

La megaflora (leños, cañas y palmeras) de la Formación Ituzaingó, cuenca del río Paraná, Argentina

Megaflora (woods, culms, and palms) from the Ituzaingó Formation, Paraná river basin, Argentina

 Franco, María Jimena * ^{1,2},  Brea, Mariana ^{1,2,3},  Martinez Martinez, Camila ¹ &  Thalmeier, M. Belen ⁴

1. Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción (CONICET-Gob. ER-UADER), Diamante, Entre Ríos, Argentina.
2. Universidad Autónoma de Entre Ríos, Facultad de Ciencia y Tecnología, Sede Diamante, Diamante, Entre Ríos, Argentina.
3. Cátedra Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata (FCNyM-UNLP), La Plata, Buenos Aires, Argentina.
4. Laboratorio de Geología de Llanuras (LAGEO), Centro de Investigación Científica y de Transferencia Tecnológica a la Producción, CICYTTP (CONICET-Gob. ER-UADER), Diamante, Entre Ríos, Argentina.

* Autor de correspondencia: jimenafr@gmail.com

Recibido/Received: 03 de Abril, 2025 | Aceptado/Accepted: 22 de Julio, 2025 | Publicado/Published: 30 de Oct. 2025

Como citar este artículo: Franco, M. J., Brea, M., Martinez Martinez, C., & Thalmeier, M. B. (2025). La megaflora (leños, cañas y palmeras) de la Formación Ituzaingó, cuenca del río Paraná, Argentina. *Revista FACENA* 35(2), 44-89. Doi: <https://doi.org/10.30972/fac.3528827>

RESUMEN: La Formación Ituzaingó es un depósito fluvial de la región del Litoral argentino que alberga un importante registro paleobotánico. Este trabajo sintetiza el conocimiento actual sobre la megaflora permineralizada de la formación, incluyendo leños, cañas y palmeras, con énfasis en su diversidad taxonómica y su contexto paleoambiental y biogeográfico. Esta unidad, estudiada desde el siglo XIX, ha proporcionado fósiles clave para reconstrucciones paleoecológicas y paleoclimáticas. Se han identificado 73 ejemplares fósiles asignados a 13 familias, siendo Anacardiaceae, Fabaceae, Moraceae, Lauraceae y Proteaceae las más frecuentes. Los leños fósiles provienen de Entre Ríos, Corrientes y Santa Fe. Los ejemplares de Entre Ríos están preservados por silicificación, mientras que en Corrientes y Santa Fe predominan preservaciones con hidróxidos amorfos de Fe y Ca, junto con otros elementos traza, lo que ha afectado la preservación de sus caracteres anatómicos y dificulta su identificación taxonómica. Los análisis anatómicos de estos leños fósiles evidencian la coexistencia de especies adaptadas a distintos regímenes hídricos, desde bosques húmedos ribereños, bosques secos estacionales hasta bosques secos. Estos datos refuerzan la hipótesis de que los Bosques Secos Estacionales Neotropicales tuvieron en el pasado una distribución más extensa en Sudamérica. Futuras investigaciones, que integren nuevas dataciones radiométricas y análisis sedimentológicos permitirán precisar el marco temporal y ambiental de estos depósitos. Además, enfoques interdisciplinarios que integren la taxonomía tradicional con estudios paleoecológicos, paleoclimáticos y paleoambientales contribuirán a una reconstrucción más precisa de estos ecosistemas y su evolución frente a los cambios climáticos del Cenozoico tardío.

Palabras claves: Paleobotánica; Xilema secundario; Ejes caulinares; Mioceno-Pleistoceno; Litoral argentino.

ABSTRACT: The Ituzaingó Formation is a fluvial deposit of the Argentine Littoral region with a important palaeobotanical record. This work synthesizes current knowledge of its permineralized megaflora, including woods, culms, and palms, with emphasis on the taxonomic diversity and its palaeoenvironmental and biogeographic context. This geological unit has been studied since the XIX century and has provided key fossils for palaeoecological and palaeoclimatic reconstructions. There are 73 fossil specimens assigned to 13 families, with the Anacardiaceae, Fabaceae, Moraceae, Lauraceae and Proteaceae being the most frequent. The fossil woods come from the provinces of Entre Ríos, Corrientes and Santa Fe. In Entre Ríos, specimens are preserved by silicification, whereas those from Corrientes and Santa Fe are mainly preserved with amorphous hydroxyls of Fe and Ca and other trace elements, which affected the anatomical features and complicated taxonomic identification. The anatomical studies of these fossil woods indicate the coexistence of species adapted to different hydric regimes, from riparian humid forest to seasonally dry forest. These data support the hypothesis that Neotropical Seasonally Dry Forests had a wider distribution in South America in the past. Future research, incorporating new radiometric dating and detailed sedimentological analyses will help refine the chronological and environmental context of these deposits. Additionally, interdisciplinary approaches that integrate traditional taxonomy with paleoecological, paleoclimatic, and paleoenvironmental studies will contribute to a deeper understanding of these ecosystems and their evolution in response to climatic changes during the Late Cenozoic.

Keywords: Paleobotany; Secondary xylem; Caulinar axes; Mio-Pleistocene; Argentine Littoral.

Dedicado a Rafael Herbst, Alicia Lutz y Luisa Anzótegui pioneros en la paleobotánica del litoral argentino

INTRODUCCIÓN

La Formación Ituzaingó es una unidad geológica del Cenozoico tardío que se caracteriza por sus extensos afloramientos en la Región del Litoral de Argentina, principalmente en las provincias de Corrientes, Entre Ríos y Santa Fe. Esta unidad sedimentaria, se destaca por su riqueza paleontológica, con una alta diversidad y abundancia de restos fósiles de plantas y vertebrados (Anzótegui, 1974, 1980; Anzótegui y Lutz, 1987; Lutz, 1979, 1991, 1993; Caccavari y Anzótegui, 1987; Anzótegui y Acevedo, 1995; Cione et al., 2000; Anzótegui y Garralla, 2004; Zucol et al., 2004; Brea y Zucol, 2007; Brea et al., 2013; Franco et al., 2013, 2024; Brandoni y Noriega, 2013; Garralla et al., 2016; Anzótegui et al., 2019; Brandoni et al., 2019; Brunetto et al., 2019; Schmidt et al., 2020; Brandoni et al., 2024), lo que la convierte en un importante registro para la reconstrucción de los ecosistemas del Mio-Pleistoceno en América del Sur.

Los estudios paleobotánicos realizados en la Formación Ituzaingó se han basado en diversos tipos de registros fósiles, incluyendo esporomorfos (Anzótegui, 1974; Caccavari y Anzótegui, 1987; Garralla, 1987; Anzótegui y Acevedo, 1995), fitolitos (Contreras, 2019), impresiones foliares y cutículas (Anzótegui, 1980), basidiocarpos (Lutz, 1993), leños (Lutz, 1979, 1991; Franco, 2009, 2010, 2011, 2012, 2017; Franco y Brea, 2010, 2013, 2015; Brea y Franco, 2013; Franco et al., 2013, 2019, 2020a y b, 2024; Brandoni et al., 2019; Martínez Martínez, 2023; Franco et al. 2024), estípites (Franco, 2014) y cañas fósiles (Brea y Zucol, 2007; Brea et al., 2013). Estos restos vegetales, hallados en diversas localidades fosilíferas de Corrientes, Entre Ríos y Santa Fe, han permitido identificar una paleoflora abundante y diversa (Anzótegui y Lutz, 1987; Zucol et al., 2004; Franco et al., 2013; Garralla et al., 2016; Anzótegui et al., 2019).

En varias localidades de la provincia de Corrientes, como Ituzaingó, Riachuelo, Punta del Rubio, Santa Lucía y Villa Olivari, se han realizado estudios de palinomorfos, de impresiones foliares y de cutículas que han proporcionado información sobre las

paleocomunidades de la Formación Ituzaingó en esta provincia (Anzótegui, 1974, 1980; Anzótegui y Lutz, 1987; Caccavari y Anzótegui, 1987; Anzótegui y Acevedo, 1995; Zucol *et al.*, 2004). Anzótegui (1974) identificó palinomorfos que sugieren la presencia de lagunas de aguas salobres, lo que podría indicar una conexión con ambientes marinos. Posteriormente, Anzótegui y Acevedo (1995) describieron asociaciones florísticas características de bosques en galería, vinculadas a cursos de agua en zonas de llanuras o pendientes suaves. Además, el análisis detallado de 15 morfotipos de impresiones foliares y cutículas fósiles en la localidad de Riachuelo permitió a Anzótegui (1980) postular la existencia de condiciones lacustres, con pequeños cuerpos de agua colonizados por vegetación. Por su parte, Caccavari y Anzótegui (1987) identificaron elementos florísticos similares a los del Cerrado brasileño, lo que sugiere un paleoclima tropical con régimen de lluvias estacionales. Estos hallazgos indican una diversidad de paleocomunidades y condiciones ambientales durante el depósito de la Formación Ituzaingó en el área que actualmente abarca la provincia de Corrientes. Los estudios realizados en la Formación Ituzaingó en la provincia de Corrientes por el grupo de investigación liderado por la Dra. Anzótegui permitió reconocer las familias Sapotaceae, Winteraceae, Aquifoliaceae, Fabaceae, Myrtaceae, Euphorbiaceae, Ulmaceae, Malpighiaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Onagraceae, Polygonaceae, Azollaceae, Meliaceae, Lauraceae, Compositae, Chenopodiaceae, Poaceae, Cyperaceae, Polygalaceae y Podocarpaceae.

Hongos basidiomycetes (Polyporaceae) xilófilos fueron descriptos por primera vez por Lutz (1993) en la localidad de El Brete (Departamento Paraná, Entre Ríos), los cuales fueron asignados como cfr. *Antrodia* sp. y cfr. *Trametes* sp. fue hallado en el arroyo Quebracho, cerca de la localidad de Viale en la provincia de Entre Ríos.

En cuanto al registro de invertebrados fósiles, se han identificado pelecípodos dulceacuícolas, específicamente unionidos diplodóntidos, en la localidad de Empedrado, Corrientes (Herbst y Camacho, 1970; Morton y Jalfin, 1987). Estos hallazgos sugieren que durante el depósito de la Formación Ituzaingó en ese sitio prevaleció un clima subtropical.

El registro de vertebrados fósiles se concentra en la provincia de Entre Ríos, principalmente en los niveles inferiores de la secuencia sedimentaria, particularmente en la porción basal conocida como "Conglomerado Osífero". Los fósiles recuperados incluyen restos óseos de aves, peces, mamíferos y reptiles, tanto de origen continental como marino. Se ha sugerido que los vertebrados marinos presentes en el "Conglomerado osífero" podrían haber sido retrabajados de la Formación Paraná, lo que indica una posible mezcla secundaria de faunas. La fauna fósil registrada en la base de la Formación Ituzaingó muestra una afinidad con la fauna de edad Huayqueriense (más detalles en Cione *et al.*, 2000; Brandoni y Noriega, 2013; Brandoni *et al.*, 2019; Brunetto *et al.*, 2019; Schmidt *et al.*, 2020; Brandoni *et al.*, 2024).

El objetivo de este trabajo es brindar una síntesis actualizada del registro de megaflora de la Formación Ituzaingó, con énfasis en los leños, cañas y palmeras, integrando datos previos sobre su diversidad taxonómica, y sus implicancias paleoambientales y biogeográficas.

Este trabajo está dedicado a la memoria de: el Dr. Rafael "Rafa" Herbst, reconocido geólogo y paleobotánico argentino, quién realizó estudios geológicos detallados en las provincias de Corrientes y Entre Ríos, y quien le confirió el *status* definitivo a la Formación Ituzaingó (Herbst, 1971; Herbst *et al.*, 1976; Herbst y Santa Cruz, 1985); la Dra. Alicia Isabel "Pelusa" Lutz, paleobotánica pionera en el estudio de las maderas fósiles halladas en las provincias de Corrientes y Entre Ríos. Su trabajo representó el primer estudio paleobotánico de la Formación Ituzaingó, sentando las bases para futuras investigaciones en la región. Gracias a su labor se dieron a conocer nuevos taxones para la ciencia, como *Menendoxylon* y *Schinopsixylon* (Lutz, 1979), además de describir nuevos taxones del género *Palmoxylon* (Arecaceae); y la Dra. Luisa Matilde "Yuyi" Anzótegui, quien fue pionera en el estudio de los palinomorfos, impresiones foliares y cutículas de la Formación Ituzaingó. Su trayectoria ha contribuido significativamente a la reconstrucción de las paleocomunidades vegetales del noreste argentino.

MARCO GEOLÓGICO

La Formación Ituzaingó fue propuesta formalmente por De Alba (1953), aunque ya había sido identificada y descripta previamente por D'Orbigny (1842), quien la denominó como uno de los horizontes del "Tertiare Guaranien". Otros naturalistas, como Charles Robert Darwin, Auguste Bravard, Carlos Germán Burmeister, Alfred Stelzner, Florentino Ameghino, Pedro Scalabrini y Joaquín Frenguelli, también hicieron referencias o aportes al conocimiento inicial de estos depósitos actualmente asignados a la Formación Ituzaingó. Desde entonces, ha sido objeto de amplias investigaciones debido a su importancia estratigráfica, sedimentológica y paleontológica (Martinelli, 1947; Battaglia, 1946; Cordini, 1949; Castellanos, 1965; Reig, 1957; Camacho, 1967; Pascual y Odreman, 1973; Aceñolaza, 1976, 2000, 2007; Aceñolaza y Sayago, 1980; Iriondo, 1973, 1980, 1994, 1996; Iriondo y Rodriguez, 1973; Iriondo y Scotta, 1978; Bidegain, 1991, 1993, 1999; Herbst, 2000; Fernández Garrasino y Vrba, 2000; Torra, 2001; Anis et al., 2005; Brunetto et al., 2013, 2019; Franco et al., 2013; Orfeo et al., 2014, 2023; Brandoni et al. (2019). Herbst (1971) y Herbst et al. (1976) le confieren el *status* definitivo como formación. La Formación Ituzaingó se extiende a lo largo de la margen izquierda del río Paraná y arroyos internos, desde Corrientes hasta el norte de Paraná en Entre Ríos, además ha sido reconocida en el subsuelo y barrancas de arroyos de la provincia de Santa Fe (Iriondo, 2007; Thalmeier et al., 2021). Sus sedimentos están compuestos mayoritariamente por areniscas y arenas cuarzosas de grano fino a mediano, con intercalaciones de niveles conglomerádicos y lentes pelíticos (Iriondo y Rodríguez, 1973; Jalfin, 1988, Brunetto et al., 2013).

Las relaciones estratigráficas de la Formación Ituzaingó varían según la región. En la zona norte, cerca de Ituzaingó (localidad tipo), la unidad descansa directamente sobre los basaltos de la Formación Serra Geral (Cretácico), mientras que hacia el interior de Corrientes lo hace discordantemente sobre la Formación Fray Bentos (Oligoceno superior) (Amaral et al., 1996; McDougall y Rüegg, 1966; Anis et al., 2005).

Más al sur, a lo largo de la margen del río Paraná, la Formación Ituzaingó yace sobre la Formación Paraná (Mioceno Superior), depositada durante el evento transgresivo del "Mar Paranense" (Herbst *et al.*, 1976; Anis *et al.*, 2005, Tineo *et al.*, 2024). Por encima de la Formación Ituzaingó, se superponen sedimentos pleistocenos como las formaciones Toropí y Yupoí en Corrientes, y del Plioceno, como las formaciones Hernandarias y Puerto General Alvear en Entre Ríos (Herbst y Santa Cruz, 1985; Iriondo, 1980).

Se ha propuesto que la Formación Ituzaingó representa un sistema fluvial depositado en un contexto de regresión marina tras el retiro del "Mar Paranense". Estudios sedimentológicos sugieren que los ambientes de deposición incluían canales fluviales de baja sinuosidad y planicies inundables, con una pendiente regional similar a la del actual río Paraná (Iriondo, 1980; Jalfin, 1988). La subsidencia tectónica en Corrientes habría permitido la acumulación de espesores mayores (hasta 160 m), mientras que en Entre Ríos predominó el levantamiento, limitando los espesores a 20 m en promedio (Brunetto *et al.*, 2013).

En la mayor parte de la provincia de Entre Ríos, aflora únicamente la base de la Formación Ituzaingó. Estos niveles se caracterizan por granulometrías más gruesas, una menor selección de tamaños de partícula, una mayor variabilidad de estructuras sedimentarias y un grado superior de consolidación (Brunetto *et al.*, 2013; Brandoni *et al.*, 2019). Estos depósitos, asociados a sistemas fluviales de alta energía, se han preservado de manera discontinua a lo largo de las barrancas del río Paraná y sus afluentes principales, abarcando localidades como Hernandarias, Toma Vieja, Curtiembre y Pueblo Brugo; y han sido asociados al denominado "Conglomerado osífero" o "Mesopotamiense" (Frenguelli, 1920; Cione *et al.*, 2000; Brandoni *et al.*, 2019). Estas características, junto a las relaciones estratigráficas observadas, han llevado a proponer la diferenciación de un miembro inferior más antiguo, limitado a esta región de Entre Ríos. Este miembro, refleja ambientes de alta energía y procesos sedimentarios complejos, representando un registro clave para interpretar las dinámicas sedimentarias y paleoambientales de la Formación Ituzaingó en esta zona (Brunetto

et al., 2013; Brandoni *et al.*, 2019). El miembro inferior de la Formación Ituzaingó tiene una gran relevancia paleontológica debido a que ha proporcionado la mayor parte de los leños fósiles estudiados, además de un diverso registro de vertebrados que incluye taxones vinculados a la Edad Huayqueriense (Mioceno Tardío).

La edad de la Formación Ituzaingó ha sido objeto de debate, fluctuando entre el Mioceno Tardío y el Pleistoceno temprano (Aceñolaza, 2000; Herbst, 2000; Brunetto *et al.*, 2013, 2019; Orfeo *et al.*, 2014; Brandoni *et al.*, 2019; y referencias citadas allí), debido a la escasez de fósiles útiles para realizar dataciones relativas y la dificultad de aplicar métodos actuales de datación numérica por las características de los sedimentos del miembro inferior. Estudios recientes, basados en dataciones radiométricas (isótopos de estroncio) en la subyacente Formación Paraná (9.47 Ma, Pérez, 2013; 7.55–6.67 Ma, Del Río *et al.*, 2018) y en evidencias biocronológicas proporcionadas por mamíferos fósiles (Cione *et al.*, 2000; Brandoni y Noriega, 2013; Brandoni *et al.*, 2019; Brunetto *et al.*, 2019; Schmidt *et al.*, 2020; Brandoni *et al.*, 2024), sugieren que su miembro inferior en Entre Ríos puede asignarse al Mioceno Tardío. Por su parte, el miembro superior aflorante en Corrientes se asigna al Pleistoceno mediante datación numérica (edad *Optical Stimulated Luminescence* 257 ± 12 ka, Orfeo *et al.*, 2014). Sin embargo, las interpretaciones sedimentológicas y litoestratigráficas continúan siendo revisadas.

OCURRENCIA GEOGRÁFICA Y REPOSITORIOS INSTITUCIONALES

La mayoría de la megaflora estudiada de la Formación Ituzaingó proviene de diversas localidades de la provincia de Entre Ríos, incluyendo Toma Vieja, Curtiembre, Hernandarias, Pueblo Brugo, El Espinillo, El Brete, Arroyo Feliciano, Planta Potabilizadora, Villa Urquiza y Puente Carmona (Fig. 1, Fig. 3.C–N). Más recientemente, se han incorporado nuevas localidades en esta provincia, donde se han hallado numerosos leños fósiles, aunque los estudios aún se encuentran en una etapa incipiente. Entre ellas

se destacan El Chapetón (Fig. 3.O), Arroyo del Sauce, Arroyo Las Conchas, Cantera Todoni y Las Cochinillas.

También, se han descriptos ejemplares hallados en Bella Vista y Punta del Rubio en la provincia de Corrientes (Fig. 1, Fig. 3.A y B). Por otro lado, el único leño fósil identificado hasta el momento para la provincia de Santa Fe fue hallado en San Fabián (Fig. 1), y se lo asignó a las formaciones Puerto San Martín/Ituzaingó, correspondiente a secuencias del Pleistoceno medio/superior. Actualmente, se están estudiando tres nuevos ejemplares provenientes de Arroyo Los Amores para esta provincia (Fig. 1).

Los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP (CONICET- Gob. ER- UADER) (CIDPALBO-MEG y CIDPALBO-MIC), en el Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Profesor Antonio Serrano" (MAS PALEOBOT), en el Parque Botánico Leandro Alem (PV) y en Museo de Antropología y Ciencias Naturales "Conscripto Bernardi" (M) en Entre Ríos, en la Colección Paleontológica de la UNNE "Dr. Rafael Herbst", Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (CTES-PB) en Corrientes y en el Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino" (MFA-G-PB) en Santa Fe.

Los leños del presente trabajo fueron estudiados mediante técnicas basadas en la observación como lo es el examen megascópico, la microscopía óptica (con luz común y polarizada), y la microscopía electrónica de barrido (MEB), en conjunto con el análisis del espectro de energía dispersiva de rayos X (EDS), con el objetivo de observar la disposición, morfología, anatomía y composición mineralógica de los leños.

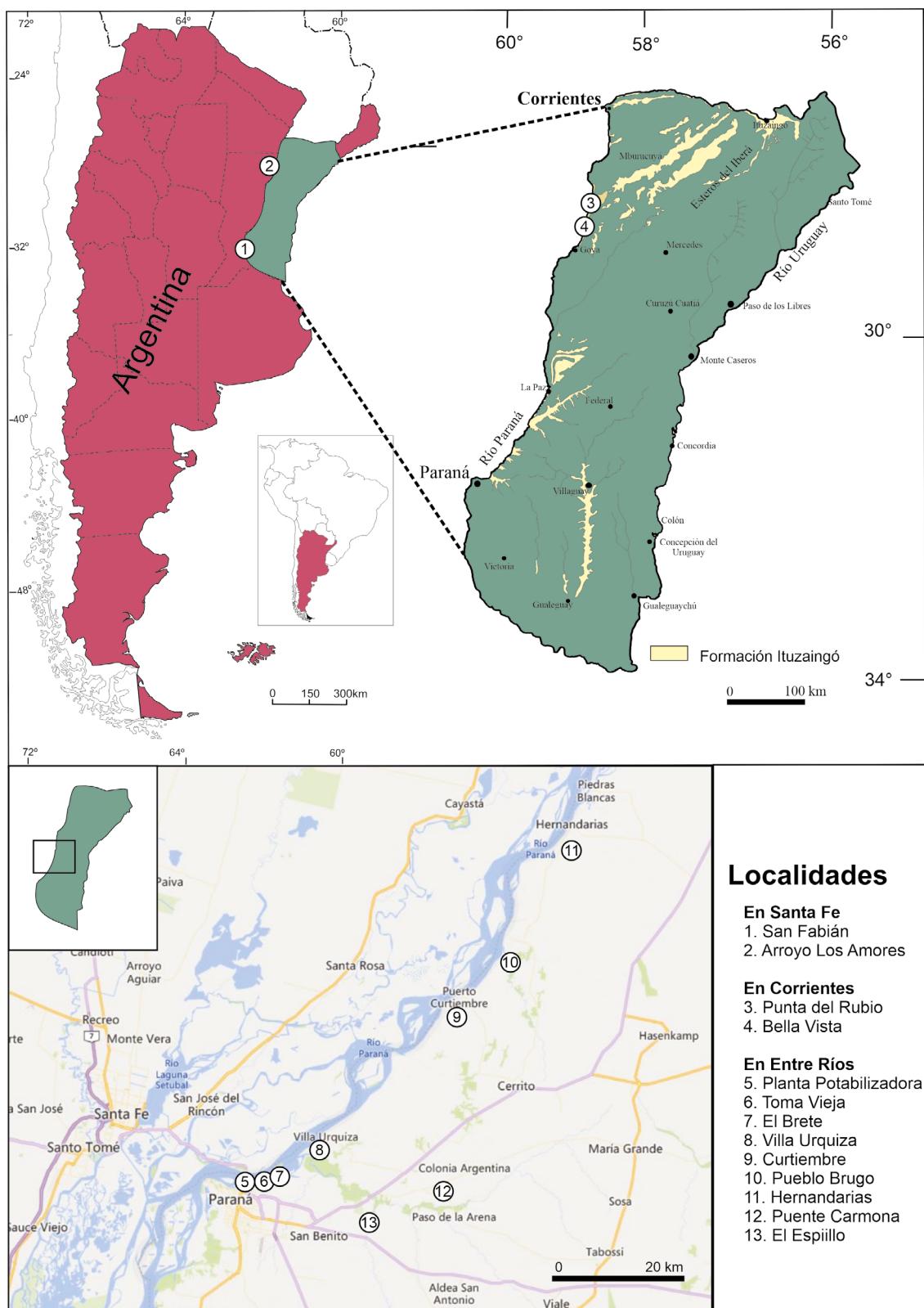


Figura 1. Mapa de ubicación de las localidades fosilíferas y de los afloramientos de la Formación Ituzaingó.

MODO DE FOSILIZACIÓN

El conocimiento de la geología regional y la estratigrafía del yacimiento donde se encuentran los leños, sumado a los estudios taxonómicos, pueden ser de gran ayuda para la estimación del proceso de fosilización y de la edad geológica de la madera fósil (Mustoe, 2023).

El agente más importante de la fosilización de la madera es la sílice; sin embargo, también existen otros componentes que forman parte de este proceso (hidróxidos amorfos de Al, Fe, Mn, Mg) (Siurek *et al.*, 2004; Saminpanya y Sutherland, 2013; Mustoe y Beard, 2021; Anderson *et al.*, 2023; Mustoe, 2023, y referencias citadas allí). La meteorización de los minerales de silicato en los sedimentos proporciona una fuente de sílice y otros elementos disueltos en las aguas naturales. La concentración de Si y demás elementos químicos en el agua subterránea no son el único factor importante para la mineralización de la madera; los cambios en el pH y las concentraciones de cada elemento disuelto puede afectar a la petrificación. Además, las características intrínsecas de la madera favorecen la mineralización (Mustoe, 2023).

La mineralización se produce como un equilibrio dinámico entre la degradación del tejido y la deposición de sílice, como ocurre, en un tronco enterrado en sedimentos permeables que permiten que el flujo de las aguas subterráneas mineralizadas fluyan a través de él. En maderas fósiles, la conservación anatómica está condicionada por la precipitación de minerales, ya sea de forma sincrónica con la degradación de la celulosa o durante fases diagenéticas posteriores de mineralización (Williams *et al.*, 1985; Chen *et al.*, 2002). El resultado final es un pseudomorfo inorgánico del tejido original.

Los leños fósiles hallados en Entre Ríos se encuentran preservados por silicificación (Fig. 2 A). Los fósiles son probablemente paraautóctonos y podrían haber sido transportados a una distancia relativamente corta debido a las características de la superficie exterior, con preservación por ejemplo de yemas y crestas longitudinales. Por su parte, los leños fósiles hallados en Corrientes y Santa Fe se encuentran preservados por hidróxidos amorfos de Fe y Ca principalmente, junto con Mn, Mg, Al,

entre otros elementos trazas (Fig. 2 B y C). Estos últimos ejemplares, presentan una menor preservación de los caracteres anatómicos, lo que dificulta su descripción e identificación incluso a veces a nivel de familia.

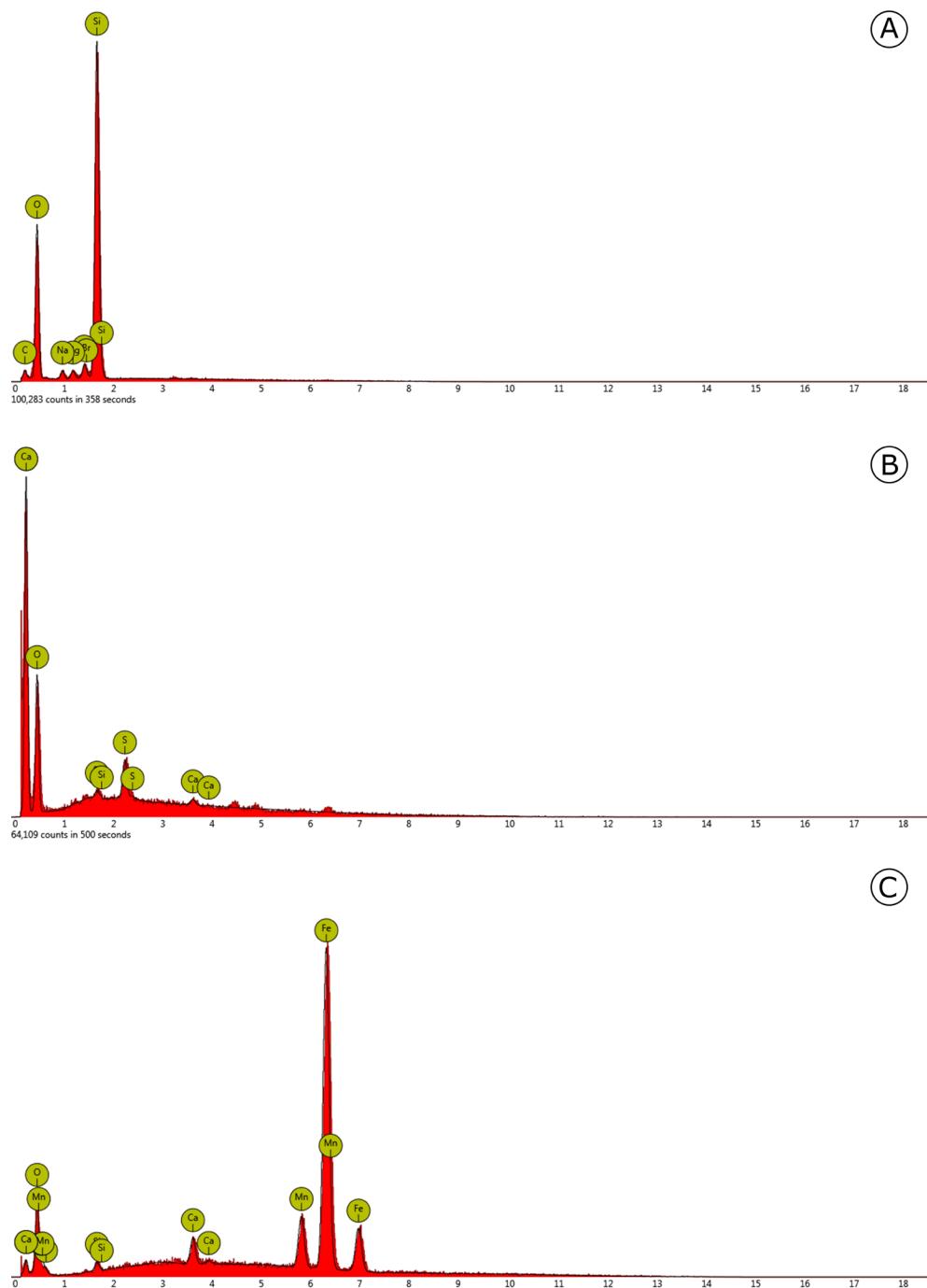


Figura 2. Patrón de difracción de rayos X (análisis EDS) en leños fósiles de las localidades: A, Toma Vieja, Entre Ríos. B, Bella Vista, Corrientes. C, Arroyo Los Amores, Santa Fe.

La diferencia en la mineralogía de la fosilización de los leños se asocia principalmente a su procedencia. Los leños hallados en Entre Ríos se encuentran en el miembro inferior de la Formación Ituzaingó, correspondiente al Mioceno Tardío. Mientras que, los leños fósiles provenientes de Corrientes, y de la localidad Arroyo Los Amores en Santa Fe yacen en el miembro superior de la Formación Ituzaingó (Pleistoceno temprano). Por tanto, basado en la geología y en los perfiles estratigráficos de los cuales provienen, se interpreta que los leños fósiles permineralizados por sílice tendrían una edad asignada al Mioceno Tardío, mientras que los permineralizados por hidróxidos amorfos serían del Pleistoceno. Esta diferencia podría estar asociada con las distintas condiciones físico-químicas del ambiente y de las aguas subterráneas en los procesos de fosilización, vinculadas a su vez a variaciones en las condiciones paleoambientales, como el nivel del mar, la temperatura, la precipitación, el pH, sumados a los procesos de disolución y solución, que afectaron a los diferentes miembros de la Formación Ituzaingó. La meteorización de los minerales de silicato en los sedimentos de las formaciones subyacentes a la Formación Ituzaingó, e incluso la misma formación, proporcionaron la fuente tanto de sílice disuelta en las aguas naturales, como de Ca y Fe principalmente, para la mineralización de los leños fósiles.

Maderas de la Formación Ituzaingó

Hasta el momento, se han descriptos un total de 73 ejemplares fósiles de la Formación Ituzaingó, incluyendo leños (69 ejemplares), cañas (2 ejemplares) y palmeras (2 ejemplares). De este total, cuatro provienen de la provincia de Corrientes, cuatro de Santa Fe (uno asignado a Proteaceae y tres aún bajo estudio), y el resto, de la provincia de Entre Ríos. Las familias identificadas incluyen representantes de Anacardiaceae, Celastraceae, Combretaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Lauraceae, Moraceae, Myrtaceae, Polygonaceae, Proteaceae, Rutaceae, Arecaceae y Poaceae-Bambusoideae (Tabla 1). Sin embargo, 13 taxones no pudieron ser identificados y por lo tanto permanecen como *incertae sedis*, debido a que no ha sido posible asignarlos con precisión a una familia. Esto se debe a diversas causas, como la preservación incompleta

de los especímenes, modo de fosilización, la ausencia de caracteres diagnósticos, la falta de descripciones anatómicas del xilema secundario en parientes actuales más cercanos, o la ausencia de material de referencia adecuado que permita establecer relaciones anatómicas confiables. Es importante resaltar que las palmeras y las cañas han sido halladas exclusivamente en la provincia de Entre Ríos.

Entre las localidades fosilíferas de Entre Ríos, se destacan Toma Vieja y Curtiembre por la abundancia y diversidad de fósiles hallados, descriptos e identificados. Toma Vieja, un sitio de relevancia histórica, ha aportado 21 ejemplares. En Curtiembre, los primeros registros fueron estudiados en el marco de la Tesis Doctoral de Franco (2011), y hasta la fecha se han analizado 17 ejemplares.

Tabla 1. Registro de megaflora permineralizada de la Formación Ituzaingó. Abreviatura: NLR = Nearest Living Relative, pariente actual más cercano.

Familia	Taxa	NLR	Localidad	Provincia	Nº de Ejemplares	Referencia
Anacardiaceae	<i>Astroniumxylon bonplandianum</i> Franco	<i>Myracrodroon urundeuva</i> Allemão	Toma Vieja	Entre Ríos	2	Franco, 2009; Franco et al. 2020a
			El Espinillo	Entre Ríos	1	Franco et al. 2020a
	<i>Astroniumxylon parabalansae</i> Franco & Brea	<i>Myracrodroon balansae</i> (Engl.) Santin	Toma Vieja	Entre Ríos	3	Franco et al. 2020a
			Curtiembre	Entre Ríos	3	Franco et al. 2020a
	<i>Schinopsixylon herbstii</i> Lutz	<i>Schinopsis</i> Engl.	Planta Potabilizadora	Entre Ríos	1	Franco et al. 2020a
			El Brete	Entre Ríos	2	Lutz, 1979
	<i>Parametopioxylon crystalliferum</i> Franco, Moya, Brea & Martinez Martinez	<i>Metopium</i> P. Browne	Toma Vieja	Entre Ríos	2	Franco et al. 2020a
	Género y especie <i>insertae sedis</i>	Anacardiaceae	Curtiembre	Entre Ríos	1	Franco, 2011
Arecaceae	<i>Palmostylon yuqueriense</i> Lutz	Coryphoideae	Barrancas del río Paraná	Entre Ríos	1	Franco, 2014
	<i>Palmostylon</i> sp.	Arecaceae	Arroyo Feliciano	Entre Ríos	1	Franco, 2014
Celastraceae	<i>Maytenoxylon perforatum</i> Franco	<i>Maytenus</i> Molina	El Espinillo	Entre Ríos	1	Franco, 2018
Combretaceae	CIDPALBO-MEG 162	<i>Terminalia</i> L.	El Espinillo	Entre Ríos	1	Franco et al., 2020b

	<i>Mangroveoxylon areniensis</i> Moya & Brea	<i>Conocarpus erectus</i> L.	Hernandarias	Entre Ríos	2	Moya y Brea, 2020
Euphorbiaceae	PV 191	<i>Euphorbia</i> L.	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Franco et al., 2023
Fabaceae	<i>Microlobiusxylon paranaensis</i> Franco & Brea	<i>Microlobius</i> C. Presl.	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2010
	<i>Mimosoxylon</i> sp.	Mimosoideae. <i>Acacia</i> Miller	Punta del Rubio	Corrientes	1	Lutz, 1991
<i>Menendoxylon vasallensis</i> Lutz		Mimosoideae	Hernandarias	Entre Ríos	2	Lutz, 1979
		<i>Parapiptadenia</i> Brenan	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2013
<i>Anadenantheroxylon villaaurquicense</i> Brea, Aceñolaza & Zucol 2001 emend. Franco & Brea		<i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan	El Brete, Paraná	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2013
			El Espinillo	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2013
	<i>Prosopisinoxylon americanum</i> Franco & Brea	Prosopis L., Sección Algarobia	Arroyo Feliciano	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2013
	<i>Gleditsioxylon paramorphoides</i> Franco & Brea	<i>Gleditsia amorphoides</i> (Griseb.) Taub.	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2013
	CIDPALBO-MEG178	Cercidoideae	Curtiembre	Entre Ríos	1	Martinez Martinez y Thalmeier, 2024
	CIDPALBO-MEG 180	Prioria, Detarioidea, Fabaceae	Arroyo Chapetón	Entre Ríos	1	Franco et al., 2024

Lauraceae	<i>Laurinoxylon artabeae</i> (Brea) Dupérón- Laudoueneix & Dupérón 2005 emend. Franco	Ocotea Aubl.	Hernandarias	Entre Ríos	4	Franco, 2012
	<i>Curtiembrexylon poledrii</i> Franco	<i>Beilschmiedia</i> Nees	Curtiembre	Entre Ríos	2	Franco, 2012
	CIDPALBO-MEG 179	Ocotea Aubl.	Pueblo Brugo	Entre Ríos	1	Martinez Martinez y Franco, 2024
Moraceae	<i>Soroceaxylon</i> <i>entrerriensis</i> Franco	Sorocea A.St.-Hil.	Toma Vieja	Entre Ríos	4	Franco, 2010; Martinez Martinez, 2023
	<i>Helicostyloxyロン</i> <i>paranensis</i> Martinez Martinez	<i>Helicostylis</i> Trécul	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Martinez Martinez, 2023
Myrtaceae	<i>Uruguaiinoxylon</i> <i>ragonesiae</i> Franco, Martinez Martinez & Brea	<i>Myrcia bella</i> Cambess.	El Espinillo	Entre Ríos	1	Franco et al., 2024
	<i>Uruguaiinoxylon aff.</i> <i>striata</i> Bolzon & Cardoso Marchiori	<i>Blepharocalyx</i> <i>salicifolius</i> (Kunth) O.Ber.	Villa Urquiza	Entre Ríos	1	Franco et al., 2024
Poaceae	<i>Guadua morronei</i> Brea, Zucol & Franco	Bambusoideae, Bambuseae, <i>Guadua</i> Kunth	El Espinillo	Entre Ríos	1	Brea et al., 2013
	<i>Guadua zuloagae</i> Brea & Zucol	<i>Guadua</i> <i>angustifolia</i> Kunth	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Brea y Zucol, 2007

Podocarpaceae	<i>Prumnopityoxylon gnaedingerae</i> Franco & Brea	<i>Prumnopitys</i> Phil.	El Brete, Paraná	Entre Ríos	1	Franco y Brea, 2015
Polygonaceae	<i>Ruprechtioxylon breae</i> Franco	<i>Ruprechtia laxiflora</i> Meisn.	Toma Vieja	Entre Ríos	1	Franco, 2018
Proteaceae	<i>Scalarixylon</i> sp.	<i>Roupala</i> Aubl.	San Fabián	Santa Fe	1	Franco et al., 2019
			Puente Carmona	Entre Ríos	1	Franco, 2011
			Curtiembre	Entre Ríos	3	Franco, 2011; Martinez Martinez et al., 2024
	<i>Scalarixylon</i> sp. nov.	<i>Roupala</i> Aubl.	Curtiembre	Entre Ríos	2	Franco, 2011
	<i>Scalarixylon</i> sp. nov.	<i>Roupala</i> Aubl.	Puente Carmona	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i>	Proteaceae	Puente Carmona	Entre Ríos	1	Franco, 2011

Insertar sedis	Género y especie <i>incertae sedis</i> 2		Toma Vieja	Entre Ríos	2	Franco, 2011
			Curtiembre	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 3		Curtiembre	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 4		Arroyo Feliciano	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 5		Puente Carmona	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 6		Puente Carmona	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 7		Curtiembre	Entre Ríos	2	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 8		Curtiembre	Entre Ríos	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 9	Angiosperma	Bella Vista	Corrientes	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 10	Angiosperma	Bella Vista	Corrientes	1	Franco, 2011
	Género y especie <i>incertae sedis</i> 11	Angiosperma	Bella Vista	Corrientes	1	Franco, 2011

Toma Vieja

La localidad fosilífera de Toma Vieja (Fig. 3.C y D), ubicada en la ciudad de Paraná, Entre Ríos, es uno de los sitios más relevantes para el estudio de la paleoflora de la Formación Ituzaingó. En esta localidad, la formación aflora con una muy buena exposición y ha proporcionado la mayor cantidad de leños fósiles estudiados hasta el momento, en su mayoría muy bien preservados.

Estratigráficamente, los leños fósiles se han encontrado en dos niveles bien definidos dentro de la Formación Ituzaingó, la cual suprayace en discordancia erosiva sobre los depósitos marinos de la Formación Paraná (Mioceno Tardío). En la secuencia, la Formación Ituzaingó se encuentra por debajo, también en discordancia, de las formaciones Puerto General Alvear, Hernandarias, y culminando con los depósitos loéssicos de la Formación Tezanos Pinto (Iriondo, 1980).

Hasta la fecha, se han identificado 21 ejemplares pertenecientes a las familias Anacardiaceae (Franco, 2009; Franco *et al.*, 2020a), Moraceae (Franco, 2010; Martínez Martínez, 2023), Fabaceae (Franco y Brea, 2010, 2013), Polygonaceae (Franco, 2018), Rutaceae (Franco y Brea, 2009; Franco, 2011), Euphorbiaceae (Franco *et al.*, 2023) y Poaceae (Brea y Zucol, 2007).

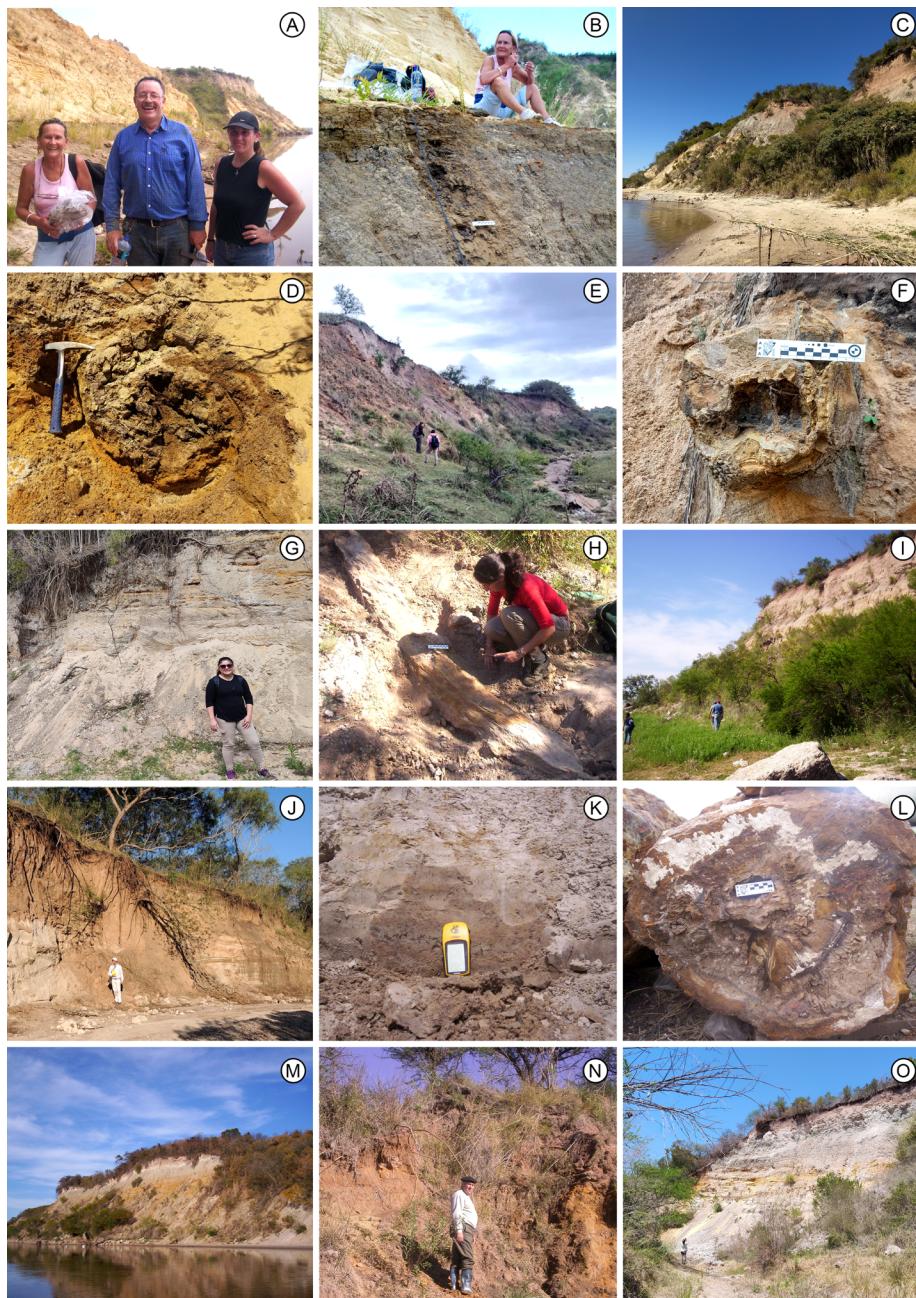


Figura 3. A, La Dra. Alicia Lutz, la Dra. Mariana Brea y el Dr. Oscar Orfeo en la localidad de Bella Vista, Corrientes. B, La Dra. Alicia Lutz en el perfil de Bella Vista en donde fueron hallados los leños fósiles. C, Vista general de los afloramientos del Cenozoico en la localidad de Toma Vieja, Entre Ríos. D, Leño fósil en la Formación Ituzaingó en la localidad de Toma Vieja, Entre Ríos. E, Afloramientos de la Formación Ituzaingó en la localidad de Curtiembre, Entre Ríos. F, Leño fósil en sedimentos de la Formación Ituzaingó en la localidad de Curtiembre, Entre Ríos. G, Afloramiento de la Formación Ituzaingó en Puerto Víboras, Hernandarias, Entre Ríos. H, Leño fósil de Lauraceae hallado en Puerto Vívora, Hernandarias, Entre Ríos. I, Localidad Pueblo Brugo, Entre Ríos. J, Afloramiento de la Formación Ituzaingó en el arroyo El Espinillo, Entre Ríos. K, Detalle de los sedimentos de la Formación Ituzaingó en la localidad Arroyo Feliciano, Entre Ríos. L, Leño fósil de Anacardiaceae hallado en la Planta Potabilizadora de Paraná, Entre Ríos. M, Afloramiento de las unidades Cenozoicas en la localidad de Villa Urquiza, Entre Ríos. N, El Dr. Martín Iriondo en la localidad Puente Carmona, Entre Ríos. O, Afloramientos de la F. Ituzaingó en la localidad Arroyo El Chapetón, Entre Ríos.

Entre los registros, los leños de Anacardiaceae fueron asignados a *Astroniumxylon bonplandianum* Franco con mayor similitud morfológica a *Myracrodroon urundeava* Allemão (sinónimo de *Astronium urundeava* (Allemão) Engl.), *Astroniumxylon parabalansae* Franco & Brea, relacionado a *Myracrodroon balansae* (Engl.) Santin (sinónimo de *Astronium balansae* Engl.) y *Parametopioxylon crystalliferum* Franco, Moya, Brea & Martinez Martinez, similar a *Metopium* P. Browne (Fig. 4.A–C). Dentro de Moraceae, se identificaron *Soroceaxylon entrerriensis* Franco, con mayor similitud morfológica a *Sorocea* A. St.-Hil., y *Helicostyloxylon paranensis* Martinez Martinez, relacionado con *Helicostylis* Trécul. En Fabaceae, se reconocieron *Microlobiusxylon paranaensis* Franco & Brea (relacionada a *Microlobius* C. Presl.), *Menendoxylon vasallensis* Lutz (relacionada a *Parapiptadenia* Brenan) y *Gleditsioxylon paramorphoides* Franco & Brea (relacionada a *Gleditsia amorphoides* (Griseb.) Taub.). Asimismo, el leño de Polygonaceae fue identificado como *Ruprechtioxylon breae* Franco, con mayor similitud a *Ruprechtia laxiflora* Meisn., el de Rutaceae muestra similitud con *Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl., mientras que el de Euphorbiaceae se relaciona con *Euphorbia* L (Tabla 1).

El conjunto de registros fósiles encontrados en Toma Vieja permite postular la existencia de una flora vinculada a los actuales Bosques Secos Estacionales Neotropicales (BSEN) *sensu* Prado (2000), también llamados *Seasonally Dry Tropical Forests* (SDTF) *sensu* Pennington *et al.* (2004), que se habrían desarrollado bajo un clima tropical-subtropical y con una marcada estacionalidad climática. Estos bosques, caracterizados por ser semideciduos o deciduos y por presentar una estación seca prolongada con precipitaciones medias anuales por debajo de los 1600 mm (Gentry, 1995; Prado, 2000; Mayle, 2004), pudieron haber dominado el paisaje de la región durante los tiempos de deposición de la Formación Ituzaingó.

Los géneros actuales de *Myracrodroon* y *Ruprechtia* contienen especies endémicas disyuntivamente distribuidas a lo largo de diferentes áreas de estos bosques. Durante el Mioceno, los BSEN pudieron haber alcanzado mayores extensiones en el

sur de Sudamérica, conectando formaciones como las actuales Selva Pedemontana, la Provincia Paranense y la Caatinga dentro del Dominio de los Bosques Semitropicales Estacionales (Prado, 2000; Pennington *et al.*, 2004). Pennington *et al.* (2004) sostienen que la radiación de las especies de los BSEN con alto grado de endemismo tuvo lugar entre el Mioceno Tardío y Plioceno, y que este Dominio estuvo más extendido en el continente sudamericano durante las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 1995, 2000; Pennington *et al.*, 2000). En este contexto, los leños fósiles de la Formación Ituzaingó en Toma Vieja, situados en el extremo más austral de la Cuenca del río Paraná, constituyen una valiosa evidencia de que estos bosques tuvieron en el pasado una distribución mucho más extensa de lo que se observa en la actualidad.

Uno de los registros más singulares de esta localidad es *Guadua zuloagae* Brea & Zucol, una caña que constituye el primer fósil de Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduinae preservado por permineralización en la Formación Ituzaingó y el primer registro mundial de Bambusoideae en este tipo de preservación (Brea y Zucol, 2007). El fósil fue asignado al género *Guadua* debido a su estrecha similitud anatómica con la especie actual *Guadua angustifolia* Kunth, lo que permite confirmar la presencia del género en América del Sur desde al menos el Mioceno Tardío. Además, el hallazgo de una caña fósil asignada a *cf. Guadua* sp. en la Formación Madre de Dios (Amazonia peruana) refuerza la hipótesis de que este género tuvo una distribución más amplia en el pasado de lo que se observa en la actualidad (Olivier *et al.*, 2009).

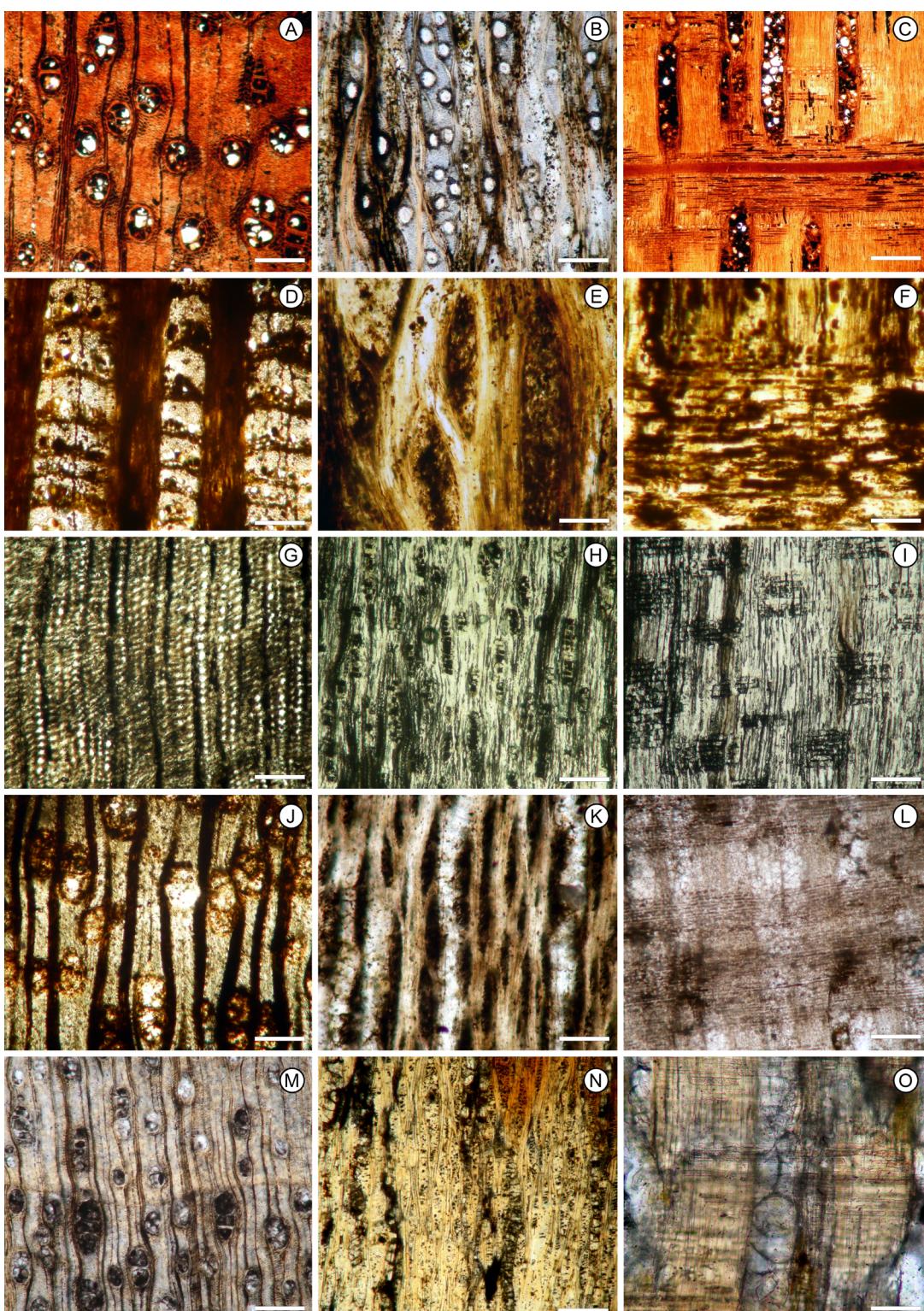


Figura 4. A–C, *Parametopioxylon crystalliferum*, CIDPALBO-MEG 178. D–F, *Scalarixylon* sp., CIDPALBO-MEG 72. G–L, *Prunnopityoxylon gnaedingerae*, MASPALEOBOT380. J–L, *Prosopisinoxylon americanum*, CIDPALBO-MEG 61. M–O, *Schinopsixylon herbstii*, MAS-PALEOBOT 266. Escala: 300 µm.

Curtiembre

Este sitio se encuentra a unos 70 km al norte de la ciudad de Paraná (Entre Ríos). Actualmente se han identificado dos localidades fosilíferas. Una de ellas se sitúa sobre la costa del río Paraná, conocida como Puerto Curtiembre, la otra está vinculada a un arroyo tributario de este mismo río y se la denomina Arroyo Seco (Fig. 3.E y F). Ambos sitios se caracterizan por la buena exposición de su sección estratigráfica, por los sedimentos con alto contenido de óxidos de Fe y por las intercalaciones de areniscas compactas, típicos de la Formación Ituzaingó. Por otro lado, su gran aporte paleoxiológico, lo convierten en uno de los sitios más fosilíferos de la formación.

Actualmente los leños fósiles de ambas localidades fosilíferas se encuentran bajo estudio y revisión en el marco de la Tesis Doctoral de C. Martínez Martínez. Hasta el momento, utilizando el método del pariente actual más cercano (NLR), se han determinado 12 ejemplares asignados a las siguientes familias de Angiospermas: Anacardiaceae (Franco, 2011; Martínez Martínez et al., 2023), Fabaceae (Martínez Martínez y Thalmeier, 2024), Lauraceae (Franco, 2012), Proteaceae (Franco, 2011; Martínez Martínez et al., 2024) (Tabla 1). Entre los registros de maderas fósiles de Curtiembre se destaca la presencia de *Astroniumxylon parabalansae* (Anacardiaceae), cuyo pariente actual más cercano es *Myracrodruron balansae* (Engl.) Santin. También *Scalarixylon* sp. (Proteaceae, Fig. 4.D–F) relacionado con el género actual *Roupala* Aubl., *Curtiembrexylon poledrii* Franco (Lauraceae) relacionado a *Beilschmiedia* Nees y por último un leño fósil con afinidad a la subfamilia Cercidoideae (Fabaceae), siendo el primer registro para Sudamérica. Teniendo en cuenta los registros paleoxiológicos mencionados y los parientes actuales más cercanos de los taxones estudiados, se puede inferir una marcada heterogeneidad de ambientes dentro de la Formación Ituzaingó, en este sitio. Las familias Anacardiaceae, Lauraceae y Proteaceae son las más representadas en la localidad, lo que sugiere una predominancia de ciertos ecosistemas, como bosques ribereños y áreas con variabilidad estacional en esta región durante el Cenozoico tardío.

Hernandarias

La localidad fosilífera de Hernandarias, ubicada en la margen del río Paraná, presenta registros paleobotánicos que permiten inferir un ambiente con variabilidad ecológica durante el Mioceno Tardío para esta región. Los primeros estudios de leños fósiles en esta localidad fueron realizados por Lutz (1979), quien describió dos ejemplares de Fabaceae asignados a *Menendoxylon vasallensis*, constituyendo la primera evidencia paleobotánica documentada para toda la Formación Ituzaingó (Tabla 1).

Posteriormente, Franco (2012) describió cuatro ejemplares de Lauraceae, asignados a *Laurinoxylon artabeae* (Brea) Dupéron-Laudoueneix & Dupéron emend. Franco, y hallados en Puerto Víbora, Hernandarias (Tabla 1), un sitio histórico visitado por Aimé Bonpland (Ottone, 2002, 2004) (Fig. 3.G y H). Mediante el cálculo de los índices de vulnerabilidad y mesomorfía se sugiere que estos taxones se encontraban adaptados a ambientes húmedos, probablemente formando parte de bosques ribereños o en galería cercanos a un curso de agua, como el paleo-río Paraná. Ocotea, el parente actual más cercano de *Laurinoxylon artabeae*, es típico de bosques húmedos y de la Selva Atlántica. Su distribución actual sugiere que estos árboles fósiles habrían prosperado en condiciones similares, adaptándose a los ecosistemas tropicales y subtropicales de América del Sur.

En relación con esta localidad, también se ha propuesto la presencia de vegetación costera marina a partir del hallazgo de *Mangroveoxylon areniensis* (Lutz) Moya & Brea, un leño fósil cuyo NLR es *Conocarpus erectus* L., una especie actual periférica de manglar. Este taxón fue originalmente descripto por Lutz (1979) como *Menendoxylon areniensis* Lutz, sin indicación precisa de procedencia. En un estudio posterior, Moya y Brea (2020) revisaron el material y lo asignaron a la Formación Ituzaingó en Hernandarias. Por otro lado, algunas publicaciones paleobotánicas (e.g. Ramos, 2014; Pujana et al., 2011; Pujana, 2022, archivo suplementario) han referido estos ejemplares a la localidad de Concordia, que Lutz (1979) refiere a la Formación Salto Chico (Plioceno) sin indicar localidad geográfica.

Pueblo Brugo

En este sitio, la Formación Ituzaingó alcanza una potencia aproximada de 16 metros y presenta características texturales y estructurales distintivas, con una mayor proporción de intercalaciones de arcillas y arenas masivas sin estratificación, en concordancia con lo señalado por Iriondo y Rodríguez (1973) (Fig. 3.I). Durante una campaña en 2008, se hallaron dos ejemplares con muy mala preservación, lo que impidió su estudio (Franco, 2011).

Posteriormente, Martínez Martínez y Franco (2024) describieron un nuevo registro fósil para la Formación Ituzaingó, una pequeña rama silicificada, cuyo NRL corresponde al género *Ocotea* (Lauraceae) (Tabla 1). El ejemplar fósil indica que durante el Mioceno Tardío esta región albergaba condiciones ambientales cálidas y húmedas.

El Espinillo

En este sitio (Fig. 3.J) se han hallado numerosos ejemplares, de los cuales hasta el momento se han estudiado e identificado seis. Estos fósiles han sido asignados a Fabaceae (*Anadenantheroxylon villaurequicense* Brea, Aceñolaza & Zucol emend. Franco & Brea), Celastraceae (*Maytenoxylon perforatum* Franco), Anacardiaceae (*Astroniumxylon bonplandianum*), Myrtaceae (*Uruguayanoxylon ragonesiae* Franco, Martínez Martínez & Brea), Combretaceae (cuyo pariente actual más cercano es *Terminalia*) y una caña sólida de Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduinae (*Guadua morronei* Brea, Zucol & Franco) (Tabla 1).

El hallazgo de *Anadenantheroxylon villaurequicense*, cuyo NLR es *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan, indica la presencia de bosques ribereños y ambientes de transición entre selvas y bosques secos, característicos de la provincia paleofitogeográfica Neotropical de Argentina (Franco y Brea, 2013; Prott et al., 2022). En este contexto, la presencia de *Anadenantheroxylon villaurequicense* refuerza la hipótesis de que los BSEN tuvieron en el pasado una distribución más extensa, alcanzando latitudes más australes que en la actualidad, antes de su posterior retracción a áreas más restringidas debido a cambios climáticos y ambientales (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000). El registro de CIDPALBO-MEG 162, NRL corresponde a *Terminalia* L., representa el primer

fósil de Combretaceae para la Formación Ituzaingó (Franco *et al.*, 2020b). Además, la anatomía de su xilema secundario sugiere una marcada adaptación a ambientes secos o estacionalmente secos (Franco *et al.*, 2020b). La presencia de *Maytenoxylon perforatum* representa el primer registro fósil de Celastraceae en Sudamérica (Franco, 2018). Este fósil presenta como NRL a *Maytenus* Molina, un género ampliamente distribuido en América del Sur. Su anatomía sugiere adaptaciones a condiciones de aridez o estacionalidad, con vasos pequeños y numerosos, características asociadas a una estrategia de eficiencia en el transporte hídrico en ambientes secos o con marcada variabilidad hídrica (Carlquist, 1977, 1984; Lindorf, 1994; Moglia y Gimenez, 1998; Baas y Wheeler, 2011). *Astroniumxylon bonplandianum*, su NRL es *Myracrodroon urundeava* Allemão, muestra características anatómicas que sugieren una estrategia adaptativa a condiciones estacionales (Franco *et al.*, 2020a). El registro de *Astroniumxylon bonplandianum*, *Anadenantheroxylon villaurequicense*, CIDPALBO-MEG 162, y *M. perforatum*, indica que la vegetación de la región durante la depositación de la Formación Ituzaingó en esta localidad incluía especies adaptadas a los BSEN, los cuales indican una mayor distribución espacial en el pasado que pudo haber incluido regiones que hoy presentan condiciones diferentes a las actuales.

Uruguaiinoxylon ragonesiae representa un registro fósil de Myrtaceae cuyo NRL corresponde a *Myrcia* DC. ex Guill., un género ampliamente distribuido en los bosques tropicales y subtropicales de América del Sur. Los caracteres anatómicos de esta especie y, los índices de vulnerabilidad y mesomorfía, indican una adaptación a ambientes con variaciones en la humedad del suelo, destacando la resiliencia de las Myrtaceae ante cambios climáticos a lo largo del tiempo (Franco *et al.*, 2024).

El registro de *Guadua morronei* en la Formación Ituzaingó representa el segundo hallazgo de Bambusoideae en los sedimentos del Mioceno Tardío del noreste argentino y el quinto para Sudamérica (Brea *et al.*, 2013). Este fósil corresponde a caña silicificada con un nudo sólido y un entrenudo incompleto, cuyo NRL es *Guadua paraguayana* Döll, una especie actual de bambú leñoso distribuida en bosques tropicales y subtropicales de América del Sur. Desde una perspectiva paleoecológica, la presencia de *G. morronei*

en la Formación Ituzaingó sugiere que durante el Mioceno tardío la región albergaba condiciones climáticas cálidas, propicias para el desarrollo de bosques con elementos típicos de la flora neotropical. Este registro refuerza la hipótesis de que las bambusoideas tuvieron una distribución más amplia en el pasado, lo que coincide con estudios que indican que *Guadua* experimentó un proceso de diversificación durante el Cenozoico Superior (Ruiz-Sánchez, 2011).

Los registros anteriormente mencionados amplían el conocimiento sobre la diversidad florística del Cenozoico superior en la Cuenca del río Paraná. La coexistencia de estas especies en la localidad El Espinillo, con adaptaciones tanto a condiciones húmedas como a climas más estacionales o secos, sugiere que durante la depositación de la Formación Ituzaingó existió una marcada heterogeneidad ambiental.

El Brete

De la localidad fosilífera El Brete provienen cuatro ejemplares: dos asignados a la familia Anacardiaceae, específicamente a *Schinopsixylon herbstii* Lutz (1979), uno asignado a Fabaceae, *Anadenantheroxylon villaurequicense* (Franco y Brea, 2013), el restante, *Prumnopityoxylon gnaedingerae* Franco & Brea (2015), representa el primer registro de una Podocarpaceae fósil en la región (Tabla 1).

Los ejemplares de *Schinopsixylon herbstii* del Brete fueron originalmente estudiados por Lutz (1979) quien los comparó con *Schinopsis balansae* Engl. y *S. lorentzii* (Griseb) Engl. Posteriormente, Franco et al. (2020a) realizaron una revisión de las Anacardiaceae del Cenozoico Superior del noreste de Argentina, reafirmando su parente actual más cercano corresponde a *Schinopsis* Engl. La presencia de *S. herbstii* en la Formación Ituzaingó sugiere la existencia de un clima cálido con marcada estacionalidad, caracterizado por períodos secos y húmedos alternados.

Por otro lado, el registro de *A. villaurequicense* en El Brete refuerza su amplia distribución en la Formación Ituzaingó y su asociación con los BSEN (Prado y Gibbs, 1993; Prado, 2000).

Prumnopityoxylon gnaedingerae (Fig. 4.G–L) se trata del primer registro extra-

patagónico de madera fósil de Podocarpaceae en el Cenozoico Superior de Argentina (Franco y Brea, 2015). Este ejemplar, originalmente fue relacionado con el género *Prumnopitys* Phil., un grupo de coníferas actualmente distribuido en bosques húmedos templados y montanos del hemisferio sur. Sin embargo, un estudio reciente (Page, 2019) propuso dividir al género *Prumnopitys* en varias especies, agrupando algunas de ellas en un nuevo género denominado *Pectinopitys* C.N. Page, aunque ambos siguen siendo considerados grupos estrechamente emparentados dentro de la familia Podocarpaceae. Dado que algunas de las especies reclasificadas en *Pectinopitys* comparten características anatómicas con el fósil de El Brete, es posible que su afinidad taxonómica deba revisarse en este nuevo contexto. La presencia de *Prumnopityxylon gnaedingerae* en la Formación Ituzaingó no solo amplía la distribución conocida de Podocarpaceae en América del Sur, sino que también sugiere que en el pasado estas coníferas tuvieron una presencia más extendida y continua en la región.

Arroyo Feliciano

La localidad está ubicada en el Paso Birrinchín, Departamento Federal, Entre Ríos, a 200 m del puente que lo conecta con el Departamento La Paz (Fig. 3.K). En esta área la Formación Ituzaingó presenta una potencia de 5,8 m, suprayace en discordancia erosiva sobre la Formación Hernandarias y sin base expuesta. En este sitio se hallaron y estudiaron tres ejemplares: uno descripto como *incertae sedis* (Franco, 2011), otro asignado a las Fabaceae, *Prosopisinoxylon americanum* Franco & Brea (2013) y una Arecaceae, *Palmostylon* sp (Tabla 1).

El hallazgo de *Prosopisinoxylon americanum* Franco & Brea (2013) (Fabaceae, NRL es *Neltuma* Raf., Fig. 4.J–L) en la Formación Ituzaingó es relevante, debido que presenta valores elevados en los índices de vulnerabilidad ($V= 8,28$) y mesomorfía ($M=2194$), que generalmente se asocian a especies de ambientes húmedos cercanos a cuerpos de agua (Franco y Brea, 2013). Sin embargo, estos índices también pueden verse influenciados por adaptaciones anatómicas, como el desarrollo de raíces contráctiles profundas, que permitirían a las especies sobrevivir en períodos de estrés hídrico (Lindorf, 1994; Moglia y Giménez, 1998). Estudios previos, han demostrado que

las especies actuales de *Neltuma* que habitan de la región Chaqueña suelen presentar valores elevados en estos índices y habitar áreas húmedas (Moglia y Giménez, 1998). De acuerdo con la fitogeografía del parente actual más cercano (NLR), el registro de *Prosopisinoxylon americanum*, indica una afinidad con el actual Chaco, lo que sugiere que las especies asociadas a este fósil podrían haber habitado un ambiente de transición entre zonas secas y más húmedas, posiblemente en entornos ribereños vinculados al paleo-río Paraná. Por su parte, la presencia de *Palmoxylon* sp. en la Formación Ituzaingó indica la existencia de un clima tropical-subtropical y amplía el registro macrofósil de Arecaceae en la cuenca del Paraná (Franco, 2014).

Planta Potabilizadora

Schinopsixylon herbstii Lutz (Fig. 4.M–O) fue hallado en la Planta Potabilizadora de Paraná, a una cota IGM de +24 m, a 750 m de la margen izquierda del río Paraná (Franco, 2011; Franco et al., 2020a; Fig. 3.L). Este ejemplar fósil presenta caracteres diagnósticos de la familia Anacardiaceae y muestra como NRL al género *Schinopsis* Engl. (Tabla 1). Teniendo en cuenta la distribución de sus análogos modernos, este hallazgo también refuerza la idea de que la región estuvo influenciada por condiciones climáticas más cálidas y estacionales, similares a las que hoy caracterizan al Chaco y otras formaciones vegetales como los BSEN, que se extendían más al sur y al este de su distribución actual (Prado, 1995, 2000). Además, la abundancia y diversidad del registro fósil de Anacardiaceae en Argentina, desde el Cretácico hasta el Pleistoceno, sugiere que esta familia fue un componente clave en las paleofloras cenozoicas del cono sur (Franco, 2011; Brea y Franco, 2013).

Villa Urquiza

El único ejemplar proveniente de Villa Urquiza (Fig. 3.M) es una Myrtaceae, *Uruguaiinoxylon* aff. *striata*, cuyo NRL es *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O.Ber. (Franco et al., 2024; Tabla 1). Este hallazgo es relevante, debido a que amplía el rango geográfico de este género fósil, previamente hallado en Brasil. La anatomía

de *Uruguaiinoxylon* aff. *striata* indica una capacidad de adaptación a ambientes con fluctuaciones en la disponibilidad hídrica, evidenciada por la presencia de vasos exclusivamente solitarios, parénquima axial apotraqueal difuso-agregado y la presencia de traqueidas vasicéntricas. Estos rasgos sugieren que esta especie fósil, al igual que su parente actual más cercano *Blepharocalyx salicifolius*, pudo haber habitado bosques tropicales y subtropicales con estacionalidad en las precipitaciones. Además, los índices de vulnerabilidad y mesomorfía ($V=1,02$ y $M=247,86$) refuerzan la hipótesis sobre la capacidad de resiliencia de las Myrtaceae ante cambios de disponibilidad hídrica a lo largo del tiempo (Franco *et al.*, 2024a).

Puente Carmona

En la localidad fosilífera Puente Carmona, la Formación Ituzaingó aflora en un afluente del Arroyo El Tala. Este sitio, se distingue porque la Formación Tezanos Pinto suprayace en discordancia erosiva sobre la Formación Ituzaingó (Franco, 2011; Fig. 3.N). En esta localidad se hallaron cinco leños fósiles con una preservación que varía de regular a buena; tres de ellos fueron asignados a la familia Proteaceae, cuyo NRL corresponde al género *Roupala* Aubl., mientras que los dos restantes fueron descriptos como *incertae sedis* a nivel genérico (Franco, 2011; Tabla 1). La presencia de estos fósiles sugiere que las Proteaceae tuvieron en el pasado una distribución más amplia en América del Sur, alcanzando regiones donde actualmente no están presentes. Debido a que este género es predominantemente tropical (Johnson y Briggs, 1963), su registro fósil en Entre Ríos indica que durante la deposición de esta unidad geológica existían condiciones paleoambientales más cálidas en la región. Este hallazgo respalda la hipótesis de que *Roupala* experimentó una retracción hacia latitudes más bajas en respuesta a los cambios climáticos y ambientales ocurridos durante el Cuaternario.

Arroyo El Chapetón

En la localidad fosilífera Arroyo El Chapetón, situada al oeste de la provincia de Entre Ríos, afloran los depósitos fluviales de la Formación Ituzaingó, asignados al

Mioceno Tardío (Fig. 3.O). La secuencia estratigráfica de esta unidad está caracterizada en su base por arenas gruesas cuarzosas y conglomerados de gravas finas a medias con intraclastos de arcilla, seguidos por arenas medias en paraconcordancia, y culmina con arenas medias a finas afectadas por procesos post-sedimentarios. Estos depósitos presentan estratificación cruzada planar con alto contenido de óxidos de hierro, evidenciando un ambiente fluvial de alta energía (Franco *et al.*, 2024).

En este sitio se ha documentado un importante registro fósil, con más de 50 leños silicificados hallados en asociación con vertebrados como Pimelodidae indet. (peces), *Macranhinga paranensis* (aves), *Scirrotherium carinatum* (Xenarthra), Hydrochoerinae indet. y cf. Prodolichotis (Rodentia), entre otros ejemplares inéditos (Schmidt *et al.*, 2020). Desde el punto de vista paleobotánico, se ha identificado el primer leño fósil de la localidad, asignado a la subfamilia Detarioideae (Fabaceae) (Franco *et al.*, 2024). El espécimen CIDPALBO 180 presenta características anatómicas distintivas que lo relacionan con *Prioria*, Detarioideae, Fabaceae, y constituye la primera evidencia de esta subfamilia para la Formación Itzaingó (Tabla 1). Este nuevo hallazgo, junto con los registros de vertebrados fósiles y los estudios sedimentológicos, contribuye a una mejor comprensión de los ecosistemas del Mioceno Tardío en la Mesopotamia argentina, proporcionando información clave sobre la diversidad florística y faunística de la Formación Itzaingó en este sitio.

CONSIDERACIONES FINALES

La Formación Itzaingó constituye una unidad clave para entender la historia geológica y biológica del noreste argentino durante el Cenozoico tardío. El estudio de la megaflora permineralizada de esta formación ha permitido ampliar el conocimiento sobre la diversidad florística y las condiciones paleoambientales del Cenozoico tardío en la Cuenca del río Paraná. Se han identificado 73 ejemplares fósiles, incluyendo leños, cañas y palmeras, pertenecientes a 13 familias botánicas, con predominancia de Anacardiaceae, Fabaceae, Moraceae, Lauraceae y Proteaceae.

Los fósiles analizados provienen de las provincias de Entre Ríos, Corrientes y

Santa Fe, siendo los de Entre Ríos los mejor preservados por silicificación, lo que ha permitido una identificación taxonómica más precisa. En contraste, los ejemplares de Corrientes y Santa Fe, preservados por hidróxidos amorfos de Fe y Ca, presentan una menor conservación anatómica, dificultando su clasificación.

El análisis anatómico de los leños fósiles indica la coexistencia de especies adaptadas a distintos regímenes hídricos, desde bosques ribereños hasta bosques secos estacionales y secos. Estos datos refuerzan la hipótesis de que los BSEN tuvieron en el pasado una distribución más extensa en Sudamérica, alcanzando latitudes más australes que en la actualidad.

Futuras investigaciones, incluyendo nuevas dataciones radimétricas, análisis sedimentológicos y enfoques interdisciplinarios que integren taxonomía tradicional, estudios paleoecológicos, paleoclimáticos y paleoambientales, permitirán realizar reconstrucciones más robustas de estos ecosistemas y comprender mejor su evolución frente a los cambios climáticos del Cenozoico tardío.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflictos de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Silvia Gnaedinger y al Dr. Ángel R. Miño-Boilini por su invitación a participar en este Volumen Especial. A Adrián Gonzalez y al Laboratorio de Microscopía Electrónica Dr. Domingo S. Liotta del CICYTTP (CONICET-Gob. ER-UADER). A la Dra. Schmidt por facilitar bibliografía referente al registro de vertebrados fósiles. Los fondos para este trabajo fueron provistos por los proyectos PIP CONICET 2021-2023 N° 438 y PICT-2021 N° 00167.

CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES

Todas las autoras participaron del diseño y redacción del manuscrito original. MJF coordinó su escritura y confeccionó las figuras.

REFERENCIAS

- Aceñolaza, F. G. (1976). Consideraciones bioestratigráficas sobre el Terciario marino de Paraná y alrededores. *Acta Geológica Lilloana*, 3, 91–107.
- Aceñolaza, F. G. (2000). La Formación Paraná (Mioceno Medio): Estratigrafía, distribución regional y unidades equivalentes. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (Eds.), *El Neógeno en la Argentina. Serie de Correlación Geológica*, Tucumán 14, 9–27.
- Aceñolaza, F. G. (2007). Geología y recursos geológicos de la Mesopotamia Argentina. *Serie de Correlación Geológica*, 22, 1–149.
- Aceñolaza, F. G., & Sayago, J. M. (1980). Análisis preliminar sobre la estratigrafía morfodinámica y morfogénesis de la región de Villa Urquiza, provincia de Entre Ríos. *Acta Geológica Lilloana*, XV. 2, 139–154.
- Anderson, R. P., Woltz, C. R., Tosca, N. J., Porter, S. M., & Briggs, D. E. G. (2023). Fossilisation processes and our reading of animal antiquity. *Trends in Ecology & Evolution*, 38, 11, 1060–1071.
- Anis, K. B., Georgieff, S. M., Rizo, G. E., & Orfeo, O. (2005). Arquitectura de la Formación Ituzaingó (Plioceno), una comparación con los depósitos del río Paraná, Argentina. *Actas XVI Congreso Geológico Argentino, Tomo 3*, 147–154.
- Anzótegui, L. M. (1974). Esporomorfos del terciario superior de la provincia de Corrientes, Argentina. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Actas 2*: 318–329. Tucumán.
- Anzótegui, L. M. (1980). Cutículas del Terciario superior de la provincia de Corrientes, República Argentina. *2do Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y 1er Congreso Latinoamericano de Paleontología, Actas 3*: 141–167. Buenos Aires.

Anzótegui, L. M., & Acevedo, T. L. (1995). Revisión de *Illexpollenits* Thiergart y una nueva especie del Plioceno superior (Formación Ituzaingó) de Corrientes, Argentina. *6to Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Actas: 15–21, Trelew.

Anzótegui, L. M., & Lutz A. I. (1987). Paleocomunidades vegetales del terciario superior (Formación Ituzaingó) de la Mesopotamia argentina. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 18 (2), 131–144.

Anzótegui, L. M., & Garralla S. S. (2004). Palinología del Cuaternario en el Iberá, provincia de Corrientes. En: . F. G. Aceñolaza (Coordinador-Editor), *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, publicación especial. INSUGEO, Misceláneas 12, 49–54.

Anzótegui, L. M., Garralla, S. S., Mautino, L. R., & Prado, D. E. (2019). Evolución de bosques estacionales secos neotropicales, Chaco y cerrado en el neógeno del Centro-Norte de Argentina. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 19(1), 7–17.

Baas, P., & Wheeler, E. A. (2011). Wood anatomy and climate change. En: Hodkinson TR, Jones M, Waldren S, Parnell J, editors. *Climate change, ecology and systematics*. Cambridge: Cambridge University Press; p. 142–155.

Battaglia, G. (1946). Contribución al conocimiento geológico de la zona de Hernandarias. Tesis doctoral Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba. Inédita. 140 p.

Bidegain, J. (1991). Sedimentary development, magnetostratigraphy and sequence of events of the Late Cenozoic in Entre Ríos and surrounding areas in Argentina. Doctoral Thesis, Stockholm University 345 p., Stockholm.

Bidegain, J. C. (1993). Primeros análisis paleomagnéticos en sedimentos del Cenozoico tardío en las márgenes del río Paraná. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 48, 247–256.

Bidegain, J. C. (1999). Stratigraphic and paleomagnetic studies in marine and continental sediments of SW Entre Ríos, Argentina. *Quaternary International*, 62, 21–34.

Brandoni, D., Brea, M., Brunetto, E., Diederle, J., Franco, M. J., Góis, F., Lutz, A. I., Noriega, J., Pérez, L., Schmidt, G., & Zucol, A. (2019). Paleontología del Mioceno tardío de la región NEA: p. 131-162. En: Nasif, N., Esteban, G., Chiesa, J., Zurita, A., & Georgieff, S.(Eds.). *Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*. Opera Lilloana 52: 670 pp.

Brandoni, D., Schmidt, G. I., Bona, P., Tarquini, J., Vlachos, E., & Noriega, J. I. (2024). New vertebrates from the Ituzaingó Formation (Late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina), including first records of *Leptodactylus* (Amphibia, Anura) and *Chelonoidis* (Testudines, Cryptodira). *Historical Biology*, 1–12.

Brandoni, D., & Noriega, J. I. (2013). *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14, 221.

Brea, M., & A. F., Zucol. (2007). *Guadua zuloagae* nov. sp., The first petrified Bamboo record from Ituzaingó Formation (Middle Pliocene), Paraná basin, Argentina. *Annals of Botany*, 100 (4): 711–723.

Brea, M., & Franco, M. J. (2013). El registro fósil de Anacardiaceae en el Cenozoico Tardío del Noreste argentino. *Acta geológica lilloana*, 25 (1–2), 21–36.

Brea, M., Zucol, A. F., & Franco, M. J. (2013). A new Bambusoideae (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduinae) from the Ituzaingó Formation (Pliocene–Pleistocene), Entre Ríos, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 192, 1–9.

Brunetto, E., Noriega, J. I., & Brandoni., D. (2013). Sedimentología, estratigrafía y edad de la Formación Ituzaingó en la provincia de Entre Ríos, Argentina. En: D. Brandoni y J.I. Noriega (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14.

Brunetto E., Zucol, A. F., Schmidt, G., Noriega, J. I., Patterer, N., Brea, M., & Franco, M. J. (2019). Estratigrafía del Plioceno de la Mesopotamia argentina. En: Nasif, N., Esteban, G., Chiesa, J., Zurita, A., & Georgieff, S. (Eds.). *Mioceno al Pleistoceno del Centro y Norte de Argentina*: p. 265-286. Opera Lilloana 52: 670 pp.

Caccavari, M. A., & Anzótegui, L. M. (1987). Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. *4to Congreso Latinoamericano de Paleontología*, Actas: 443–458, Santa Cruz.

Camacho, H. H. (1967). Las transgresiones del Cretácico superior y Terciario de la Argentina. *Revista Asociación Geológica Argentina*, 22(4), 253–280.

Carlquist, S. (1977). Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany*, 64, 887–896.

Carlquist, S. (1984). Vessel grouping in Dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements. *Aliso*, 10, 505–525.

Castellanos, A. (1965). Estudio fisiográfico de la provincia de Corrientes. *Instituto de Fisiografía y Geología (Universidad Nacional del Litoral), Publicaciones*, 49, 222 pp.

Chen, T., Xu, H., Xu, X., & Yue, S. (2002). Oscillation of opal-A and opal-CT layers as indicators of paleoclimate and paleohydrology changes. In *Proceedings of the Geological Society of America Annual Meeting*, Denver, CO, USA, Abstracts with Programs. p. 383.

Cione, A. L., Azpelicueta, M. M., Bond, M., Carlini, A. A., Casciotta, J. R., Cozzuol, M. A., de la Fuente, M., Gasparini, Z., Goin, F. J., Noriega, J., Scillato-Yané, G. J., Soibelzon, L., Tonni, E. P., Verzi, D., & Vucetich, M. G. (2000). Miocene vertebrates from Entre Ríos province, eastern Argentina. En: F.G. Aceñolaza y R. Herbst (Eds.), *El Neógeno de Argentina, Serie Correlación Geológica*, 14, 191–237.

Contreras, S., Zucol. A. F., Méndez, C., & Zurita, A. (2019). Phytolith analysis in Pliocene–Pleistocene fluvial sediments from northeastern Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 90, 296–313.

Cordini, R. (1949). *Contribución al conocimiento de la geología económica de Entre Ríos*. Anales Dirección General de Industria y Minería. II (87). Buenos Aires.

Del Río, C., Martínez, S., McArthur, A., Thirlwall, M., & Pérez, L. (2018). Dating late Miocene marine incursions across Argentina and Uruguay with Sr-isotope stratigraphy. *Journal of South American Earth Sciences*, 85, 312–324.

Fernández Garrasino, C., & Vrba, A. (2000). La Formación Paraná: aspectos estratigráficos y estructurales de la región chacoparanense. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. *El Neógeno de Argentina*, 14, 139–145.

Frenguelli, J. (1920). Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos. *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 14, 55–256.

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 entreriensis* gen. et sp. nov. (Moraceae) de la Formación Ituzaingó (plioceno–pleistoceno), Cuenca del río Paraná, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(3), 508–519.

Franco, M. J. (2011). *Estudios paleobotánicos de la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno), Cuenca del Río Paraná, Argentina*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, 368pp. Córdoba.

Franco, M. J. (2012). Maderas fósiles de Lauraceae de la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno), cuenca del río Paraná, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 14, 307–324.

Franco, M. J. (2014). Estípites de Arecaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno–Pleistoceno), Entre Ríos, Argentina. *Acta Geológica Lilloana*, 26, 14–29.

Franco, M. J. (2018). Small Celastraceae and Polygonaceae twigs from the Upper Cenozoic (Iтузаингó Formation) of the La Plata Basin, Argentina. *Historical Biology*, 30, 646–660.

Franco, M. J., & Brea, M. (2010). *Microlobiusxylon paranaensis* gen. nov. et sp. nov. (Fabaceae–Mimosoideae) from the Pliocene–Pleistocene of Ituzaingó Formation, Paraná Basin, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontología*, 13, 103–114.

Franco, M. J., & Brea, M. (2013). Leños fósiles de leguminosas de la Formación Ituzaingó, Entre Ríos, Argentina: implicancias paleoecológicas y paleobiogeográficas. *Ameghiniana*, 50, 167–191.

Franco, M. J., & Brea, M. (2015). First extra-Patagonian record of Podocarpaceae fossil wood in the Upper Cenozoic (Iтузаингó Formation) of Argentina. *New Zealand Journal of Botany*, 53, 103–116.

Franco, M. J., Brea, M., Orfeo, O., & Zucol, A. F. (2013). Paleoflora de la Formación Iтузаингó (Plioceno-Pleistoceno). En: D. Brandoni y J. Noriega (Eds.). *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina. Asociación Paleontológica Argentina*, Publicación Especial 14: 41–55.

Franco, M. J., Vezzosi, R. I., & Brunetto, E. (2019). First fossil wood from the Northern Pampa (Upper Pleistocene), Santa Fe Province, Argentina. *Ameghiniana*, 56, 493–500.

Franco, M. J., Moya, E., Brea, M., & Martínez Martínez, C. (2020a). *Astroniumxylon*, *Schinopsixylon*, and *Parametopioxylon* n. gen. fossil woods from upper Cenozoic of Argentina: Taxonomic revision, new taxon and new records. *Journal of Paleontology*, 94, 185–201.

Franco, M. J., Brea, M., Moya, E., & Protti, L. (2020b). Madera Fósil de Combretaceae en la Formación Iтузаингó (Mioceno tardío?), Entre Ríos, Argentina. *PE-APA* 20 (1): R80.

Franco, M. J., Martinez Martinez, C., Thalmeier, M. B., Schmidt, I. G., & Brandoni, D. (2024). Leño fósil de Detarioideae (Prioria, Fabaceae) procedente del Arroyo Chapetón (Formación Iтузаингó, Mioceno Tardío, Entre Ríos): Un estudio interdisciplinario. Argentina. *Reunión de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. Asociación Paleontológica Argentina: 62–63 p

Franco, M. J., Martinez Martinez, C. & Brea, M. (2024). Neogene Myrtaceae fossil woods from the Iтузаингó Formation, Paraná Basin, northeastern Argentina: Anatomical, systematic, and palaeoenvironmental insights. *IAWA Journal*, 46(2), 183–204.

Garralla, S. (1987). Palinomorfos (Fungi) de la Formación Iтузаингó (Plioceno Superior) de la provincia de Corrientes, Argentina. *Facena*, 7, 87–109.

Garralla S. S., Anzótegui, L. M., & Mautino, L. R. 2016. Relaciones paleoflorísticas del Mioceno-Plioceno del norte argentino. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 16 (1), 1–13.

Gentry, A. H. (1995). Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock SH, Mooney HA, Medina (Eds) *Seasonally Dry Tropical Forests*, B. Cambridge University Press: Cambridge, UK; 146–194.

Herbst, R. (1971). Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 26(2), 221–243.

Herbst, R. (2000). La Formación Ituzaingó (Pliocene). Estratigrafía y distribución. En: Aceñolaza, F. G. y Herbst, R. (Eds.), *El Neógeno en la Argentina*. Serie de Correlación Geológica 14, 181–243. Tucumán.

Herbst, R., Santa Cruz, J. N., & Zabert, L. L. (1976). Avances en el conocimiento de la estratigrafía de la mesopotamia Argentina, con especial referencia a la provincia de Corrientes. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 7, 101–121.

Herbst, R., & Camacho. H. H. (1970). Sobre el hallazgo de bivalvos de agua dulce (Unionidae y Myctopodidae) en el Terciario superior de Empedrado, Provincia de Corrientes, Argentina. *Ameghiniana*, 7(4), 335–340

Herbst, R., & Santa Cruz, J. N. (1985). Mapa bioestratigráficos de la provincia de Corrientes. *D'Orbignyana*, 2, 51 p.

Iriondo, M. H. (1980). El cuaternario de Entre Ríos. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 11, 125–141.

Iriondo, M. H. (1994). *Los climas cuaternarios de la Región Pampeana*. Vol. 4, N° 2, 46 págs.

Iriondo, M. H. (1996). Estratigrafía del cuaternario de la cuenca del Río Uruguay. *12º Congreso Geológico Argentino y 3º Congreso de Exploración de Hidrocarburos* (Buenos Aires) Actas 4, 15–25.

Iriondo, M. H. (2007). *El Chaco Santafesino. Neógeno y Geomorfología*. Museo Prov. de Ciencias Nat. F. Ameghino, 1–40.

Iriondo, M. H., & Rodríguez, E. D. (1973). Algunas características sedimentológicas de la Formación Ituzaingó entre La Paz y Pueblo Brugo (Entre Ríos). *V Congreso Geológico Argentino. Actas* 1, 317–331.

Iriondo, M. H., & Scotta, E. (1978). The evolution of the Paraná river delta. *Internacional Symposium on coastal evolution in the Quaternary*, San Pablo, Brasil, 405–418.

Jalfin, G. A. (1988). Formación ituzaingó (plio-Pleistoceno) en Empedrado, provincia de Corrientes: un paleorío arenoso entrelazado tipo Platte. *2º Reunión Argentina de Sedimentología. Actas*: 130–134.

Johnson, L. A. S., & Briggs, B. G. (1963). Evolution in the Proteaceae. *Australian Journal of Botany*, 11, 21–61.

Lindorf, H. (1994). Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA Journal*, 15, 361–376.

Lutz, A. I. (1979). Maderas de Angiospermas (Anacardiaceae y Leguminosae) del plioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. *Facena*, 3, 39–63.

Lutz, A. I. (1991). Descripción anatómica de *Mimosoxylon* sp. del Plioceno (Formación Ituzaingó) de la provincia de Corrientes, Argentina: *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 22 (2): 3–10.

Lutz, A. I. (1993). Dos basidiomicetos (Polyporaceae) xilófilos del Plioceno en Entre Ríos, Argentina. *Ameghiniana*, 30, 419–422.

Martinelli, J. (1947). *Contribución al conocimiento geológico de la barranca del Paraná entre Brugo y Bajada Grande*. Tesis Doctoral Inédita. Fac. CEFyN, Universidad Nacional de Córdoba.

Martinez Martinez, C. (2023). New records of Moraceae from the upper Miocene of northeastern Argentina. *Ameghiniana* 60(1), 78–96.

Martinez Martinez, C., & Franco, M. J. (2024). Pequeña rama fósil afín al género *Ocotea* (Lauraceae) del Cenozoico Superior (Formación Ituzaingó), Entre Ríos, Argentina. *Libro de Resúmenes RCAPA*, p. 104.

Martinez Martinez, C., & Thalmeier, M. B. (2024). Primer registro de Cercidoideae (Fabaceae) para la Formación Ituzaingó (Mioceno Tardío) Entre Ríos, Argentina. 2024. *Libro de Resúmenes RCAPA*, p. 105.

Martinez Martinez, C., Franco, M. J., & Brea, M. (2024). *Scalarixylon* (Proteaceae): nuevos registros para la Formación Ituzaingó (Mioceno superior?) en el noreste argentino. *PE-APA 24(R3)*, p. 105.

Mayle, F. E. (2004). Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science*, 19(7), 713–720.

Moglia, G., & Giménez, A. M. (1998). Rasgos anatómicos característicos del hidrosistema de las principales especies arbóreas de la región Chaqueña argentina. *Investigaciones Agrarias: Sistemas de Recursos Forestales*, 7, 53–71.

Morton, L.S., & Jalfin, G. (1987). Análisis de la Formación Ituzaingó en la localidad de Empedrado y alrededores, Provincia de Corrientes, Argentina. II. Hallazgo del Género *Mycetopoda* (*M. herbsti* nov. sp.) y revisión de la malacofauna asociada con algunas consideraciones paleoecológicas. *Facena*, 7, 207–221.

Mustoe, G., & Beard, G. (2021). Calcite-Mineralized Fossil Wood from Vancouver Island, British Columbia, Canada. *Geosciences*, 11, 38.

Mustoe, G. E. (2023). *Silicification of wood: An overview*. *Minerals*, 13, 206.

Olivier, J., Otto, T., Roddaz, M., Antoine, P. O., Londoño, X., & Clark, L. G. (2009). First macrofossil evidence of a pre-Holocene thorny bamboo cf. *Guadua* (Poaceae: Bambusoideae: Bambuseae: Guaduinae) in south-western Amazonia (Madre de Dios – Perú). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153, 1–7.

Orfeo, O., Colombo, F., & Neiff, J. J. (2014). Desplazamientos laterales del cauce del río Paraná en las cercanías de la ciudad de Corrientes (Argentina) durante el Cuaternario: características y significado sedimentario. *Actas de la XIV Reunión Argentina de Sedimentología*.

Orfeo, O., Stevaux, J., Best, J., Parsons, D., & Szupiany, R. (2023). The Paraná River in the argentine plain: A review of its evolution and contemporary characteristics. *Journal of South American Earth Sciences*, 121, 104-115.

Ottone, E. G. (2002). The French botanist Aimé Bonpland and Paleontology at Cuenca del Plata. *Earth Sciences History*, 21(2), 150–165.

Ottone, E. G. (2004). Aimé Bonpland's drawings of Itá Pucú, 1834, and the history or early geological representations in Argentina. *Earth Sciences History*, 23(1), 121–133.

Page, C. N. (2019). New and Maintained Genera in the Taxonomic Alliance of *Prumnopitys* s.l. (Podocarpaceae), and Circumscription of a New Genus: *Pectinopitys*. *New Zealand Journal of Botany*, 57(3):137–53.

Pascual, R., & Odreman Rivas, O. (1973). Las unidades estratigráficas del Terciario portadoras de mamíferos. Su distribución y sus relaciones con los acontecimientos diastróficos. 5º Congreso Geológico Argentino, Actas 3, 293–338. Carlos Paz.

Pennington, R. T., Prado, D. E., & Pendry, C. A. (2000). Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27, 261–273.

Pennington, R. T., Lavin, M., Prado, D. E., Pendry C. A., Pell, S. K., & Butterworth, C. A. (2004). Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 359, 515–358.

Pérez, L. M. (2013). Nuevo aporte al conocimiento de la edad de la Formación Paraná, Mioceno de la provincia de Entre Ríos, Argentina. In: Brandoni, D., Noriega, J.I. (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*. Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 14, pp. 7–12.

Prado, D. E. (1995). Selva pedemontana: contexto regional y lista florística de un ecosistema en peligro. En: A.D. Brown y H.R. Grau (Eds.), *Investigación, Conservación y Desarrollo en las Selvas Subtropicales de Montaña*: 19–52.

Prado, D. E. (2000). Seasonally dry forest of tropical South America: from forgotten ecosystems to a new phytogeographic unit. *Edinburgh Journal of Botany*, 57, 437–461.

Prado, D. E. & Gibbs, P. E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forests of South America. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 80, 902–927.

Protti Cosenza, L. P., Moya, E., Franco, M. J., Brea, M., & Prado, D. (2022). Anatomía de la madera y el carbón de *Anadenanthera colubrina* var. *colubrina* (Leguminosae, Caesalpinoideae). *Darwiniana*, nueva serie, 10(1), 168–187.

Pujana, R. R., Martínez, L. C., & Brea, M. (2011). El registro de maderas fósiles de Leguminosae de Sudamérica. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 13(2), 183–194.

Pujana, R. R. (2022). Fossil woods from Argentina (1884–2021). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie*, 24(2), 217–240.

Ramos, R. S. (2014). Análisis paleoecológico preliminar de la flora de la Formación El Palmar (Pleistoceno Tardío), EntreRíos, Argentina. *Acta geológica lilloana*, 26(1): 63–74.

Reig, O. A. (1957). Sobre la posición sistemática de *Zygolestes paranensis* Amegh. y de *Zygolestes entrerrianus* Amegh., con una reconsideración sobre la edad y la correlación de Mesopotamiense. *Holmbergia*, 5, 209–226.

Ruiz-Sánchez, E. (2011). Biogeography and divergence time estimates of wood bamboos: insights in the evolution of Neotropical bamboos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 88, 67–75.

Saminpanya, S., & Sutherland, F. L. (2013). Silica phase-transformations during diagenesis within petrified woods found in fluvial deposits from Thailand–Myanmar. *Geología Sedimentaria*, 290, 15–26.

Schmidt, G. I., Diederle, J. M., Vallone, E., Góis, F., Tarquini, J., Fernández Osuna, A., Gottardi, M. G., & Brandoni, D. (2019). Nuevos ejemplares de vertebrados del Mioceno tardío de Entre Ríos. *Pe-APA R36*.

Schmidt, G. I., Diederle, J. M., Góis, F., Vallone, E. R., Tarquini, J., Osuna, M. F., Gottardi, G., & Brandoni, D. (2020). New vertebrates from the Late Miocene of Entre Ríos Province, Argentina: diversity, age, and paleoenvironment. *Journal of South American Earth Sciences*, 101, 102618.

Siurek J., Chevallier P., Ro C.-U., Chun H.Y., Youn, H.S., Zieba E., & Kuczumow, A. (2004). Studies on the wood tissue substitution by silica and calcite during the preservation of fossil wood. *Journal of Alloys and Compounds*, 362, 107–115

Thalmeier, M. B., Kröhling, D., & Brunetto, E. (2021). The geomorphology and Late Quaternary sedimentary record of the Salado/Juramento fluvial megafan, Central Andes foreland basin (Chaco Plain, Argentina). *Geomorphology*, V 373

Torra, R. (2001). *Sedimentología de las arenas de la Formación Ituzaingó entre Itatí y Empedrado, Provincia de Corrientes, con algunas observaciones adicionales en áreas aledañas. Tesis Doctoral Inédita*. Instituto de Estratigrafía y Geología Sedimentaria Global. Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo. Universidad Nacional de Tucumán. 417 p. 2 Volumenes.

Williams, L. A., Parks, G. A., & Crerar, D. A. (1985). Silica Diagenesis, I. Solubility Controls. *Journal of Sedimentary Research*, 55, 301–311.

Zucol A. F., Brea M., Lutz, A., & L. Anzótegui. (2004). Aportes al conocimiento de la paleobiodiversidad del Cenozoico superior del Litoral argentino: Estudios paleoflorísticos. En: *Temas de la Biodiversidad del Litoral Fluvial Argentino*, publicación especial. INSUGEO, Misceláneas 12, 91–102.