aspidosperma polyneuron* Müll. Arg. y *A. guatambue* estrechamente relacionada con *Aspidosperma australe* Müll. Arg. (Ramos *et al.*, 2024).

Finalmente, las Arecaceae fueron descriptas con gran detalle por Lutz (1980, 1984, 1986) que asignó dos especies fósiles para el Pleistoceno Tardío de la Cuenca del río Uruguay: *Palmoxylen concordiensis* (Lutz, 1980, 1986) relacionada a *Butia yatay* (Mart.) Becc. y *P. yuqueriensis* (Lutz, 1984) con afinidad a Coryphoidae? y/o Arecoideae?

Análisis paleoecológicos preliminares de la Formación El Palmar fueron analizados por Ramos (2014) y Ramos *et al.* (2022).

Las maderas fósiles de la Formación El Palmar indica la presencia de comunidades arbóreas relacionadas con la Selva Misionera ya que sus NRLs son *Podocarpus*, *Aspidosperma*, *Enterolobium*, *Peltophorum*, *Anadenanthera*, *Parapiptadenia*, *Bastardiopsis*, *Astronium*, *Holocalys*, *Ocotea* y *Eugenia* (Fig. 3H) (Ramos, 2015). Además, se infieren sabanas con palmares (Fig. 3G) y bosques húmedos ribereños (Fig. 3I). Las asociaciones fitolíticas indican la presencia de palmares asociadas a gramíneas (Fig. 3G).

Formación Salto Ander Egg (Pleistoceno Tardío) (FSAE)

La Formación Salto Ander Egg (Brunetto *et al.*, 2015) está localizada en el sudoeste de Entre Ríos y constituye la terraza más antigua de los tributarios

del río Paraná. Es un depósito fluvial caracterizado por facies de llanuras de inundación y facies de canales depositado en el Último Ciclo Interglacial (LIS, *Last Interglacial Stage*). Dataciones por OSL permitieron asignar edades entre 120-60 mil años AP (ver Fig. 5 en Brunetto *et al.*, 2015). Se identificaron en la sucesión sedimentaria tres subsecuencias que sugieren una tendencia transgresiva durante el MIS5e, una etapa de alto nivel en el MIS5c y un ciclo transgresivo menor durante el MIS3. Los registros de paleovertebrados de la sección inferior de la secuencia y las interpretaciones sedimentológicas evidencian condiciones climáticas húmedas y cálidas, típicas de ambientes tropicales o subtropicales que son características del MIS5e. La secuencia se completa con depósitos pantanosos transicionales, probablemente acumulados durante la transición MIS3/MIS2, y el loess típico de la Formación Tezanos Pinto, depositado durante el Último Máximo Glacial (UMG) (Brunetto *et al.*, 2015).

El único registro paleobotánico de estos depósitos fue estudiado por Patterer & Frezzia (2022) quienes describen una asociación fitolítica compuesta por un estrato herbáceo de gramíneas C₃/C₄, acompañado de dicotiledóneas arbóreas y palmeras conformando sabanas abiertas (Fig. 2H), probablemente desarrolladas bajo un clima templado/cálido con escasas precipitaciones y temperaturas medias a altas.

Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno-Holoceno temprano) (FTP)

La Formación Tezanos Pinto (Iriondo, 1980), distribuida en el sector sudoeste de Entre Ríos, corresponde a un depósito de loess acumulado durante el Último Máximo Glacial (UMG) a sotavento del Sistema Eólico Pampeano (Pampa Norte), lo que indica la expansión de condiciones semiáridas (Iriondo & Kröhlhng, 2008).

Dataciones por OSL del perfil tipo de la Formación Tezanos Pinto, en la provincia de Entre Ríos indicaron edades de 32.640 ± 2120 años AP y 24.040 ± 1570 años AP, sobre muestras de sedimentos tomadas a 3,5 m de profundidad respecto de la superficie del terreno (facies palustre) y a 2 m (loess primario), respectivamente. La fauna de moluscos preservada en el loess de la formación, es abundante, pero con baja diversidad, se encuentra caracterizada por *Succinea meridionalis* d'Orbigny

1842 (edad ^{14}C de 27.650 ± 250 ^{14}C años AP), y asociada con *Biomphalaria peregrine* d'Orbigny 1835 (24.390 ± 170 ^{14}C años AP) (Kröhling *et al.*, 2010).

Las asociaciones fitolíticas mostraron una gran abundancia de Poaceae (Danthonioideae, Stipoideae, Chloridoideae, Panicoideae) y de Arecaceae, con menor frecuencia de Cyperaceae, Podostemanceae y dicotiledóneas (Erra *et al.*, 2011, 2013).

La presencia de abundantes elementos mesotérmicos y megatérmicos en todos los perfiles (ver Erra *et al.*, 2011, 2013) permite estimar la presencia de una vegetación de clima templado a templado cálido, conformando comunidades de los tipos de estepas a sabanas de palmeras durante la depositación de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío–Holoceno temprano). Los estudios de detalle permitieron establecer un sector basal con una proporción relativamente menor de palmeras y una marcada presencia de elementos áridos en el Perfil Diamante Norte (PDN), al igual que lo descripto para el Perfil Tezanos Pinto (PTP) (Erra *et al.*, 2011, 2013). Se encuentran condiciones que se hacen más húmedas en las secciones medias de la secuencia en donde se evidencia un incremento de elementos ciperoides y podostemoides; mientras que en las secciones superiores se presenta un mayor incremento de elementos panicoideos y arecoideos. Estos elementos en su conjunto infieren una vegetación cálida desarrollada en ambientes con buena disponibilidad hídrica (Fig. 2K).

La presencia de elementos afines a palmeras, ciperáceas y podostemáceas en asociación con fitolitos graminoides principalmente meso y megatérmicos (Arundinoideae, Chloridoideae, Panicoideae, Pooideae, Stipoideae y Danthonioideae), tipifican el ambiente de depósito del loess durante el UMG en el borde noreste del Sistema Eólico Pampeano, indicando la presencia de pastizales (Fig. 2L) con parches de sabanas de palmeras (Fig. 2I) y comunidades de pantanos con ciperáceas (Fig. 2J) (Erra *et al.*, 2011, 2013; Kröhling *et al.*, 2010; Ferrero *et al.*, 2019).

Terrazas antiguas de la cuenca del río Uruguay (TACRU)

Las asociaciones fitolíticas analizadas en la secuencia pedológica de la cantera La Chola II (ruta 14, Departamento Colón, Entre Ríos, permitieron

identificar el cambio de dos ciclos pedológicos. En la sección inferior se determinó la presencia de palmares asociados a un estrato herbáceo pobre (Fig. 3J), y la sección superior es caracterizada por pastizales meso-megatérmicos con escasa presencia de fitolitos de origen arbóreo (Fig. 3K). Este cambio en la composición fitolítica muestra el posible recambio de la fisionomía del paisaje y la retracción de los palmares de *B. yatay* en el área estudiada (ver fig. 5 en Patterer *et al.*, 2017).

Los palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc., distribuidos actualmente en la provincia de Entre Ríos y específicamente en el Parque Nacional El Palmar, incluyendo el área protegida internacional Sitio Ramsar Palmar Yatay y Área de Importancia para la Conservación de las Aves (AICA), son comunidades relictuales desarrolladas en suelos arenosos del orden de los Entisoles. Los trabajos pioneros de Báez (1937, 1942), permitieron identificar los cuatro núcleos más australes de *Butia yatay* en Argentina: 1. Isla El Palmar, río Paraná; 2. Distrito Palmar, Departamento Diamante; 3. Campo Racedo, Departamento Villaguay y 4. Palmar Grande, Departamento Colón. En la actualidad, estos núcleos están extremadamente reducidos.

Los datos paleobotánicos, históricos y de los primeros naturalistas permiten inferir que, durante el período histórico, parte de la retracción de los palmares de yatay se vincula al aprovechamiento como recurso por parte de los grupos humanos. Asimismo, no debe descartarse la posibilidad de cambios climáticos que hayan favorecido la retracción de estas comunidades vegetales (Patterer *et al.*, 2017).

Marco florístico actual

Siguiendo los lineamientos planteados por Jozami (1964) en su conferencia, puede observarse que una de las primeras propuestas de esquematización de la fitogeografía argentina —y en particular del sector sur de la región Litoral— fue realizada por Lorentz en 1876. Posteriormente, en 1878, este autor elaboró una propuesta específica para la provincia de Entre Ríos, en la que reconoce cuatro formaciones principales: tres de ellas vinculadas a las regiones del Chaco, la Mesopotamia y de las Pampas, y una cuarta, denominada Formación Paraguaya, que la describe como una cuña que se extiende en torno a las tierras bajas del río Paraná.

Este mismo esquema composicional es retomado en la propuesta de Holmberg (1898). En la década del 40, las propuestas regionales nacionales comienzan a integrarse y sintetizarse en los trabajos como el de Joaquín Frenguelli (1940) (ver detalles en Katinas *et al.*, 2022) y el de Castellanos & Pérez Moreau (1944), así como también en las propuestas regionales de Báez (1937) y Ragonese (1941). Estos antecedentes sentaron las bases para desarrollos posteriores, entre los que se destacan las contribuciones de Parodi (1945), Hauman *et al.* (1947), Cabrera (1953, 1971) y Hueck (1966, 1972).

Sobre los conceptos generales planteados por Cabrera se profundizan, décadas más tarde, los estudios de la constitución de la vegetación por Martínez Carretero *et al.* (2016), así como la descripción detallada de las unidades de vegetación por Oyarzabal *et al.* (2018).

Considerando las características de las variables bioclimáticas (o zonas de vida según el sistema de Holdridge), Derguy (2019) establece la distribución de dichas zonas de vida en Argentina. Para la región Litoral, la autora identifica dos grandes unidades: una Región Templada Cálida al Sur, cuyo límite norte coincide con la línea de heladas, correspondiente a una biotemperatura de 19,8 °C. Mientras que por encima de esta línea de heladas se encuentran los bosques subtropicales de la Región Tropical/Subtropical.

Esto permite establecer, a partir de las distintas propuestas consideradas, que en la región Litoral confluyen distintas unidades vegetacionales, denominadas según la clasificación de Oyarzabal *et al.* (2018): la Provincia Fitogeográfica Paranaense, presente en la Selva Misionera y extendida a través de las cuencas de los principales ríos y sus humedales asociados, reconociéndolos en los bosques ribereños subtropicales e incluso en los bosques y humedales deltaicos.

Por otro lado, en el sector sur de la región, de acuerdo con las características del paisaje, predominan los pastizales megatérmicos con bosques en galería de la Provincia Fitogeográfica Pampeana. Estos presentan elementos florísticos que se vinculan con los campos megatérmicos de Uruguay y Brasil, así como con la pseudestepa mesofítica característica de la Pampa ondulada.

En el sector subtropical, la vinculación con la Provincia Fitogeográfica del Chaco se hace

evidente a través de la presencia de la Provincia Fitogeográfica del Espinal, tanto por la presencia de bosques esclerófitos como el Espinillar en la provincia de Santa Fe, así como en el Ñandubayzal y la Selva de Montiel, presentes en Entre Ríos y Corrientes. Estas unidades incluyen bosques xerofíticos abiertos de *Neltuma affinis* (Spreng.) C. E. Hughes & G. P. Lewis en las llanuras planas y lomas bajas, sabana abierta con gramíneas megatérmicas y mesotérmicas e individuos de *Neltuma affinis* o *Vachellia caven* (Molina) Seigler & Ebinger. Por otra parte, los núcleos azonales de *Butia yatay* marcan el límite sur de esta provincia fitogeográfica.

Considerando el paisaje, las zonas deprimidas adyacentes a los ríos Paraná, Paraguay y Uruguay, la totalidad de los Esteros del Iberá y el delta e islas de los ríos Paraná y Uruguay, diseccionan los pastizales y bosques xerófilos. En estas áreas se observan variaciones altitudinales que van desde comunidades acuáticas, humedales, matorrales ribereños y pajonales, hasta bosques de galería, que pasan a pastizales, sabanas o bosques esclerófitos, dependiendo de la latitud.

El estudio de áreas de endemismos en esta región permitió a Apodaca *et al.* (2019) establecer una diferenciación del Distrito Ribereño como parte de la Provincia Paraná, definida sobre la base de lo que Hueck (1972) denominara “Bosques en galería y otros tipos de vegetación asociados a ríos en zonas desarboladas o pobres en bosques”, con las subdivisiones: Valles de inundación Paraguay-Paraná, Delta del Paraná (que incluye las cuencas del centro de la provincia de Entre Ríos, tales como la de los ríos Gualeguay, Gualeguaychú y Cuenca del Uruguay).

CONSIDERACIONES FINALES

Las floras fósiles en el sur del Litoral argentino, con registros que se extienden desde el Cretácico hasta el Holoceno, muestra una gran diversidad vegetal. Hasta la actualidad, se han identificado 20 familias y 71 taxones que fueron asignados a las Podocarpaceae, Lauraceae, Arecaceae, Cyperaceae, Poaceae (Arundinoideae, Chloridoideae, Panicoideae, Pooideae, Stipoideae, Danthonioideae y Bambusoideae), Celastraceae, Podostemaceae, Fabaceae, Moraceae, Combretaceae, Lythraceae,

Voschyaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae, Malvaceae, Polygonaceae, Styracaceae, Apocynaceae, Solanaceae y Bignoniaceae.

El registro paleobotánico del Cretácico en Entre Ríos es aún muy poco conocido, registrándose un único ejemplar de leño fósil perteneciente a las Lauraceae.

El Mioceno Tardío está representado por depósitos marinos someros y estuarinos (Formación Paraná, *ca.* 9,47 Ma-6,67 Ma) y continentales (Formación Ituzaingó) que afloran en la Cuenca del río Paraná. Los ecosistemas continentales de la Formación Paraná en su sección cuspidal están caracterizados por bosques subtropicales-tropicales vinculados con los actuales BSEN con presencia de comunidades arbóreas desde húmedos hasta secos con sotobosques de gramíneas y palmares desarrollados en ambientes marinos costeros. Se registran también comunidades del tipo manglar. Las comunidades vegetales cercanas a los cuerpos de agua se infieren por la presencia de ciperáceas y podostemáceas, que evidencian cuerpos de agua lénticos y corrientes respectivamente.

La Formación Ituzaingó, una de las unidades con mayor diversidad y abundancia de registros fósiles, permitió identificar distintos tipos de comunidades vegetales, incluyendo bosques húmedos ribereños y bosques secos a estacionalmente secos. Estos últimos, refuerzan la hipótesis de la importancia que los BSEN tuvieron, durante el Cenozoico tardío, una distribución más al sur que en la actualidad. Las inferencias paleoclimáticas a partir de los taxones fósiles indican temperaturas medias anuales entre 14 °C y 21 °C y paleoprecipitaciones de *ca.* 1300 mm/anuales indicando un clima tropical-subtropical con marcada estacionalidad climática.

Los bosques fósiles registrados en las formaciones Paraná e Ituzaingó, ambas asignadas al Mioceno Tardío, constituyen una valiosa evidencia de que los BSEN tuvieron en el pasado una distribución mucho más extensa que en la actualidad.

En las formaciones Ituzaingó y Arroyo Feliciano se destacan los registros de leños de coníferas asignados a las Podocarpaceae que indicarían que esta familia habría tenido una distribución más extensa durante el Mio-Pleistoceno. En la actualidad, en la región bajo estudio no existen Araucariaceae y Podocarpaceae nativas. Las

bambusoideas permineralizadas respaldan el origen y diversificación del género *Guadua* en los bosques neotropicales durante el Mioceno Tardío.

Durante el Plioceno de la cuenca del río Paraná se infieren paleocomunidades dominadas por Arecaceae y Poaceae que se habrían desarrollado bajo condiciones semiáridas con características típicamente pampeanas. Durante el Plioceno-Pleistoceno de la Cuenca del río Uruguay se infieren, palmares con sotobosque de gramíneas, bosques higrófilos estratificados con abundantes Bambusoideae y cuerpos de agua torrentosos desarrollados bajo un clima tropical-subtropical húmedo con abundante disponibilidad de agua.

En la Cuenca del río Uruguay los depósitos sedimentarios de la Formación El Palmar (*ca.* 80-88 años AP, MIS 5a; Pleistoceno Tardío – *ca.* 184 años AP, MIS 7; Pleistoceno Medio) indican selvas tropicales con abundante disponibilidad de agua, sabanas de palmeras y bosques higrófilos ribereños. En la localidad del Arroyo Yuquerí, a partir del análisis paleoecológico de la paleoflora, se estimaron temperaturas medias anuales de entre 22 °C y 28 °C, y precipitaciones medias anuales de entre 1300 y 1500 mm. Estos valores son consistentes con la vegetación boscosa que actualmente se desarrolla en latitudes cercanas a los 28-25° S, como la provincia biogeográfica Paranaense. Los fósiles registrados en las formaciones San Salvador y El Palmar evidencian una vinculación con la Selva Misionera demostrando una distribución más al sur durante el Plioceno-Pleistoceno Tardío en la Cuenca media del río Uruguay.

Las Fabaceae, Anacardiaceae y Lauraceae son las familias más diversas del Cenozoico Tardío del Litoral argentino. Dentro de las leguminosas, se destacan especies fósiles relacionadas estrechamente con taxones actuales de las Detarioideae y Caesalpinoideae (clado mimosoide), que no están distribuidos en América del Sur y que están vinculados a la flora tropical africana. Fósiles relacionados con *Cylicodiscus*, *Gossweilerodendron* y *Oxystigma*, actualmente restringidos a África tropical, han sido documentados en diferentes formaciones estudiadas desde el Mioceno al Pleistoceno de Entre Ríos. Estos registros apoyan una distribución más amplia durante el Cenozoico, así como una relación antigua con los bosques tropicales de África Occidental.

Finalmente, la aparición de estepas, sabanas de palmeras y comunidades de pantanos con ciperáceas en la Formación Tezanos Pinto (*ca.* 32-24 años AP) marca una transición hacia condiciones semiáridas durante el UMG reflejando cambios paleoclimáticos y paleoecológicos significativos.

La comparación entre la vegetación actual del sur del Litoral Argentino y las paleocomunidades reconstruidas a partir del registro fósil entre el Cretácico y el Holoceno, evidencia una notable continuidad florística, con la persistencia de linajes como, por ejemplo, Lauraceae, Fabaceae, Myrtaceae, Anacardiaceae y Arecaceae. A su vez, permite reconocer transformaciones significativas en la distribución y composición de los ecosistemas, así como la retracción o desaparición local de algunos grupos, como las gimnospermas, las bambusoideas relacionadas a la especie actual *Guadua angustifolia* y las comunidades vegetales de tipo manglar asociadas a ambientes marinos costeros, en respuesta a cambios ambientales progresivos. Además, los registros fósiles con afinidad a los Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) y la Selva Misionera indican que estas comunidades estaban distribuidas más al sur que en la actualidad. En este marco, los registros paleobotánicos no solo enriquecen el conocimiento sobre la historia evolutiva y biogeográfica de la flora regional, sino que también constituyen una base valiosa para interpretar su configuración actual.

El trabajo sostenido del grupo de investigación del Laboratorio de Paleobotánica del CICYTTP (CONICET-Gob. ER-UADER) en esta región ha enriquecido el campo de la paleobotánica y ha consolidado líneas de investigación sobre aspectos morfológicos, anatómicos, taxonómicos, evolutivos, paleoecológicos y paleofitogeográficos. La diversidad y calidad de los registros fósiles hallados en la provincia de Entre Ríos destacan la importancia de esta región para el estudio de la evolución de la flora del Cenozoico Tardío en América del Sur.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

M.B, A.F.Z y M.J.F participaron en el diseño y redacción del manuscrito original. Todos los autores

participaron en las contribuciones al manuscrito original, la colecta de datos, su interpretación y redacción final del manuscrito. A.F.Z y S.A.F confeccionaron el mapa y las figuras.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Directora en Jefe del Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, la Dra. Josefina Bodnar y a la editora de la sección Paleobotánica, la Dra. Georgina Del Fueyo por su amable invitación a participar en el “Volumen conmemorativo 80 años”. Este trabajo ha sido posible gracias al apoyo de numerosos proyectos de investigación desarrollados en los últimos 30 años. Entre los más recientes se destacan: PIP CONICET 2014-2016 N° 245 y PIP CONICET 2021-2023 N° 438 (M. Brea), PICT 2021-2024 PMO BID 2021-00167 (M. Brea), PICT 2021-2024 PMO BID 2021-00929 (A. F. Zucol), PICT 2014-1758PMO BID y PIDIN Res. “CS” N° 234-16 UADER (M. J. Franco), PICT 2018 N° 1281 y PIBAA 2022-2024 N° 858CO (R. S. Ramos), PICT 2019- 00239 PMO BID (E. Moya), PIBAA KE2 CONICET N.º 459CO (E. Moya), PI-B Resol. FCyT N°266-24 UADER (N. Patterer).

BIBLIOGRAFÍA

- ACEÑOLAZA, F. G. 1976. Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geol. Lilloana* 13: 91-107.
- ACEÑOLAZA, F. G. 2000. La Formación Paraná (Mioceno medio): estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. En: ACEÑOLAZA, F. G. & R. HERBST (eds.), *El Neógeno de Argentina. Serie Correlación Geológica*, vol. 14: 9-27. INSUGEO, Tucumán.
- ACEÑOLAZA, P. G. & G. F. ACEÑOLAZA. 1996. Improntas foliares de una Lauraceae en la Formación Paraná (Mioceno superior), en Villa Urquiza, Entre Ríos. *Ameghiniana* 33: 155-159.
- ANZÓTEGUI, L. M. 1974. Esporomorfos del terciario superior de la provincia de Corrientes, Argentina. En: *Actas 2 del I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 318-329. Tucumán.
- ANZÓTEGUI, L. M. 1980. Cutículas del Terciario superior de la provincia de Corrientes, República

- Argentina. En: *Actas III del Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología*, pp. 141-167. Buenos Aires.
- ANZÓTEGUI, L. M. 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. M. & P. G. ACEÑOLAZA. 2008. Macrofloristic assemblage of the Paraná Formation Middle - Upper Miocene in Entre Ríos (Argentina). *Neues Jahrb. Geol. Paläontol.* 248: 159-170.
- ANZÓTEGUI, L. M. & T. L. ACEVEDO. 1995. Revisión de *Ilexpollenites* Thiergart y una nueva especie en el Plioceno superior (Formación Ituzaingó) de Corrientes, Argentina. En: *Actas del VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 15-21. Trelew.
- ANZÓTEGUI, L. M. & S. S. GARRALLA. 1982. Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior). Parte I. Pozo “Josefina”, provincia de Santa Fe, Argentina. En: *Resúmenes del III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, p. 32. Corrientes.
- ANZÓTEGUI, L. M. & S. S. GARRALLA. 1986. Estudio palinológico de la Formación Paraná (Mioceno superior) Pozo “Josefina”, provincia de Santa Fe, Argentina. I Parte - Descripción sistemática. *FACENA* 6: 101-177.
- ANZÓTEGUI, L. M. & A. I. LUTZ. 1987. Paleocomunidades vegetales del terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 18: 131-144.
- ANZÓTEGUI, L. M., S. S. GARRALLA, L. R. MAUTINO & D. E. PRADO. 2019. Evolución de bosques estacionales secos neotropicales, Chaco y cerrado en el neógeno del Centro-Norte de Argentina. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 19: 7-17. <https://doi.org/0.5710/PEAPA.12.04.2019.279>
- APODACA, M. J., L. KATINAS & E. L. GUERRERO. 2019. Hidden areas of endemism: Small units in the South-eastern. Neotropics. *Syst. Biodivers.* 17: 425-438. <https://doi.org/10.1080/14772000.2019.1646833>
- AUGUSTO, L., T. J. DAVIES, S. DELZON & A. DE SCHRIJVER. 2014. The enigma of the rise of angiosperms: can we untie the knot? *Ecol. Lett.* 78: 1326-1338. <https://doi.org/10.1111/ele.12323>
- BÁEZ, J. R. 1937. Área de dispersión actual de las Palmáceas en la flora de Entre Ríos. *GAEA, An. Soc. Argent. Estud. Geogr.* 5: 63-78.
- BÁEZ, J. R. 1942. *Las palmeras de la flora de Entre Ríos*. Museo de Historia Natural de Entre Ríos. Ministerio de Agricultura de la Nación, Talleres Gráficos, Casa radio-Paraná Museo de Entre Ríos.
- BRANDONI, D. 2013. Los mamíferos continentales del “Mesopotamiense” (Mioceno Tardío) de Entre Ríos, Argentina. Diversidad, edad y paleobiogeografía. En: BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial, vol. 14: 179-191. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires.
- BRANDONI, D., M. BREA, E. BRUNETTO, J. M. DIEDERLE, ... & A. F. ZUCOL. 2019. Paleontología del Mioceno tardío de la región Noreste de Argentina. En: NASIF, N., G. ESTEBAN, J. CHIESA, A. ZURITA & S. GEORGIEFF (eds.), *Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, Opera Lilloana vol. 52: 131-162. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- BRAVARD, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios de las cercanías del Paraná*. Imprenta del registro oficial (Reimpresión Imprenta del Congreso de La Nación, 1995), Paraná.
- BREA, M. 1998. *Ulmium mucilaginosum* n. sp. y *Ulmium artabae* n. sp., dos leños fósiles de Lauraceae en sedimentos de la Formación El Palmar, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 35: 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: 63-69.
- BREA, M. & M. J. FRANCO. 2013. El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste argentino. *Acta Geol. Lilloana* 25: 21-36.
- BREA, M. & A. F. ZUCOL. 2000. Lignofloras del Cenozoico superior del noreste argentino. En: ACEÑOLAZA, F.G. & R. HERBST (eds.), *El Neógeno de Argentina*. Serie de Correlación Geológica, vol. 14: 245-253. Universidad Nacional de Tucumán, Instituto Superior de Correlación Geológica, Tucumán.
- BREA, M. & A. F. ZUCOL. 2001. Maderas fósiles de Combretaceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno), provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 38: 499-417.
- BREA, M. & A. F. ZUCOL. 2007. *Guadua zuloagae* nov. sp., the first petrified bamboo culm record from Ituzaingó Formation (Middle Pliocene), Paraná Basin, Argentina. *Ann. Bot.* 100: 711-723.

- BREA, M. & A. F. ZUCOL. 2011. The Paraná-Paraguay Basin: Geological and Paleoenvironmental. En: ALBERT, J. S. & E. R. ROBERTO (eds.), *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*, pp. 69-87. University of California Press, Londres.
- BREA, M., P. G. ACEÑOLAZA & A. F. ZUCOL. 2001a. Estudio paleoecológico en la Formación Paraná, Entre Ríos, Argentina. En: *XI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*, Publicación Especial, vol. 8: 7-17. Asociación Paleontológica Argentina, Tucumán.
- BREA, M., A. F. ZUCOL & A. SCOPEL. 2001b. Estudios paleobotánicos del Parque Nacional El Palmar (Argentina): I. Inclusiones minerales en leños fósiles de Myrtaceae. *Nat. Neotrop.* 32: 33-40.
- BREA, M., M. J. FRANCO & A. I. LUTZ. 2012. Redescription and reassignment of *Entrerrioxylon victoriensis* from the Upper Miocene, Paraná Formation, South America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 185: 13-25.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.07.016>
- BREA, M., A. F. ZUCOL & M. J. FRANCO. 2013a. Paleoflora de la Formación Paraná (Mioceno tardío), cuenca Chaco-Paranense, Argentina. En: BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial, vol. 14: 28-40, Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires.
- BREA, M., A. F. ZUCOL & M. J. FRANCO. 2013b. A new Bambusoideae (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduiniae) from the Ituzaingó Formation (Pliocene-Pleistocene), Entre Ríos, Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 192: 1-9.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.12.006>
- BREA, M., A. F. ZUCOL & N. PATTERER. 2010. Fossil woods from late Pleistocene sediments from El Palmar Formation, Uruguay Basin, eastern Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 163: 35-51.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2010.09.00>
- BRUNETTO, E., B. FERRERO & J. I. NORIEGA. 2015. Late Pleistocene lithostratigraphy and sequences in the southwestern Mesopotamia (Argentina): evidences of the last interglacial stage. *J. South Am. Earth Sci.* 58: 111-28.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2014.12.003>
- BRUNETTO, E., J. I. NORIEGA & D. BRANDONI. 2013. Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Publicación Especial, vol. 14: 13-27. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires.
- BRUNETTO, E., A. F. ZUCOL, G. I. SCHMIDT, J. I. NORIEGA, ... & M. J. FRANCO. 2019. Estratigrafía del Plioceno de la Mesopotamia argentina. En: NASIF, N., G. ESTEBAN, J. CHIESA, A. ZURITA & S. GEORGIEFF (eds.), *Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, Opera Lilloana, vol. 5: 266-286. Fundación Miguel Lillo, Tucumán.
- CABRERA, A. L. 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rev. Mus. La Plata, Bot.* 4: 87-168.
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 14: 1-42.
- CACCAVARI, M. A. & L. M. ANZÓTEGUI. 1987. Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. En: *Actas I del IV Congreso Latinoamericano de Paleontología*, pp. 443-458. Santa Cruz de la Sierra.
- CASTELLANOS, A. & R. A. PÉREZ MOREAU. 1944. Los tipos de vegetación de la República Argentina. *Monografía Inst. Est. Geogr.* 4: 1-154.
- CONTRERAS, S., A. F. ZUCOL, C. MÉNDEZ & A. ZURITA. 2019. Phytolith analysis in Pliocene–Pleistocene fluvial sediments from northeastern Argentina. *J. South Am. Earth Sci.* 90: 296-313.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.12.023>
- DARWIN, C. 1846. *Geological observations on South America, Being the third part of the Geology of the Voyage the Beagle, during the years 1832 to 1836*. Smith elder and Co., Londres.
- DE ALBA, E. 1953. Geología del Alto Paraná en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 8: 129-161.
- DE ALBA, E. & N. SERRA. 1959. Aprovechamiento del río Uruguay en la zona de Salto Grande. Informe sobre las condiciones y características geológicas. *Dirección Nacional de Geología, Anales XI*: 1-33.
- DE AZARA, F. 1962. Descripción del Paraguay y del Río de la Plata. En: BALLESTEROS GAIBROIS, M. (ed.), *Viajes por América del Sur, tomo II* (Bibliotheca Indiana, Viajes y viajeros, Tomo 4), pp. 331-497. Ed. Aguilar, Madrid.
- DERGUY, M. R., J. L. FRANGI, A. A. DROZD, M. F. ARTURI & S. MARTINUZZI. 2019. *Holdridge life zone map: Republic of Argentina. Gen. Tech. Rep. IITF-GTR-51*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, International Institute of Tropical Forestry, San Juan.

- D'ORBIGNY, A. 1842. *Voyage dans l'Amérique meridionale (Le Brésil, l'Uruguay, exécuté pendant les années 1826-1833 III (3) y (4).* Chez Pitois-Levrault et ce., París.
- DE VALAIS, S., S. APESTEGUÍA & D. UDRIZAR SAUTHIER. 2003. Nuevas evidencias de dinosaurios de la Formación Puerto Yerúa (Cretácico), Provincia de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 40: 507-511.
- DEL RÍO, C. J., S. A. MARTÍNEZ, J. M. MCARTHUR, M. F. THIRLWALL & L. M. PÉREZ. 2018. Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *J. South Am. Earth Sci.* 85: 312-324.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.05.016>
- EHRENBERG, C. G. 1843. *Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Süd- und Nord-Amerika.* Abh. Königl. Akad. Wiss., Berlín.
- EHRENBERG, C. G. 1854. *Über ein aus feinsten Kieselmehl von Infusorien bestehende Schminke der Feuerländer.* Abh. Königl. Akad. Wiss., Berlín.
- ERRA, G., A. F. ZUCOL & D. KRÖHLING. 2011. Análisis fitolítico de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío- Holoceno temprano) en el sector noroeste de su área de distribución en la provincia de Entre Ríos (Argentina). *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 28: 398-412.
- ERRA, G., A. F. ZUCOL, D. KRÖHLING & C. A. GONZÁLEZ. 2013. Análisis fitolítico de la Formación Tezanos Pinto (Pleistoceno tardío- Holoceno temprano) en el sector sudoeste de la provincia de Entre Ríos (Argentina). *Ameghiniana* 50: 429-446.
<http://doi.org/10.5710/AMGH.16.05.2013.577>
- FERRERO, B. S., N. I. PATTERER, E. BRUNETTO, R. S. RAMOS, ... & M. BREA. 2019. El registro paleontológico del Pleistoceno de la provincia de Entre Ríos (Argentina). En: NASIF, N., G. ESTEBAN, J. CHIESA, A. ZURITA & S. GEORGIEFF (eds.), *Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, vol. 52: 490-519. Opera Lilloana, Tucumán.
- FRANCO, M. J. 2009. Leños fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 46: 587-604.
- FRANCO, M. J. 2010. *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et sp. nov. (Moraceae) de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del río Paraná, Argentina. *Rev. Mex. Cienc. Geol.* 27: 508-519.
- FRANCO, M. J. 2011. *Estudios paleobotánicos de la Formación Ituzaingó (Plioceno- Pleistoceno), Cuenca del Río Paraná, Argentina.* Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- FRANCO, M. J. 2012. Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), cuenca del río Paraná, Argentina. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 14: 307-324.
- FRANCO, M. J. 2014. Estípites de Arecaceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina. *Acta Geol. Lilloana* 26: 14-29.
- FRANCO, M. J. 2017. Small Celastraceae and Polygonaceae twigs from the Upper Cenozoic (Ituzaingó Formation) of the La Plata Basin, Argentina. *Hist. Biol.* 30: 646-660.
<http://dx.doi.org/10.1080/08912963.2017.1313840>
- FRANCO, M. J. & 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. 2010. *Microlobiusxylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae- Mimosoideae) from the Pliocene- Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. *Rev. Bras. Paleontol* 13: 103-114.
<http://doi.org/10.4072/rbp.2010.2.03>
- FRANCO, M. J. & M. BREA. 2013. Leños fósiles de leguminosas de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina: Implicancias paleoecológicas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana* 50: 167-191.
<http://doi.org/10.5710/AMGH.6.01.2013.599>
- FRANCO, M. J. & M. BREA. 2015. First extra-Patagonian record of Podocarpaceae fossil wood in the Upper Cenozoic (Ituzaingó Formation) of Argentina. *N. Z. J. Bot.* 53: 103-116.
<http://dx.doi.org/10.1080/0028825X.2015.1029055>
- FRANCO, M. J. & M. BREA. 2023. Redescription of *Solanumxylon paranensis*, Late Miocene of Paraná Formation (Entre Ríos, Argentina): A reliable fossil wood of Solanaceae. *Ameghiniana* 60: 65-77. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.13.10.2022.3518>
- FRANCO, M. J., C. MARTINEZ MARTINEZ & M. BREA. 2024. Neogene Myrtaceae fossil woods from the Ituzaingó Formation, Paraná Basin, northeastern Argentina: Anatomical, systematic, and alaeoenviromental insights. *IAWA J.* 46: 183-204.
<http://dx.doi.org/10.1163/22941932-bja10174>
- FRANCO, M. J., M. BREA, E. PASSEGGI & L. M. PÉREZ. 2015a. The first record of Lauraceae fossil woods from the Cretaceous Puerto Yerúa Formation

- of eastern Argentina and palaeobiogeographic implications. *Cretac. Res.* 56: 388-398.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2015.05.014>
- FRANCO, M. J., M. BREA, B. S. FERRERO & E. BRUNETTO. 2015b. Nuevos registros de *Prumnopityoxylon gnaedingeriae* Franco y Brea (Podocarpaceae) en asociación con mamíferos pleistocenos, cuenca del río Gualaguay, Entre Ríos, Argentina. En: *Libro de Resúmenes del III Simposio del Mioceno-Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*, p. 16. Corrientes.
- FRANCO, M. J., E. MOYA, M. BREA & C. MARTINEZ MARTINEZ. 2020. *Astroniumxylon*, *Schinopsisxylon*, and *Parametopioxylon* n. gen. fossil woods from upper Cenozoic of Argentina: Taxonomic revision, new taxon and new records. *J. Paleontol.* 94: 185-201. <http://dx.doi.org/10.1017/jpa.2019.97>
- FRANCO, M. J., M. BREA, C. MARTINEZ MARTINEZ & M. B. THALMEIER. 2025 (en prensa). Megaflora (leños, cañas, y palmeras) de la Formación Ituzaingó, Cuenca del río Paraná, Argentina. *FACENA*.
- FRANCO, M. J., M. BREA, O. ORFEO & A. F. ZUCOL. 2013. Paleoflora de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno). En: BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*, Publicación Especial, vol. 14: 41-55. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires.
- FRENGUELLI, J. 1920. Contribución al conocimiento de la geología de Entre Ríos. *Bol. Acad. Nac. Ci.* 14: 55-256.
- FRENGUELLI, J. 1925. Loess y limos pampeanos. *GAEA, An. Soc. Argent. Estud. Geogr.* 1: 1-88.
- FRENGUELLI, J. 1930. Partículas de sílice organizada en el loess y en los limos pampeanos. Células silíceas de Gramíneas. *Anales de la Soc. Cient. de Santa Fe* 2: 1-47.
- FRENGUELLI, J. 1940. Rasgos principales de Fitogeografía Argentina. *Rev. Mus. La Plata, Botánica*, NS 3: 65-181.
- FRENGUELLI, J. 1946. El origen de las angiospermas. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 1: 169-208.
- FREZZIA, S. A., N. I. PATTERER & A. F. ZUCOL. 2021. Registro paleobotánico del Plio-Pleistoceno inferior en el valle del río Uruguay. Caracterización fitolítica de la Formación San Salvador, este de la provincia de Entre Ríos. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 21: 16-33.
<https://doi.org/10.5710/PEAPA.29.06.2021.383>
- GAMERRO, J. C. 1981. *Azolla* y *Salvinia* (Pteridophyta Salviniiales) en la Formación Paraná (Mioceno superior), Santa Fe, República Argentina. En: *Resúmenes del IV Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*, pp. 12-13. Córdoba.
- GARRALLA, S. S. 1987. Palinomorfos (Fungi) de la Formación Ituzaingó (Plioceno Superior) de la provincia de Corrientes, Argentina. *FACENA* 7: 87-109.
- GARRALLA, S. S. 1989. Palinomorfos (Fungi) de la Formación Paraná (Mioceno superior) del Pozo Josefina, Provincia de Santa Fe, Argentina. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 20: 29-39.
- GARRALLA, S. S., L. M. ANZÓTEGUI & L. R. MAUTINO. 2016. Relaciones paleoflorísticas del Mioceno-Plioceno del norte argentino. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 16: 1-13.
<http://doi.org/10.5710/PEAPA.29.02.2016.89>
- HAUMAN L., A. BURKART, L. R. PARODI & A. L. CABRERA. 1947. *La vegetación de la República Argentina*. Geografía de la República Argentina, vol. 8: 5-349. GAEA, Buenos Aires.
- HOLMBERG, E. L. 1898. La Flora de la República Argentina. En: DE LA FUENTE, D. G., G. CARRASCO & A. B. MARTÍNEZ (eds.), *Segundo censo de la República Argentina*, Tomo 1, pp. 385-475. Taller Tipográfico de la Penitenciaría Nacional, Buenos Aires.
- HUECK, K. 1966. Die Wälder Südamerikas: Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. Gustav Fischer, Stuttgart.
- HUECK, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância econômica*. Polígono, San Pablo.
- IRIONDO, M. H. 1973. Análisis Ambiental de la Formación Paraná en su área tipo. *Bol. Asoc. Geol. Córdoba* 2: 19-23.
- IRIONDO, M. H. 1980. El Cuaternario de Entre Ríos. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 11: 125-141.
- IRIONDO, M. H. & D. KRÖHLING. 2001. A neoformed Kaolinitic mineral in the Upper Pleistocene of NE Argentina. En: *12th International Clay Conference*, p. 6. Bahía Blanca.
- IRIONDO, M. H. & D. KRÖHLING. 2007. La Formación El Palmar (Informalmente Formación Salto Chico) y el Acuífero San Salvador, Entre Ríos. En: *V Congreso Argentino de Hidrogeología*, pp. 433-441. Paraná.
- IRIONDO, M. H. & 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.

- IRIONDO, M., C. CERUTI & R. TARDIVO. 1985. Geomorfología y Cuaternario del tramo inferior del Arroyo Feliciano. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 16: 149-156.
- JOZAMI J. M. 1964. La fitogeografía de Santa Fe y Entre Ríos y sus recursos forestales. En: *Conferencia del Cincuentenario del Museo Provincial de Ciencias Naturales, Florentino Ameghino*, pp. 85-101. Santa Fe.
- KATINAS, L., E. L. GUERRERO & F. D. DOSIL HIRIART. 2022. La fitogeografía argentina según Joaquín Frenguelli y Ángel Lulio Cabrera y el predominio de una perspectiva biogeográfica histórica". *Rev. Mus. La Plata* 7: 81-94.
<https://doi.org/10.24215/25456377e159>
- KRÖHLING, D. M. 2009. La Formación El Palmar, una unidad fluvial asignable al subestadio cálido EIO 5a (Pleistoceno Tardío) de la cuenca del río Uruguay. *Nat. Neotrop.* 40: 61-86.
- KRÖHLING, D., E. PASSEGGI, A. F. ZUCOL, G. ERRA, ... & M. BREA. 2010. Multidisciplinary analysis of the last glacial loess at the NE of the Pampean aeolian system. En: *18th International Sedimentological Congress, Abstract Volume*, p. 518. Mendoza.
- LORENTZ, P. G. 1876. Cuadro de la Vegetación de la República Argentina. En: NAAP, R. (ed.), *La República Argentina*, pp. 77-136. Sociedad Anónima de Tipografía, Litografía y Fundición de Tipos, Buenos Aires.
- KRÖHLING, D. M., N. I. PATERER, R. S. RAMOS & M. BREA. 2013. Reconstrucción paleoambiental de una unidad fluvial asignable al subestadio cálido EIO5a (Formación El Palmar, NE Argentina). En: *6th Latin American Congress of Sedimentology*, p. 157. San Pablo.
- LORENTZ, P. G. 1878. *La vegetación del Nordeste de la Provincia de Entre Ríos*, Informe Científico, Talleres Gráficos Pattarone & Sors, 2da. Edición, Paraná.
- LUTZ, A. I. 1979. Maderas de angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *FACENA* 3: 39-63.
- LUTZ, A. I. 1980. *Palmoxylon concordiensis* n. sp. del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, República Argentina. En: *II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso latinoamericano de Paleontología, Actas III*, pp. 129-140. Buenos Aires.
- LUTZ, A. I. 1981. *Enterrioxylon victoriensis* nov. gen. et sp. (Leguminosae) del Mioceno superior (Fm. Paraná) de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *FACENA* 4: 21-29.
- LUTZ, A. I. 1984. *Palmoxylon yuqueriense* n. sp. del Plioceno de la Provincia de Entre Ríos, Argentina. En: *Actas del III Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, pp. 197-207. Corrientes.
- LUTZ, A. I. 1986. Descripción morfo-anatómica del estípide de *Palmoxylon concordiensis* Lutz del Plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *FACENA* 6: 17-32.
- LUTZ, A. I. 1991. Descripción anatómica de *Mimosoxylon* sp. del Plioceno (Formación Ituzaingó) de la provincia de Corrientes, Argentina. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 22: 3-10.
- LUTZ, A. I. 1993. Dos Basidiomycetes (Polyporaceae) xilófilos del Plioceno de Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 30: 419-422.
- MARTÍNEZ CARRETERO, E., F. A. ROIG, U. ESKUCHE, A. M. FAGGI, ... & D. PRADO. 2016. Prodrómulo Sistemático de la República Argentina y una breve introducción a los estudios fitosociológicos. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 51: 469-549.
<https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n3.15392>
- MARTINEZ MARTINEZ, C. 2023. New records of Moraceae from the upper Miocene of northeastern Argentina. *Ameghiniana* 60: 78-96.
<https://doi.org/10.5710/AMGH.04.12.2022.3519>
- MORTON, L. S. 2004. Moluscos fósiles de agua dulce de la Formación Ituzaingó, Plioceno de Corrientes, Argentina. En: ACENOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, Misceláneas 12: 45-48. INSUGEO, Tucumán.
- MOYA, E. 2018. *Maderas de Leguminosae del Mioceno-Pleistoceno Superior de la región noreste de la Argentina: aspectos taxonómicos y su importancia como indicadores de las variaciones climáticas y biogeográficas*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- MOYA, E. & M. BREA. 2015a. A new record of fossil wood of Vochysiaceae from the Upper Pleistocene (Arroyo Feliciano Formation), Argentina, South America. *Rev. Bras. Paleontol.* 18: 83-90.
<http://doi.org/10.4072/rbp.2015.1.05>
- MOYA, E. & M. BREA. 2015b. Legume fossil woods from the late Pleistocene Northeastern Argentina (Arroyo Feliciano Formation): Palaeobiogeographic implications. *Ameghiniana* 52: 558-573.
<http://doi.org/10.5710/AMGH.24.06.2015.2875>
- MOYA, E. & M. BREA. 2018. First Pleistocene record of fossil wood of Bignoniaceae in the Americas and

- a comparison with the extant *Tabebuia* alliance and *Tecomeae*. *Bot. J. Linn. Soc.* 187: 303-318.
<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy019>
- MOYA, E. & M. BREA. 2020. Combretaceous fossil wood from Ituzaingó Formation (Late Miocene?), Argentina, indicate a coastal marine environment. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 281: 104270.
<https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2020.104270>
- MOYA, E. & M. BREA. 2024. Nuevo registro paleobotánico de la Formación Paraná (Mioceno Tardío): Anatomía de la madera afín a *Sonneratioxylon*. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 25(R1), *Libro de resúmenes*: R146.
- MOYA, E., M. BREA & M. J. FRANCO. 2015. First record of *Styracoxylon* (Styracaceae) from Southern Hemisphere: Arroyo Feliciano Formation (Upper Pleistocene), Entre Ríos, Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 221: 211-219.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.07.008>
- MOYA, E., R. S. RAMOS, M. J. FRANCO & M. BREA. 2023. African legumes affinities in Upper Cenozoic flora from the lower La Plata Basin, South American. *Ameghiniana* 60: 48-64.
<https://doi.org/10.5710/AMGH.25.08.2022.3521>
- ORFEO, O., F. COLOMBO & J. J. NEIFF. 2014. Desplazamientos laterales del cauce del río Paraná en las cercanías de la ciudad de Corrientes (Argentina) durante el Cuaternario: características y significado sedimentario. En: *Resúmenes de las Actas de la XIV Reunión Argentina de Sedimentología*, pp. 206-207. Puerto Madryn.
- OTTONE, E. G. 2002. The french botanist Aimé Bonpland and paleontology at Cuenca del Plata. *Earth Sci. Hist.* 21: 150-165.
- OTTONE, E. G. 2005. The history of palaeobotany in Argentina during the 19th century. En: BOWDEN, A. J., BUREK, C. V. & R. WILDING (eds.), *History of Paleobotany: Selected Essay*, Special Publications, vol. 241: 281-294. Geological Society, Londres.
- OTTONE, E. G. 2009. Aimé Bonpland, un naturalista en la Cuenca del Plata. *Todo es Hist.* 504: 6-20.
- OYARZABAL, M., J. CLAVIJO, L. OAKLEY, F. BIGANZOLI, ... & R. J. C. LEÓN. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral* 28: 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- PARODI L. R. 1945. Las regiones fitogeográficas argentinas y sus relaciones con la industria forestal. En: VERDOORN, F. (ed.), *Plants and Plant Science in Latin America*, pp. 127-147. Chronica Botanica Company, Nueva York.
- PATTERER, N. I. 2012. *Análisis Fitolíticos de la Formación El Palmar (Pleistoceno superior) en la cuenca del río Uruguay (este de Argentina)*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- PATTERER, N. I. 2015. Análisis fitolíticos de la Formación San Salvador (Plioceno-Pleistoceno) en la cuenca del río Uruguay, Entre Ríos, Argentina. *Rev. Asoc. Geol. Argent.* 72: 332-334.
- PATTERER, N. I. & S. A. FREZZIA. 2022. First record of phytolith assemblages from the Salto Ander Egg Formation (Late Pleistocene). Palaeoenvironment inferences in the Last Interglacial Stage in southwestern Mesopotamia (Entre Ríos, Argentina). *J. South Am. Earth Sci.* 119: 103971.
<http://doi.org/10.1016/j.jsames.2022.103971>
- PATTERER, N. I., A. F. ZUCOL & M. BREA. 2014. Análisis fitolíticos del perfil sedimentario Los Loros, de la Formación El Palmar (Pleistoceno superior), en el Parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Acta Geol. Lilloana* 26: 53-62.
- PATTERER, N. I., D. M. KRÖHLING & A. F. ZUCOL. 2020. Phytolith analysis in quaternary fluvial deposits (El Palmar Formation-Late Pleistocene) of the Uruguay river valley, Entre Ríos province, Argentina. *J. South Am. Earth Sci.* 100: 102542.
<https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102542>
- PATTERER, N. I., A. F. ZUCOL & E. PASSEGGI. 2017. Análisis fitolíticos en suelos formados sobre antiguas terrazas del río Uruguay (Colón, Entre Ríos): Evidencia de retracción de los palmares de *Butia yatay* (Mart.) Becc. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 17: 1-13.
<http://dx.doi.org/10.5710/PEAPA.20.03.2017.122>
- PATTERER, N. I., E. MOYA & S. A. FREZZIA. 2025. Reconstructing deltaic palaeoenvironments in southern South America: phytoliths in Miocene estuarine sediments (Paraná Formation). *J. South Am. Earth Sci.* 151: 105269. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105269>
- PENNINGTON, R. T., M. LAVIN, D. E. PRADO, C. A. PENDRY, ... & C. A. BUTTERWORTH. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philos. Trans. R. Soc. Series B. Biological Sciences* 359, 515-558.
- PÉREZ, L. M. 2013. Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. En:

- BRANDONI, D. & J. I. NORIEGA (eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*, Publicación Especial, vol. 14: 7-12. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires.
- PRADO, D. E. 2000. Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinb. J. Bot.* 57: 437-461.
- RAGONESE, A. E. 1941. La vegetación de la provincia de Santa Fe (R.A.). *Darwiniana* 5: 369-416.
- RAMOS, R. S. 2014. Análisis paleoecológico preliminar de la flora de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), Entre Ríos, Argentina. *Acta Geol. Lilloana* 26: 63-74.
- RAMOS, R. S. 2015. *Estudios xilológicos en la Formación El Palmar (Pleistoceno Superior), Provincia de Entre Ríos, Argentina*. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- RAMOS, R. S., M. BREA & D. M. KRÖHLING. 2012. Leños fósiles de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío) en el parque Nacional El Palmar, Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana* 49: 606-622.
- RAMOS R. S., M. BREA & R. PARDO. 2014. Fossil wood of *Peltophoroxylon* (Caesalpinoideae) from El Palmar Formation (late Pleistocene), Argentina. *IAWA J.* 35: 199-212.
- RAMOS R. S., M. BREA & D. M. KRÖHLING. 2015. Primer registro de Cryptocaryoxylon Leisman, una Lauraceae de la Formación El Palmar (Pleistoceno tardío), Entre Ríos, Argentina. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat., n.s.* 17: 59-70.
- RAMOS, R. S., M. BREA, D. M. KRÖHLING. 2017a. Malvaceous wood from the late Pleistocene El Palmar Formation of Northeastern Argentina. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 246: 232-241.
- RAMOS, R. S., M. BREA & D. M. KRÖHLING. 2017b. Fossil woods of Detarioideae subfamily (Fabaceae) from el Palmar Formation (Late Pleistocene) in South America. *J. South Am. Earth Sci.* 79: 202-214.
- RAMOS, R. S., M. BREA, D. M. KRÖHLING & S. A. CONTRERAS. 2022. New data for palaeoclimatic reconstructions in the upper/middle Uruguay River Basin: Caesalpinoid Fabaceae woods in the Late Pleistocene. *Bot. J. Linn. Soc.* 200: 491-523. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boac023>
- RAMOS, R. S., M. BREA, D. M. KRÖHLING & N. I. PATTERER. 2023. Pleistocene subtribe Terminaliinae (Combretaceae) fossils in the middle-lower Uruguay river basin, South America. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 31:104857. <http://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2023.104857>
- RAMOS, R. S., G. M. VIA DO PICO, M. BREA & D. M. KRÖHLING. 2024. New fossil woods (upper Pleistocene) from the lower-middle Uruguay river basin (South America) reveal the past distribution of *Aspidosperma* (Apocynaceae). *Quat. Inter.* 697: 19-37. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2024.03.004>
- RUIZ-SANCHEZ, E. 2011. Biogeography and divergence time estimates of wood bamboos: insights in the evolution of Neotropical bamboos. *Bol. Soc. Bot. México* 88: 67-75.
- RUIZ-SANCHEZ, E., C. MAYA-LASTRA, M. L. PEREZ-GARCIA & M. A. GARCIA-MARTINEZ. 2025. Phylogenomics and biogeography of *Guadua*: Insights into a neotropical woody bamboo genus. *Am. J. Bot.* 112:e70022. <http://doi.org/10.1002/ajb2.70022>
- SPECHT, C.D. & M. E. BARTLETT. 2009. Flower Evolution: The Origin and Subsequent Diversification of the Angiosperm Flower. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40: 217-243.
- STUESSY, T. F. 2004. A transitional-combinational theory for the origin of angiosperms. *Taxon* 53: 3-16.
- THOMAS, H. H. 1925. The Caytoniales, a new group of angiospermous plants from the Jurassic rocks of Yorkshire. *Philos. Trans. Roy. Soc. London, ser. B* 213: 299-363.
- TINEO, D. E., L. M. PÉREZ, D. BRANDONI, S. MARTÍNEZ, ... & E. BRUNETTO. 2024. Reconstructing the South American Miocene puzzle: An integrated analysis of the Paraná Formation (Argentina). *J. South Am. Earth Sci.* 147: 105118. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2024.105118>
- TÓFALO, O. R. 1986. Depósitos clásticos y carbonáticos del Cretácico superior, Formación Puerto Yerúa, Entre Ríos. En: *Actas del 1° Reunión Argentina de Sedimentología*, pp. 201-204. La Plata.
- TÓFALO, O. R. & P. J. PAZOS. 1999. Microestructuras de calcretes de la Formación Puerto Yerúa (Cretácico), Argentina. En: *Actas del 5° Simposio sobre o Cretáceo do Brasil e 1er Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur*, pp. 71-77. Serra Negra.
- TÓFALO, O.R. & P. J. PAZOS. 2002. Caracterización de calcretes de la Formación Puerto Yerúa (Cretácico), en base a su micromorfología (Entre Ríos, Argentina). *Lat. Am. J. Sedimentol. Basin Anal.* 9: 127-134.
- ZUCOL, A. F. & M. BREA. 2000. Análisis fitolítico de la Formación Paraná en la Provincia de Entre Ríos. En: ACEÑOLAZA, F. G. & R. HERBST (eds.), *El Neógeno de Argentina*, Serie de Correlación Geológica, vol. 14: 67-76. INSUGEO, Tucumán.

- ZUCOL, A. F. & M. BREA. 2005. Fitólitos: IV. Sistemática de fitólitos, pautas para un sistema clasificatorio. Un caso en estudio en la Formación Alvear (Pleistoceno inferior). *Ameghiniana* 42: 685-704.
- ZUCOL, A. F. & E. PASSEGGI. 2021. Hetty L. R. Bertoldi de Pomar, una precursora de los estudios fitolíticos en Argentina. En: GUERESCHI, A. B., R. D. MARTINO & V. A. RAMOS (eds.), *La mujer en la geología*, Serie D Publicación Especial, vol. 37: 101-108. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires.
- ZUCOLA, F., M. BREA, & E. PASSEGGI. 2004a. Estudios paleoagrostológicos comparativos en sedimentos cenozoicos argentinos. En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, Misceláneas, 12: 103-116. INSUGEO, Tucumán.
- ZUCOL, A. F., M. BREA & A. SCOPEL. 2005. First record of fossil wood and phytolith assemblages of the Late Pleistocene in El Palmar Nacional Park (Argentina). *J. South Am. Earth Sci.* 20: 33-43.
- ZUCOL A. F., M. BREA, A. I. LUTZ & L. M. ANZÓTEGUI. 2004b. Aportes al conocimiento de la paleobiodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: Estudios paleoflorísticos. En: ACEÑOLAZA, F. G. (ed.), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, Misceláneas 12: 91-102. INSUGEO, Tucumán.
- ZUCOLA, F., M. BREA, E. PASSEGGI & M. J. FRANCO. 2014. Colecciones del laboratorio de Paleobotánica y Procesamiento de material sedimentario del CICYTTP-Diamante (CONICET), Entre Ríos, Argentina. *Bol. Asoc. Latinoam. Paleobot. Palinol.* 14: 71-82.
- ZUCOL, A. F., N. I. PATTERER, H. A. LEIVA, M. BREA & E. PASSEGGI. 2016. Caracterización fitolítica de la Formación Arroyo Feliciano (Pleistoceno Superior) en la localidad Paso Duarte, provincia de Entre Ríos, Argentina. *Publ. Electrón. Asoc. Paleontol. Argent.* 16: 52-63.

