

Soroceaxylon entrerriensis gen. et sp. nov. (Moraceae) de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno), Cuenca del río Paraná, Argentina

María Jimena Franco^{1,2}

¹Laboratorio de Paleobotánica, Centro de Investigaciones Científicas, Diamante (CICYTTP-Diamante, CONICET), Materi y España s/n, E3105BWA Diamante, Entre Ríos, Argentina.

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.
mjfranco@cicytpp.org.ar

RESUMEN

Leños fósiles hallados en sedimentos del Plioceno-Pleistoceno de la Formación Ituzaingó (Cuenca del Río Paraná, Argentina) son descritos y asignados a un nuevo morfógeno con afinidad a la familia Moraceae. Las maderas fósiles se caracterizan por presentar vasos predominantemente solitarios, ocasionalmente múltiples radiales de entre dos y nueve elementos y múltiples tangenciales; punteaduras intervasculares alternas y pequeñas; parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso, completo e incompleto y parénquima apotraqueal escaso y difuso agregado; radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares, con uno a tres canales probablemente de origen laticífero o tanífero en radios multiseriados y cristales prismáticos romboidales en células r- radiales. Los leños fósiles son anatómicamente similares a las especies actuales del género *Sorocea* A. St. Hil. Las moráceas probablemente se originaron en Eurasia y migraron a través de múltiples rutas terrestres. Este hallazgo indica la presencia de esta familia en el Plioceno-Pleistoceno de América del Sur.

Palabras clave: Leños fósiles, Moraceae, Formación Ituzaingó, Plioceno-Pleistoceno, América del Sur.

ABSTRACT

Fossil woods, found in the Pliocene-Pleistocene of Ituzaingó Formation (Paraná Basin, Argentina), are described and assigned to a new morphogenus with affinities with Moraceae family. The fossil woods have predominantly solitary vessels and in radial multiples of between two and nine elements and tangential multiple less common; very small and alternate intervessel pits; axial parenchyma scanty paratracheal, complete and incomplete and apotracheal axial parenchyma scanty and diffuse-in-aggregates; uniseriate and multiseriate rays, heterocellular rays, multiseriate rays with one to three channels probably laticifers or tanniniferous tubes and prismatic crystals in radial cells. The fossil woods are anatomically similar to the extant species of the genus *Sorocea* A. St. Hil. Moraceae probably originate in Eurasia with subsequent migration facilitated by multiple land routes. This record indicates that Moraceae were well established in the Pliocene-Pleistocene of South America.

Key words: Fossil woods, Moraceae, Ituzaingó Formation, Pliocene-Pleistocene, South America.

INTRODUCCIÓN

La Familia Moraceae está compuesta por 70 géneros y más de 1100 especies de árboles, arbustos y unos pocos representantes herbáceos. Se caracteriza por su distribución cosmopolita, aunque son más abundantes en regiones tropicales y subtropicales (Tippo, 1938; Record y Hess, 1940; Watson y Dallwitz, 1992). Esta familia se encuentra mayormente distribuida en los trópicos del Viejo Mundo, particularmente en Asia y en las Islas del Pacífico (Berg, 2001). En el continente Americano se distribuye desde Estados Unidos hasta Argentina y Uruguay (Zuloaga *et al.*, 2007; Tropicos.org, 2010).

El registro fósil de las Moraceae en la Argentina es muy escaso, solamente se conocen impresiones foliares del Mioceno Medio-Tardío asignadas a *Ficus tressensii*, de la región de los Valles Calchaquíes (Salta-Catamarca, Argentina). Estos macrofósiles fueron registrados por primera vez en la Formación Palo Pintado del Mioceno Superior de la provincia de Salta (Anzótegui, 1998). Posteriormente, fueron recolectados en la Formación San José del Mioceno Medio de la provincia de Catamarca (Anzótegui y Herbst, 2004) (Figura 1).

La paleoflora de la Formación Ituzaingó está caracterizada por la presencia de Amaranthaceae, Anacardiaceae, Arecaceae, Aquifoliaceae, Azollaceae, Bryophyta, Chenopodiaceae, Cyatheaceae, Cyperaceae, Compositae, Euphorbiaceae, Hymenophyllaceae, Holagaraceae, Leguminosae (Subfamilia Mimosoideae), Lauraceae, Lycopodiaceae, Malpighiaceae, Meliaceae, Myrtaceae,

Poaceae (Subfamilia Bambusoideae), Podocarpaceae, Polygoneaceae, Polipodiaceae, Pteridaceae, Sapotaceae, Schizaeaceae, Ulmaceae y Winteraceae (Anzótegui, 1974; Lutz, 1979, 1991; Anzótegui, 1980; Caccavari y Anzótegui, 1987; Anzótegui y Lutz, 1987; Anzótegui y Acevedo, 1995; Zucol *et al.*, 2004; Brea y Zucol, 2007; Franco, 2008a y b; 2009).

Los registros paleoixilológicos previos de esta formación fueron asignados a la subfamilia Mimosoideae (Fabaceae) con la presencia de *Mimosoxylon* sp. Lutz (Lutz, 1991) y a la familia Anacardiaceae con los hallazgos de *Schinopsisylon herbstii* Lutz (Lutz, 1979), *Astroniumxylon parabalansae* Franco y Brea (Franco y Brea, 2008) y *Astroniumxylon bonplandianum* Franco (Franco, 2009). En estos depósitos también se ha registrado una caña petrificada de Bambusoideae asignada a *Guadua zuloagae* Brea y Zucol (Brea y Zucol, 2007).

El presente trabajo tiene por objeto dar a conocer un nuevo morfogénero basado en ejemplares fósiles que han preservado la anatomía del leño secundario por permineralización y que tienen afinidad con la familia Moraceae. Se revisa la historia biogeográfica y el registro paleoixilológico de esta familia. Los leños fósiles fueron hallados en sedimentos continentales provenientes de la Formación Ituzaingó. El taxón descripto, *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et sp. nov., del Plioceno-Pleistoceno del noreste argentino, correspondería al segundo registro de moráceas en Argentina y al primer registro de ejemplares leñosos preservados en forma de permineralizaciones silíceas en América del Sur. La descripción de este

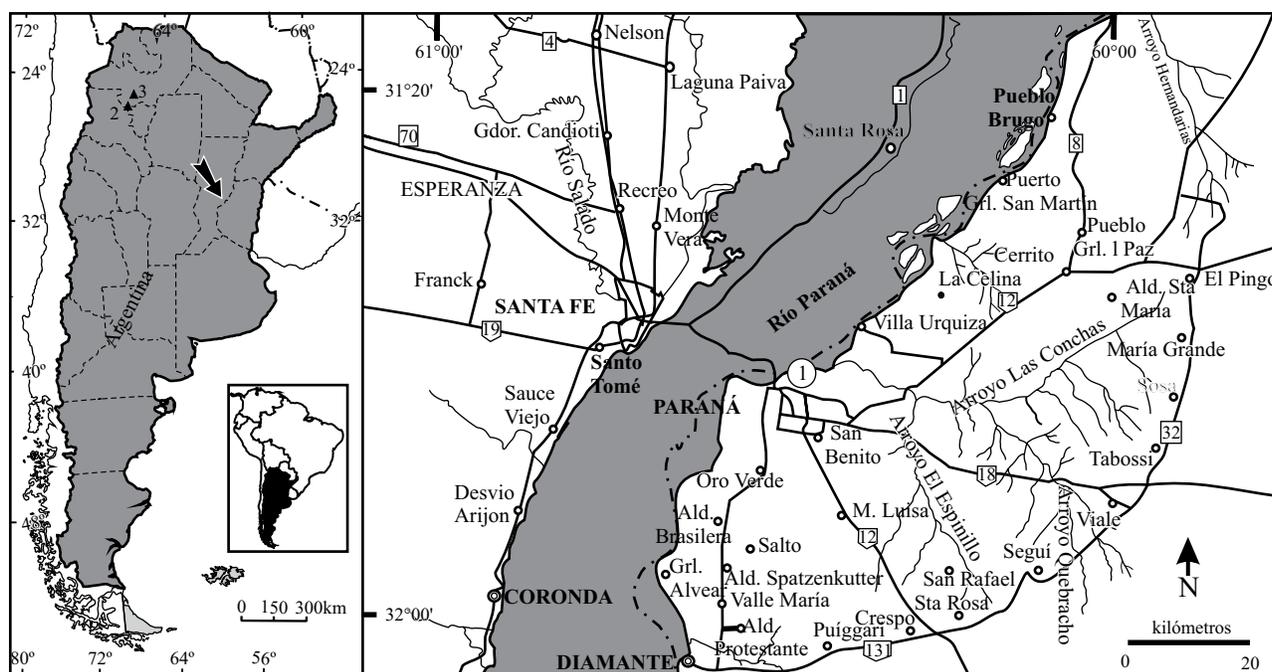


Figura 1. Ubicación geográfica mostrando la localidad fosilífera de Toma Vieja (indicada por la flecha y por (1)) y los registros de Moraceae en la Argentina (▲ 2: Formación San José, Catamarca; ▲ 3: Formación Palo Pintado, Salta).

taxón brinda un nuevo elemento de análisis para poder entender la distribución y diversidad de las Moraceae.

GEOLOGÍA

La Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno) es una unidad de origen continental depositada por un sistema fluvial (Herbst, 1971; Iriondo y Rodríguez, 1973; Iriondo, 1980; Jalfin, 1988; Herbst, 2000; Anis *et al.*, 2005; Iriondo y Kröhling, 2009). Sus afloramientos se encuentran ampliamente distribuidos a lo largo de la margen este del río Paraná y en algunos arroyos subsidiarios, desde el norte de la provincia de Corrientes hasta el norte de la ciudad de Paraná, en la provincia de Entre Ríos, Argentina (Herbst, 2000; Anis *et al.*, 2005).

La localidad de Toma Vieja (Entre Ríos, Argentina), es una importante localidad fosilífera por la abundancia de leños fósiles preservados en forma de permineralizaciones silíceas (Zucol *et al.*, 2004; Brea y Zucol, 2007; Franco, 2009). En esta localidad, la Formación Ituzaingó, con un espesor de 14 m, se apoya en discordancia erosiva sobre los sedimentos marinos de la Formación Paraná (Mioceno medio).

La Formación Ituzaingó está integrada por arenas y areniscas, medianas a gruesas, con diverso grado de compactación, con estratificación planar, tangencial simple y entrecruzada, en la que se intercalan lentes de arcillas de coloración verdosa a gris-oscuro (De Alba, 1953; Herbst, 1971; Herbst y Santa Cruz, 1985; Jalfin, 1988; Anis *et al.*, 2005). Los ejemplares fósiles provienen de un estrato de arenas medianas, grano-decrecientes, con estratificación planar (Figura 2).

MATERIALES Y MÉTODO

El material fosilífero fue recolectado en la localidad fosilífera de Toma Vieja (31°42'13.7"S, 60°28'41.9"O, Paraná, Entre Ríos), Argentina (Figura 1) y corresponde a tres ejemplares fósiles permineralizados por silicificación, que sólo han preservado la anatomía del xilema secundario.

Para su estudio se realizaron cortes delgados según los planos tradicionales de observación (corte transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial). Los cortes delgados fueron estudiados con un microscopio óptico Nikon Labophot y Nikon Eclipse E200 y las microfotografías fueron tomadas con una cámara digital Nikon Coolpix S4.

Para la descripción de los ejemplares se hicieron 25 mediciones de cada parámetro. En todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis las medidas mínima y máxima del intervalo de distribución. La terminología empleada para el estudio xilológico fue tomada de IAWA Committee (1989) y de Carlquist (2001). Además se utilizó la recopilación bibliográfica de Gregory (1994) y se siguió la clasificación sistemática del APG III (2009).

Con respecto a la nomenclatura utilizada en los fósiles, a pesar de que algunos autores sugieren el uso de géneros actuales a partir del Plioceno (Collinson, 1986), en este trabajo se identificó a los ejemplares como entidades morfogenéricas siguiendo el criterio de Avise y Johns (1999), debido a que sólo se dispone del xilema secundario para su estudio. Esto permitió unificar criterios con trabajos realizados previamente y, facilitó la comparación del material con otros fósiles.

Para la determinación del material y las características diagnósticas de la familia Moraceae se utilizaron los atlas de anatomía de madera y trabajos de: Tippon (1938), Record y Hess (1940), Metcalfe y Chalk (1950), Tortorelli (1956), Koek-Noorman *et al.* (1984a, 1984b, 1984c), ter Welle *et al.* (1986a, 1986b), Watson y Dallwitz (1992), Richter y Dallwitz (2000), InsideWood database [2004-onwards]. Para las comparaciones se han revisado especies de diferente procedencia, actuales y fósiles, ya sean argentinas, de otras regiones gondwánicas o extragondwánicas.

Los ejemplares se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica del Laboratorio de Paleobotánica, CICYTTP-CONICET, Diamante, bajo los números CIDPALBO 28 y CIDPALBOmic 678; CIDPALBO 51 y CIDPALBOmic 701; CIDPALBO 52 y CIDPALBOmic 702.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Orden Rosales Perleb, 1826
Familia Moraceae Link, 1831

Género *Soroceaxylon* "género nuevo"

Holotipo. CIDPALBO 52 y CIDPALBOmic 702

Material adicional estudiado. CIDPALBO 28 y CIDPALBOmic 678; CIDPALBO 51 y CIDPALBOmic 701

Procedencia geográfica. Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina.

Procedencia estratigráfica. Formación Ituzaingó.

Edad. Plioceno- Pleistoceno.

Afinidad botánica. Angiospermae, Rosales, Moraceae, *Sorocea*.

Derivatio nominis. El epíteto genérico alude a su similitud con el género actual *Sorocea* A. St.-Hil

Especie tipo. *Soroceaxylon entrerriensis* "especie nueva"

Diagnosis genérica. Porosidad difusa; vasos con tilosis, predominantemente solitarios, menos comunes los múltiples radiales y los múltiples tangenciales, pequeños y cortos; placas de perforación simple; punteaduras intervasculares muy pequeñas y alternas; fibras muy abundantes, de sección redondeada a poligonal, de paredes gruesas, no septadas; parénquima axial paratraqueal y apotraqueal; radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares, de uno a tres canales interpretados como tubos laticíferos o taníferos en radios

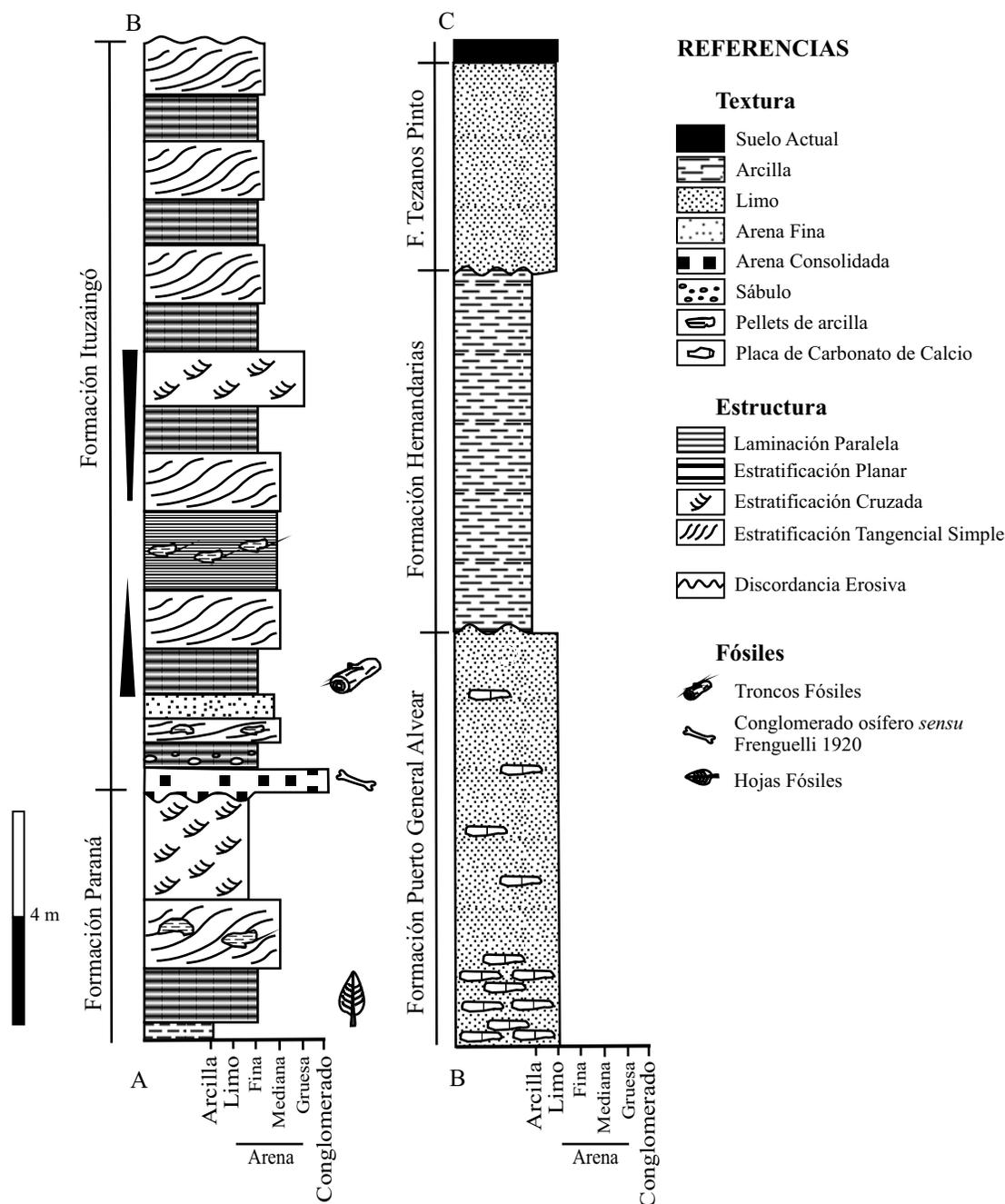


Figura 2. Perfil sedimentológico de detalle en la localidad Toma Vieja, Entre Rios, Argentina.

multiseriados; presencia de cristales en células radiales.

Generic Diagnosis. Diffuse porosity; vessels with tyloses, predominantly solitary, some in radial multiples and tangential multiples, small and short vessel elements; simple perforation plates; very small and alternate intervessel pits; very abundant fibers, with rounded to polygonal section, with thick walls, non-septate; paratracheal and apotracheal axial parenchyma; uniseriate and multiseriate rays, heterocellular, multiseriate rays with one to three channels probably laticifers or tanniferous tubes and prismatic crystals in radial cells.

Soroceaxylon entrerriensis "especie nueva"

Figuras 3.1 a 3.9 y 4.1 a 4.8

Derivatio nominis. El epíteto específico, *entrerriensis*, hace referencia al lugar de recolección del material.

Diagnosis específica. Porosidad difusa; elementos de vaso predominantemente solitarios, también múltiples radiales (hasta nueve elementos) y múltiples tangenciales, pequeños y cortos, >27 por mm², poros con tilosis; placas de perforación simple; punteaduras intervasculares muy pequeñas y alternas; fibras muy abundantes, de sección redondeada

a poligonal, con paredes gruesas y lumen estrecho, no septadas; parénquima paratraqueal vasicéntrico escaso, completo e incompleto, bandeado o confluyente; parénquima apotraqueal escaso y difuso agregado; radios uniseriados y multiseriados, heterocelulares, de uno a tres canales que podrían interpretarse como tubos laticíferos o taníferos en algunos radios multiseriados; cristales prismáticos romboidales en las células del radio.

Specific diagnosis. *Diffuse porosity; predominantly solitary vessel elements, also radial multiples (up to nine elements) and tangential multiple, small and short, >27 per mm², pores with tyloses; simple perforation plates; very small and alternate intervessel pits; very abundant fibers, with rounded to polygonal section, with thick walls and narrow lumen, non-septate; axial parenchyma scanty paratraqueal, vasicentric, complete and incomplete, banded or confluent; scanty and diffuse apotraqueal parenchyma; uniseriate and multiseriate rays, heterocellular, in some multiseriate rays with one to three channels probably laticifers or tanniferous tubes; prismatic crystals in radial cells.*

Descripción. En corte transversal los anillos de crecimiento son distinguibles, demarcados por parénquima terminal. La porosidad es difusa (Figura 3.1). Los vasos no presentan ningún patrón de disposición (Figura 3.1). Los poros son de contorno redondeado y sus paredes presentan un grosor de 9 (2–15) μm ; la mayoría de los poros tienen contenidos marrones, negros y ocres oscuros, y presentan abundante tilosis (Figuras 3.1, 4.1 y 4.3). Los poros se presentan predominantemente solitarios (54 %), ocasionalmente múltiples radiales y múltiples tangenciales de dos, tres, cuatro y hasta nueve elementos (26 %, 12 %, 5 % y 1 % respectivamente) (Figuras 3.1, 4.1 y 4.3). Son de tamaño moderado, con un diámetro radial de 206 (49–382) μm y un diámetro tangencial de 136 (49–382) μm . Son numerosos con una densidad de 17 (6–27) por mm^2 . Las fibras son muy abundantes, de sección redondeada a poligonal (pentagonal a cuadrangular), no septadas y están comprimidas unas contra otras (Figura 4.2). Tienen paredes gruesas y lumen estrecho, con un diámetro de 13 (5–20) μm y un espesor de pared de 6 (3–10) μm . Se observan espacios intercelulares entre las fibras (Figura 4.2). Los radios presentan un trayecto rectilíneo a levemente sinuoso, bordeando algunos vasos (Figura 3.1). El parénquima axial es paratraqueal y apotraqueal. El parénquima paratraqueal es vasicéntrico escaso, completo e incompleto, también se observa algunas bandas de parénquima uniando dos o más elementos de vaso (de una a 15 células de ancho) (Figuras 3.1 y 4.1). El parénquima apotraqueal es escaso y difuso agregado (Figura 3.1).

En corte longitudinal tangencial, los vasos tienen trayecto de levemente sinuoso a rectilíneo (Figura 3.3). Los elementos de vaso son cortos, con una longitud de 282 (74–951) μm (Figura 4.8). Las placas son de perforación simple (Figura 3.6). Los radios se encuentran en un promedio de 7 (4–10) por mm lineal; son uniseriados (26 %), biseriados (27 %), triseriados (29 %) y multiseriados (20 %) (Figuras 3.3 y 3.4). Los radios multiseriados suelen presentar entre uno y tres canales con contenidos ocres a oscuros, que podrían interpretarse como tubos laticíferos o taníferos (Figuras 3.3, 3.4 y 3.8). Algunos radios terminan en cadenas unicelulares. Son Heterogéneos del tipo I y Heterogéneos tipo II B de Kribs, con una altura de 218 (60–608) μm y un ancho de 35 (10–98) μm . La altura de los radios expresada en número de células es de 11 (3–35) y el ancho expresado en número de células es de 3 (1–5). Las punteaduras intervasculares son alternas, areoladas, de contornos redondeados a poligonales, muy pequeñas y con un diámetro que varía de 2 a 5 μm (Figuras 3.5 y 3.9).

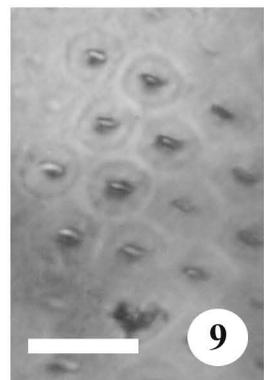
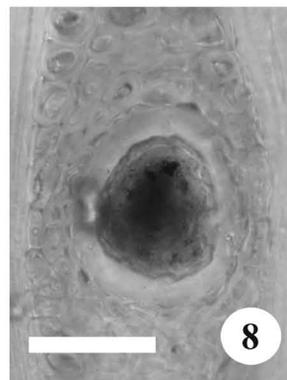
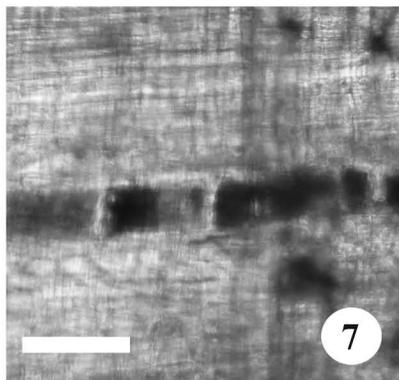
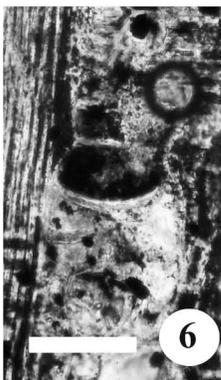
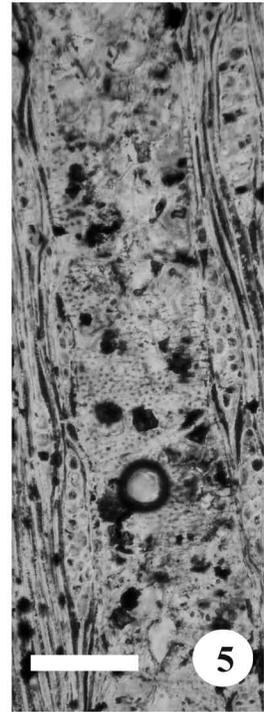
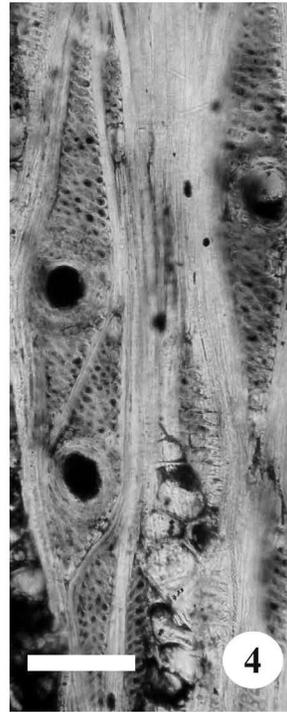
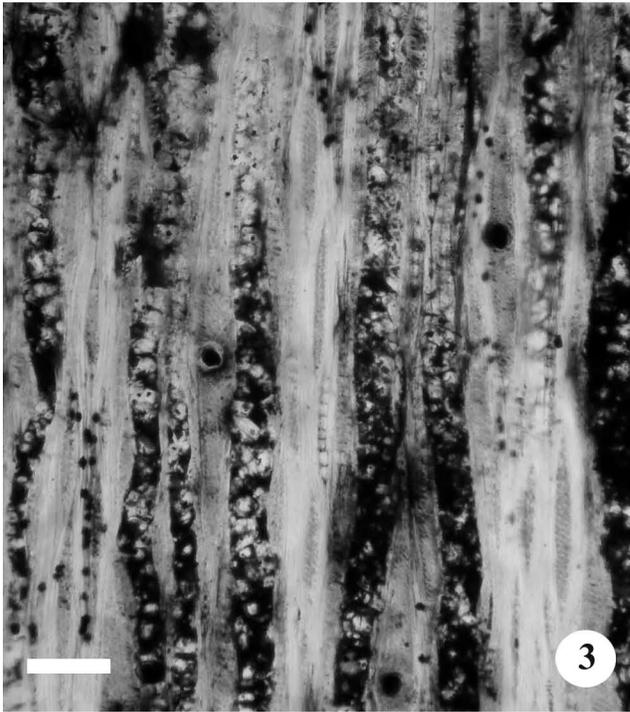
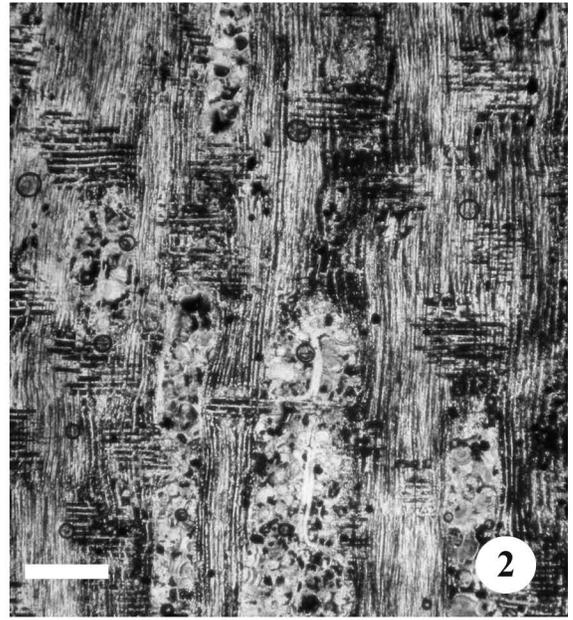
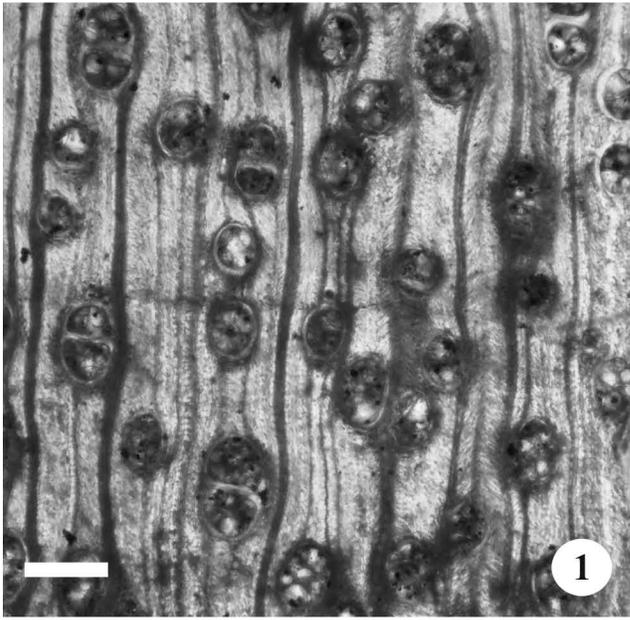
En corte longitudinal radial, los radios son heterocelulares constituidos por células procumbentes, cuadradas y cúbicas entremezcladas a lo largo del mismo (dos hileras de células cuadradas o cúbicas y entre tres y ocho hileras de células procumbentes) (Figuras 3.2 y 4.4). Se observan abundantes cristales prismáticos, romboidales, dentro de las células cuadrangulares y procumbentes de los radios (Figuras 4.4 y 4.6). Las punteaduras vaso-radiales son redondeadas con areolas reducidas aparentemente simples (Figura 4.7). Las punteaduras vaso-parénquima son horizontales con areolas reducidas aparentemente simples (Figura 4.5).

COMPARACIÓN

Comparación con especies actuales

Los caracteres anatómicos que relacionan al material estudiado con la familia Moraceae son: anillos de crecimientos levemente distinguibles o ausentes, porosidad difusa, vasos redondeados, predominantemente solitarios, presencia de abundante tilosis en su interior, placas de perforación simple, punteaduras intervasculares alternas y elementos de vaso cortos, radios Heterogéneos del tipo I y II B de Kribs, radios uni y multiseriados, presencia de tubos laticíferos o taníferos, parénquima vasicéntrico, confluyente y presencia de cristales en células de radios (Tippo, 1938; Koek-Noorman *et al.*, 1984a, 1984b, 1984c; ter Welle *et al.*, 1986a, 1986b).

Figura 3. 1: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: sección transversal mostrando vasos, radios y parénquima axial. 2: CIDPALBO 51, PALBOmic 701: vista general en corte longitudinal radial mostrando radios heterocelulares. 3: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: sección longitudinal tangencial, donde se observan los radios y vasos. 4: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: radios multiseriados con tubos laticíferos o taníferos. 5: CIDPALBO 51, PALBOmic 701: corte longitudinal tangencial de un vaso donde se observan punteaduras alternas. 6: CIDPALBO 51, PALBOmic 701: corte radial de un vaso donde se observa una placa de perforación simple. 7: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: detalle de un tubo laticífero en corte radial. 8: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: detalle de un tubo laticífero en longitudinal tangencial. 9: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: detalle de las punteaduras intervasculares alternas. Escala: 1 a 3: 200 μm ; 4 a 7: 100 μm ; 8: 30 μm y 9: 10 μm .



Un carácter diagnóstico de esta familia es la presencia de tubos laticíferos o taníferos. Estos tubos no son canales intercelulares, son largas células laticíferas con pared celular (Tippo, 1938). Este carácter anatómico es común en numerosos géneros de las familias: Apocynaceae, Asclepiadaceae, Campanulaceae, Caricaceae, Euphorbiaceae y Moraceae (Carlquist, 2001; IAWA, 1989). El material se diferencia de la familia Asclepiadaceae por el tipo de seriación en los radios y el tipo de parénquima; de la Campanulaceae en el diámetro de los elementos de vaso y en la presencia de parénquima bien diferenciado; de la familia Caricaceae por presentar fibras y de la familia Euphorbiaceae por el diámetro de los elementos de vaso y por presentar radios de un solo tamaño.

Los tubos laticíferos o taníferos de las Moraceae varían de pequeños a grandes, de poco numerosos a numerosos, encontrándose comúnmente en el centro del radio aunque también pueden estar cerca de los extremos (Tippo, 1938). En el material estudiado se pueden observar los tubos laticíferos o taníferos tanto en corte longitudinal tangencial como en corte longitudinal radial (Figuras 3.3, 3.4, 3.7 y 3.8).

A fin de facilitar la comparación de los materiales, en el presente trabajo se utiliza la clasificación de las Moraceae realizada por Berg (1983), quien reconoce 4 tribus: Moreae, Castilleae, Dorstenieae y Ficeae.

La Tribu Castilleae se caracteriza por presentar fibras septadas o parcialmente septadas, vasos frecuentemente dispuestos en patrones diagonales, parénquima vasicéntrico, radios uniseriados compuestos parcialmente por células procumbentes del tipo Heterogéneo III de Kribs y muy raramente del tipo Heterogéneo II de Kribs (Koek-Noorman *et al.*, 1984a). Los géneros representados por esta tribu son muy homogéneos y fácilmente reconocibles a partir de la anatomía de sus leños, diferenciándose únicamente a partir de las características anatómicas cuantitativas (Koek-Noorman *et al.*, 1984a). El material estudiado se diferencia de esta tribu por la disposición de los elementos de vaso y en el tipo de fibras (no septadas).

En lo que respecta a la Tribu Dorstenieae, las características anatómicas que la distinguen de las restantes son la presencia de fibras no septadas, vasos sin ningún patrón de disposición, radios uniseriados compuestos por células cuadrangulares del tipo Heterogéneo II de Kribs, muy raramente del tipo Heterogéneo I de Kribs, radios multiseriados (de dos a seis series) formados por células procumbentes acompañados por células cuadrangulares en los márgenes, parénquima aliforme-confluente a bandeado, unilateral y cristales ausentes o presentes únicamente en células marginales de los radios (Koek-Noorman *et al.*, 1984b). La anatomía de los leños de esta tribu es también muy homogénea, siendo sus representantes fácilmente distinguibles de la Tribu Castilleae por las características anatómicas de sus leños: presencia o ausencia de fibras septadas, patrón de distribución de los vasos, presencia o ausencia de parénquima unilateral y por el tipo de radios (Koek-Noorman *et*

al., 1984b). El material estudiado se diferencia de esta tribu por no presentar parénquima axial unilateral.

Las características anatómicas que ubican a la Tribu Ficeae dentro de las Moraceae son los elementos de vaso grandes y poco numerosos, las fibras libriformes, los radios Heterogéneos del Tipo III de Kribs, con tendencia a Heterogéneos del Tipo II de Kribs u Homogéneos, el parénquima axial bandeado evidente (formando del 25 al 50% del corte transversal) de dos a 15 células de ancho, la presencia de cristales romboides en células del radio y en células del parénquima axial (Koek-Noorman *et al.*, 1984c). Esta tribu contiene un único género (*Ficus*) y es extremadamente homogénea, la mayoría de las características varían dentro de límites muy estrechos (Koek-Noorman *et al.*, 1984c). Las principales diferencias con los leños fósiles descritos se encuentran en el tamaño de los vasos, el número de vasos por mm² y el tipo de parénquima axial.

La tribu más afín al material estudiado en el presente trabajo es la Tribu Morae. Esta tribu comprende aproximadamente el 55% de los géneros de la familia Moraceae y Berg (1973) la divide en dos grupos. La mayor diferencia entre los dos grupos de Morae *sensu* Berg se encuentra en la presencia o ausencia de estambres urticantes.

Las características anatómicas más diagnósticas de esta tribu son la presencia o ausencia de cristales, la presencia o ausencia de tubos laticíferos o taníferos, el tipo de distribución del parénquima axial y la presencia o ausencia de fibras septadas (ter Welle *et al.*, 1986b).

Entre los géneros de la Tribu Morae con estambres urticantes, el material de estudio se asemeja más estrechamente a los géneros *Morus* L., *Streblus* Lour. y *Trophis* P. Browne. De *Morus* se diferencia en el tipo de porosidad y en el tipo de disposición de los vasos. La diferencia con *Streblus* y *Trophis* se basa en la ausencia de tubos laticíferos o taníferos en el leño secundario de estos últimos taxones (Record y Hess, 1940, ter Welle *et al.*, 1986a).

Entre los géneros de la Tribu Morae sin estambres urticantes, el material presenta similitudes con *Sorocea* A. St. Hil. (Tabla 1). Éste es el género actual más afín al material estudiado y comparte las siguientes características anatómicas: porosidad difusa, diámetro y largo de los vasos, frecuencia por mm² y de vasos solitarios, tamaño de las puntaduras intervasculares, ausencia de fibras septadas, espesor de la pared de las fibras, tipo de radio, seriación, frecuencia, tipo de parénquima axial, presencia de tubos laticíferos o taníferos y presencia de cristales romboidales en células cuadrangulares de los radios (Record y Hess, 1940; ter Welle *et al.*, 1986b; InsideWood database [2004-onwards]).

Comparación con especies fósiles

Entre los leños fósiles asignados a la familia Moraceae se encuentran: *Artocarpoxylon deccanensis* Mehrotra, Prakash y Bande (1983) de la India, *Artocarpoxylon kar-*

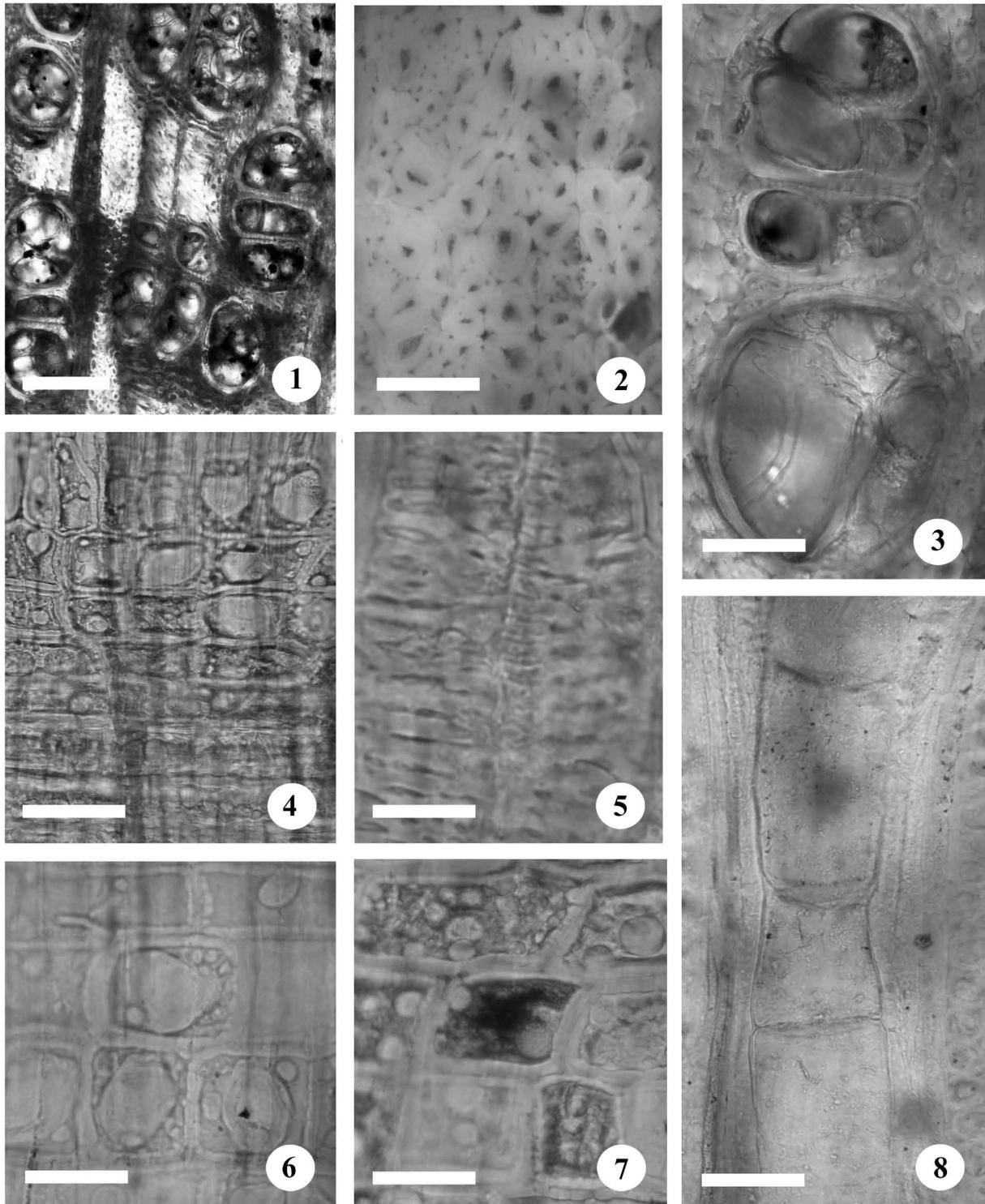


Figura 4. 1: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: vasos múltiples radiales en corte transversal, también se observa parénquima paratraqueal vasi-céntrico y confluyente. 2: CIDPALBO 51, PALBOmic 701: detalle de las fibras en corte transversal. 3: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: detalle de un vaso múltiple radial con tilosis en su interior. 4: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: radio heterocelular formado por células procumbentes, cuadradas y cúbicas. 5: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: punteaduras vaso-parénquima horizontales con areolas reducidas aparentemente simples. 6: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: detalle de cristales romboidales en células del radio. 7: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: punteaduras vaso-radiales redondeadas con areolas reducidas aparentemente simples. 8: CIDPALBO 52, PALBOmic 702: vasos cortos en corte longitudinal tangencial. Escala: 1: 100 μ m; 2 a 8: 30 μ m.

Tabla 1. Comparación entre *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et. sp. nov. y los géneros de la Tribu Morae sin estambres urticantes, tomado de ter Welle *et al.* (1986b).

Taxón	Vasos					Fibras		Radios				Tubos laticíferos	Cristales romboidales	
	Diámetro (µm)	Largo (µm)	Solitarios (%)	Frecuencia (mm ²)	Punteaduras	Septadas	Espesor de Pared (µm)	Tipo	Altura (µm)	Ancho (células)	Frecuencia (mm lineal)			Parénquima
<i>Soroceaxylon entrerriensis</i> gen. et sp. nov.	49-382	74-951	54	6-27	2 - 5	-	3-10	Het I/ II B	60-608	1-5	4-10	sp, v, b	+	u
<i>Antiaropsis</i> K. Schum	108	525	50	9	7-9	+	2-4	Het II /III	960-1400	1-4	7	sp, b	+	-
<i>Bagassa</i> Aubl.	145-240	325-445	20-60	3-4 (7)*	9-13	-	3-5	Het. III	600-840	1-5	3-7	d, sp,v, al	+	u, p, a
<i>Batocarpus</i> H. Karst.	125-205	295-440	40-65	2-5	7-10	-	2-5	Het. III	700-1400	1, 4-6	4-6	v, al, c y b	-	-/u, p, a
<i>Clarisia</i> Ruiz y Pav.	75-200	310-485	25-51	3-13	6-11	-	2-4	Het II/III/Ho	600-1560	1, 3-6	4-7	v, al, c y b	-/+	u, p, a
<i>Poulsenia</i> Eggers	105-210	670-695	35-90	4-10	6-9	-	2-3	Het. III	960-1400	1, 4-6	3-5	v, al y c	+	-
<i>Sorocea</i> A. St. Hil.	68-130	325-475	20-63	8-21	6-12	-	2-4	Het. II/III	660-1200	1-5	6-9	sp, b	+	u,p,a
<i>Treulia</i> Decne. y Trécul	145-205	400-520	32-50	3-5 (10)*	7-9	-	3-5	Het. II/III	600-660	1, 3-5	4-6	al, c	+	u

Referencia: +: presente; -: ausente; *: valores extremos; Het: heterogéneo; Ho: homogéneo; sp: escaso paratraqueal; v: vasicéntrico; b: bandeado; al: aliforme; d: difuso; c: confluyente; u: en células cuadrangulares; p: en células procumbentes; a: en células del parénquima.

tickcherraensis Prakash y Lalitha (1978) del Terciario (Mioceno) de la India, *Cudranioxylon engolismense* Duperon-Laudoueneix (1980) del Eoceno de Francia, *Ficoxylon bajacaliforniense* Martínez-Cabrera, Cevallos-Ferriz y Poole (2006) del Mioceno de México, *Ficoxylon blanckenhorni* Kräusel (1939) del Oligoceno de Egipto, *Ficoxylon cretaceum* Schenk (1883) del Oligoceno-Mioceno de África, *Ficoxylon guettareense* Fessler-Vrolant (1972) del Terciario (Mioceno) de Túnez (África), *Maclura martinezii* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2006) del Terciario (Mioceno) de México, *Myrianthoxylon chaloneri* Lemoigne (1978) del Terciario (Mioceno) de Etiopía (África) y *Myrianthoxylon coppensi* Koeniguer (1975) del Plioceno de Chad (África).

Los leños fósiles mencionados anteriormente fueron comparados con el material en estudio (ver Tabla 2). Las características anatómicas y las comparaciones fueron tomadas de Lemoigne (1978), Kamal El-Din (2003), InsideWood database [2004-onwards], Martínez-Cabrera *et al.* (2006), Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2006).

Los leños fósiles más afines son *Maclura martinezii* Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2006), del Mioceno Temprano de Baja California, y *Artocarpoxylon kartickcherraensis* Prakash y Lalitha (1978), del Mioceno de Asia Central. La diferencia entre el primer morfotaxón y los leños fósiles estudiados se encuentra en el tipo de porosidad y la ausencia de tubos laticíferos o taníferos; del segundo morfotaxón se diferencian en el tipo de seriación de los radios y el tipo de parénquima axial.

Aunque el material estudiado presenta similitudes con las especies fósiles ya descritas, no pudo ser asignado a un taxón existente, por tal motivo se propone una nueva entidad morfogénica y morfoespecífica denominada *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et sp. nov.

CONSIDERACIONES FINALES

Los estudios filogenéticos y de vicarianza de la Tribu Morae realizados a partir de secuencias de ADN ribosomal y ndhF de cloroplastos han demostrado que se trata de una tribu parafilética (Stevens, 2001 onwards; Datwyler y Weiblen, 2004; Zerega *et al.*, 2005; Clement y Weiblen, 2009).

A pesar de que algunos autores (Corner, 1967) habían propuesto un posible origen gondwánico para las Moraceae, Zerega *et al.* (2005) a través de estudios moleculares concluyen que el origen en Eurasia es más factible para esta familia. Esta hipótesis también estaría avalada por la presencia del registro de leño fósil más antiguo en Europa (ver Duperon-Laudoueneix, 1980) para el Eoceno de Francia (Tabla 2) y por la aparición de los linajes neotropicales más recientes que los paleotropicales.

El origen laurásico ya había sido propuesto anteriormente por Raven y Axelrod (1974), quienes se basaron en los patrones de distribución de las especies actuales de las moráceas, en el endemismo y en el registro fósil.

A su vez, Sanmartín y Ronquist (2004) demostraron que la flora y fauna del norte de Sudamérica frecuentemente presentan mayor afinidad con los grupos templados del norte que con los grupos templados del sur, sosteniendo la idea de una ruta de migración para linajes tropicales a través de América del Norte.

Asimismo, los estudios realizados por Zerega *et al.* (2005) permitieron estimar que la radiación de la familia ocurrió entre los 73 a 110 Ma, es decir, las moráceas se diversificaron por vicarianza después de la ruptura del supercontinente del Gondwana.

El registro fósil sugiere que las moráceas ya se encontraban bien diferenciadas en el Cretácico y que su subsecuente migración fue facilitada por múltiples rutas terrestres

Tabla 2. Comparación entre *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et. sp. nov. y los morfotaxones fósiles. Las características anatómicas de estos leños para su comparación fueron extraídas de: Lemoigne (1978), Kamal El-Din (2003), InsideWood database [2004-onwards], Martínez-Cabrera *et al.* (2006) y Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz (2006).

Morfoespecie	Distribución geográfica	Edad	Anillos de crec.	Porosidad	Vasos			Placas de Perforación	Punteaduras Intervasc.	Tilosis	Tipo	Radios Tubos Laticíferos	Ancho (células)	Parénquima	Fibras
					S	M	A								
<i>Soroceaxylon entrerriensis</i> gen. et sp. nov.	N, S	Pli-Ple	I/A	D	+	+	Simple	Alternas	+	H	+	1-5	v, d, b, sp	n	
<i>Artocarpoxylon deccanensis</i> Mehrotra, Prakash y Bande .	AC	C-P-E	I/A	D			Simple	Alternas		H		4-10	v, a, c	s	
<i>Artocarpoxylon kartickcherraensis</i> Prakash y Lalitha	AC	M	I/A	D			Simple	Alternas	+	H	+	4-10	v, a, c		
<i>Cudranioxylon engolismense</i> Dupéron-Laudoueneix	E y AT	E	I/A	D			Simple	Alternas	+	H		1-10	d, v, c, a, b	s	
<i>Ficoxylon bajacaliforniense</i> Martínez-Cabrera, Cevallos-Ferriz y Poole	N, B, M y CA	M	I/A	D	+	+	Simple	Alternas	+	Ho			v, b		
<i>Ficoxylon blanckenhorni</i> Kräusel	E, AT, M y A.	O-M	I/A	D			Simple	Alternas	+	Ho		1-3	b		
<i>Ficoxylon cretaceum</i> Schenk	E, AT, M, A, S, N	O-M-Pli	I/A	D-SC			Simple	Alternas	+	Ho		1-3	c, b		
<i>Ficoxylon guettarensis</i> Fessler-Vrolant	E, AT, M y A	M	I/A	D			Simple	Alternas		H		1-3	b	s	
<i>Maclura martinézii</i> Martínez-Cabrera y Cevallos-Ferriz	N, E, M y CA	O, M	D	D-SC-C	+	+	Simple	Alternas	+	H		1-10	d, v, a, c y u		
<i>Myrianthoxylon chaloneri</i> Lemoigne	A	M	I/A	D	+	+	Simple	Alternas, opuestas, Escalariforme	+	H		4-10	v, b		
<i>Myrianthoxylon coppensi</i> Koeniguet	A	Pli	I/A	D			Simple	Alternas		H		4-10	v, b		

Referencia: Intervasc.= intervasculares, + = presente, - = ausente; Distribución: AC=Asia Central, E= Europa, AT= Asia templada, N= Neotrópicos, B= Brasil, M= México, CA= Centroamérica, A= África, S= Sudamérica; Edad: C= Cretácico, P= Paleoceno, O= Oligoceno, E= Eoceno, M= Mioceno, Pli= Plioceno, Ple= Pleistoceno; Anillos de crecimiento: D= distinguibles, I/A: indistinguibles o ausentes; Porosidad: D= difusa, SC= semicircular, C= circular; Vasos: S= solitarios, M=múltiples radiales cortos, A=agrupados; Radios: H=heterocelular, Ho= homocelular; Parénquima: v= vasicéntrico, a= aliforme, c= confluyente, b= bandeado, sp= escaso paratraqueal, d= difuso, u= unilateral; Fibras: s= septadas, n= no septadas.

(Raven y Axelrod, 1974; Datwyler y Weiblen, 2004; Zerega *et al.*, 2005). Zerega *et al.* (2005) postularon que el género *Sorocea*, género actual más afín al material fósil estudiado, llega a Sudamérica a partir de Asia (22.3-58.7 Ma.).

Por otro lado, Martínez-Cabrera (2002) a través de un análisis de áreas ancestrales de Bremer, propone como sitio con mayor probabilidad de representar el área ancestral a Centroamérica, norte y oeste de Sudamérica y Brasil para el clado monofilético *Sorocea-Trophis*.

Sorocea se encuentra actualmente representado por árboles de pequeño porte y arbustos que se distribuyen desde Centroamérica hasta el norte de Argentina y Uruguay (Record y Hess, 1940; ter Welle *et al.*, 1986b).

El taxón descrito en este trabajo, *Soroceaxylon entrerriensis* gen. et sp. nov., de la Formación Ituzaingó (Plioceno-Pleistoceno) corresponde al segundo registro de esta familia en Argentina y es el primer registro de maderas fósiles preservadas en forma de permineralizaciones silíceas en América del Sur. Este hallazgo corrobora la presencia de Moraceae en el Plioceno-Pleistoceno de América del Sur.

La presencia de este registro fósil indica un clima más cálido que el actual y avala la postura de que *Sorocea* presentaba una distribución más al este y sur de su distribución actual.

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Mariana Brea por la lectura crítica y sugerencias realizadas que mejoraron notablemente el manuscrito. A los revisores, Dr. Hugo Martínez-Cabrera y un revisor anónimo, que arbitraron este trabajo aportando interesantes sugerencias para su enriquecimiento. El presente trabajo fue realizado durante la Carrera de Doctorado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional de Córdoba.

REFERENCIAS

- 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, en XVI Congreso Geológico Argentino, La Plata, Argentina, Tomo 3, 147-154.
- Anzótegui, L.M., 1974, Esporomorfos del Terciario superior de la provincia de Corrientes, Argentina, en I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Argentina, Actas 2, 318-329.
- Anzótegui, L.M., 1980, Cutículas del Terciario superior de la provincia de Corrientes, República Argentina, en II Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía y I Congreso Latinoamericano de Paleontología, Buenos Aires, Argentina, Actas 3, 141-167.
- Anzótegui, L.M., 1998, Hojas de angiospermas de la Formación Palo Pintado (Mioceno Superior, Salta, Argentina, Parte I: Anacardiaceae, Lauraceae y Moraceae: Ameghiniana, 35, 25-32.
- Anzótegui, L.M., Acevero, T.L., 1995, Revisión de *Ilexpollenites Thiergart* y una nueva especie del Plioceno superior (Formación Ituzaingó) de Corrientes, Argentina, en VI Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Trelew, Argentina, Actas 15-21.
- Anzótegui, L.M., Herbst, R., 2004, Megaflores (hojas y frutos) de la Formación San José (Mioceno Medio), en río Seco, departamento de Santa María, provincia de Catamarca, Argentina: Ameghiniana, 41, 423-436.
- 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, 131-144.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG III), 2009, An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III: Botanical Journal of the Linnean Society, 161, 105-121.
- Avisé, J.C., Johns, G.C. 1999, Proposal for a standardized temporal scheme of biological classification for extant species: Proceedings of the National Academy of Sciences, 96, 7358-7363.
- Berg, C.C., 1973, Some remarks on the classification and differentiation of the Moraceae, Mededelingen van het Botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit te Utrecht, 386, 1-10.
- Berg, C.C., 1983, Dispersal and distribution in the Urticales—an outline, Dispersal and Distribution. An International Symposium, Sonderbände des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg, Verlag Paul Parey, Hamburg, 7, 219-229.
- Berg, C.C., 2001, Moreae, Artocarpeae, and Dorstenia (Moraceae) with introductions to the family and Ficus and with additions and corrections to Flora Neotropica Monograph 7, New York Botanical Garden Press, New York, New York, USA.
- Brea, M., Zucol, A. F., 2007, *Guadua zuloagae* sp. nov., the First Petrified Bamboo Culm Record from the Ituzaingó Formation (Pliocene), Paraná Basin, Argentina: Annals of Botany, 100, 711-724.
- Caccavari, M.A., Anzótegui, L.M., 1987, Polen de Mimosoideae (Leguminosae) de la Formación Ituzaingó, Plioceno superior de Corrientes, Argentina. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia, Actas 1, 443-458.
- Carlquist, S., 2001, Comparative Wood Anatomy. Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood: Springer Series in Wood Science, Springer, 448 pp.
- Clement, W.L., Weiblen, G.D., 2009, Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae): Systematic Botany, 34(3), 530-552.
- Collinson, M.E., 1986, Use of modern generic names for plants fossils, en Spicer, R.E. y Thomas, B.A. (eds.), Systematic and taxonomic approaches in palaeobotany, The Systematic Association: Clarendon Press, Oxford, Special Volume, 31, 91-104.
- Corner, E.J.H., 1967, *Ficus* in the Solomon Islands and its bearing on the Post-Jurassic history of Melanesia: Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences, 253, 783, 23-159.
- Datwyler, S.L., Weiblen, G.D., 2004, On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae from NDHF sequences: American Journal of Botany, 91, 767-777.
- De Alba, E.L., 1953, Geología del alto Paraná en relación con los trabajos de derrocamiento entre Ituzaingó y Posadas: Revista de la Asociación Geológica Argentina, 8, 129-161.
- Dupéron-Laudoueneix, M., 1980, Présence d'un bois fossile de Moraceae dans l'Éocène de la Charente, 105e Congrès national des Sociétés Savantes, Caen, Sciences, I, 117-129.
- Fessler-Vrolant, C., 1972, Etude paléoxylologique du Tertiaire de la Tunisie septentrionale, Présence d'un bois de la famille des Moraceae, Actes 97e Congrès National des Sociétés Savantes, Nantes, 1972, Sciences., IV, 19-30.
- Franco, M.J., 2008a, Nuevos registros de maderas fósiles de Anacardiaceae en la Formación Ituzaingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: Ameghiniana, 45 (4), Suplemento: 28R.
- Franco, M.J., 2008b, Leño fósil de Mimosoideae en la Formación Ituzaingó (Plioceno), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: Ameghiniana, 45 (4), Suplemento: 28R.
- 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., Brea, M., 2008, Leños fósiles de la Formación Paraná (Mioceno Medio), Toma Vieja, Paraná, Entre Ríos, Argentina: registro de bosques estacionales mixtos: Ameghiniana, 45,

- 699-718.
- Frenguelli, J., 1920, Contribución al conocimiento de la Geología de Entre Ríos: Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, 14, 55-256.
- Gregory, M., 1994, Bibliography of systematic wood anatomy of dicotyledons: IAWA Journal, Supplement, 1, 1-265.
- Herbst, R., 1971, Esquema estratigráfico de la provincia de Corrientes, República Argentina: Revista de la Asociación Geológica Argentina, 26, 221-243.
- Herbst, R., 2000, La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución, en Aceñolaza, F. G., Herbst, R. (eds.), El Neógeno en la Argentina: Serie de Correlación Geológica, 14, 181-243.
- Herbst, R., Santa Cruz, J.N., 1985, Mapa litoestratigráfico de la Provincia de Corrientes: D'Orbignyana, 2, 51.
- International Association of Wood Anatomists (IAWA Committee), 1989, IAWA list of microscopic feature for hardwood identification, en E.A. Wheeler, P. Bass, P.E (eds): Gasson 332 pp.
- InsideWood, 2004-onwards, Published on the Internet, <http://insidewood.lib.ncsu.edu/search>, consulta: junio 2009.
- Iriondo, M., 1980, El cuaternario de Entre Ríos: Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, 11, 125-141.
- Iriondo, M.H., Rodríguez, E.D., 1973, Algunas características sedimentológicas de la Formación Ituzaingó entre La Paz y Pueblo Brugo (Entre Ríos), en 5° Congreso Geológico Argentino, Carlos Paz, Córdoba, Argentina, Actas, 1, 317-331.
- Iriondo, M., Kröhlhling, D., 2009, From Buenos Aires to Santa Fe: Darwin's observations and modern knowledge: Revista de la Asociación Geológica Argentina, 64 (1), 109-123.
- Jalfin, G.A., 1988, Formación Ituzaingó (Plio-Pleistoceno) en Empedrado, provincia de Corrientes: un paleorío arenoso entrelazado tipo Platte, en 2° Reunión Argentina de Sedimentología, Capital Federal, Argentina, Actas, 130-134.
- Kamal El-Din, M.M., 2003, Petrified wood from the Farafra Oasis, Egypt: IAWA Journal, 24, 163-172.
- Koek-Noorman, J., Topper, S.M.C., ter Welle, B.J.H., 1984a, The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales): I. Tribe Castilleae: IAWA Bulletin 5, 183-195.
- Koek-Noorman, J., Topper, S.M.C., ter Welle, B.J.H., 1984b, The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales): II. Tribe Dorstenieae: IAWA Bulletin, 5, 317-319.
- Koek-Noorman, J., Topper, S.M.C., ter Welle, B.J.H., 1984c, The systematic wood anatomy of Moraceae (Urticales): III. Tribe Ficeae: IAWA Bulletin, 5, 330-334.
- Koeniguer, J.C., 1975, Expéditions paléontologiques au Tchad. I. Les bois plio-quaternaires du Nord-Tchad (Kolinga, Koro Toro, Angamma): Annales de Paléontologie, Invert., 61, 177-214.
- Kräusel, R., 1939, Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens, IV. Die fossilen Floren Ägyptens, Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-naturwissenschaftliche Abteilung, 47, 1-140.
- Lemoigne, Y., 1978, Flores Tertiares de la Haute Vallée de l'Omo (Ethiopie): Palaeontographica, 165B, 80-157.
- Link, J.H.F., 1831, Handbuch zur Erkennung der nutzbarsten und am häufigsten vorkommenden Gewächse, Berlin.
- 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.
- Martínez-Cabrera, H.I., 2002, Maderas de la Formación El Cien (Oligoceno-Mioceno) Baja California Sur, México. Determinación taxonómica (Anacardiaceae y Moraceae) y biogeografía histórica de Moraceae: México, Universidad Nacional Autónoma de México, Tesis de Licenciatura, México.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., 2006, *Maclura* (Moraceae) wood from the Miocene of Baja California Peninsula, México: Fossil and biogeographic history of its closer allies: Review of Palaeobotany and Palynology, 140, 113-122.
- Martínez-Cabrera, H.I., Cevallos-Ferriz, S.R.S., Poole, I., 2006, Fossil woods from Early Miocene sediments of the El Cien Formation, Baja California Sur, Mexico: Review of Palaeobotany and Palynology, 138, 141-294.
- Mehrotra, R.C., Prakash, U., Bande, M.B., 1983, Fossil woods of *Lophopetalum* and *Artocarpus* from the Deccan Intertrapean Beds of Mandla District, Madhya Pradesh, India: The Palaeobotanist, 32, 310-320.
- Metcalfe, C.R., Chalk, L., 1950, Anatomy of the Dicotyledons 2 Vol: Clarendon Press, Oxford, 724 pp.
- Perleb, L., 1826, Lehrbuch der Naturgeschichte des Pflanzenreichs. Druck und Verlag von Friedrich Wagner, Freiburg im Breisgau, p.174.
- Prakash, U., Lalitha, C., 1978, Fossil wood of *Artocarpus* from the Tertiary of Assam: Geophytology, 8, 132-133.
- Raven, P.H., Axelrod, D.I., 1974, Angiosperm biogeography and past continental movements: Annals of the Missouri Botanical Garden, 61, 539-673.
- Record, S.J., Hess, R.W., 1940, American Woods of the family Moraceae: Tropical Woods, 61, 11-54.
- Richter, H.G., Dallwitz, M.J., 2000 onwards, Commercial timbers: descriptions, illustrations, identification and information retrieval, <<<http://delta-intkey.com/>>, acceso libre, consulta 18 de octubre 2010.
- Sanmartín, I. y Ronquist, F., 2004, Southern hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns: Systematic Biology, 53, 216-243.
- Schenk, A., 1883, Fossile Hölzer und Nachtrag, en Zittel. Beiträge zur Geologie und Paläontologie der libyschen Wüste: Paläontogr, Bd. 30.
- Stevens, P. F., (2001 onwards), Angiosperm Phylogeny Website, Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since], "Will do, <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Ter welle, B.J.H., Koek-Noorman, Topper, S.M.C., 1986a, The systematic wood anatomy of the Moraceae (Urticales) IV. Genera of the tribe Moreae with urticaceous stamens: IAWA Bulletin, 7, 91-128.
- Ter Welle, B.J.H., Koek-Noorman, J., Topper, S.M.C., 1986b, The systematic wood anatomy of the Moraceae (Urticales) V. Genera of the tribe Moreae without urticaceous stamens: IAWA Bulletin, 7, 175-192.
- Tippo, O., 1938, Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies: Botanical Gazette, 100, 1-99.
- Tortorelli, L.A., 1956, Maderas y bosques Argentinos: Buenos Aires, Ed. ACME, S.A.C.I, 910 pp.
- Tropicos.org., Missouri Botanical Garden, <<http://www.tropicos.org/>>, consulta: 05 marzo 2010.
- Watson, L., Dallwitz, M.J., 1992 onwards, The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval, <<http://delta-intkey.com/>>, acceso libre, versión: 29 de julio 2009.
- Zerega, N.J.C., Clement, W.L., Datwyler, S.L., Weiblen, G.D., 2005, Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae): Molecular Phylogenetics and Evolution, 37, 402-416.
- Zucol, A.F., Brea, M., Lutz, A.I., Anzótégui, L.M., 2004, Aportes al conocimiento de la paleodiversidad del Cenozoico superior del litoral argentino: estudios paleoflorísticos, en Aceñolaza F. G., (ed.), Temas de la Biodiversidad del litoral fluvial Argentino: Miscelánea, 12, 91-102.
- Zuloaga, F.O., Morrone, O., Davidse, G., Pennington, S., 2007, Classification and biogeography of Panicoideae (Poaceae) in the New World, Aliso, Claremont, Estados Unidos: Rancho Santa Ana Botanic Garden, vol. 23, 503 pp.

Manuscrito recibido: Mayo 3, 2010

Manuscrito corregido recibido: Agosto 3, 2010

Manuscrito aceptado: Agosto 10, 2010