

Maderas gimnospérmicas de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior) de Uruguay

Alexandra Crisafulli

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura UNNE y Centro de Ecología Aplicada del Litoral CONICET. Casilla de Correo 128, 3400 Corrientes, Argentina. alexandracrisafulli@hotmail.com

Rafael Herbst

Instituto Superior de Correlación Geológica, CONICET. Las Piedras 201, 7/B. 4000 S.M. de Tucumán, Argentina. rafaherbst@uolsinectis.com.ar

Leonor Manza Stortti

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura UNNE y Centro de Ecología Aplicada del Litoral CONICET. Casilla de Correo 128, 3400 Corrientes, Argentina. licen_meryleo@hotmail.com

RESUMEN

Leños gimnospérmicos picnóxicos de la Formación Tres Islas, Pérmico Inferior, Departamento de Cerro Largo, Uruguay, son analizados por primera vez y correlacionados con otros de unidades pérmicas y triásicas del Gondwana. Se determinaron las siguientes especies de Coniferales: *Agathoxylon allanii* (Kräusel) Crisafulli y Herbst n. comb., *A. kurmarpurensis* (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst, *Australoxylon teixeirae* Marguerier, una nueva especie, *A. acevedoae* Crisafulli y Herbst sp. nov., *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh, *Polysolenoxylon bageense* Guerra y una madera afín a las Taxales, *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti. El análisis anatómico de los leños estudiados refleja características típicamente araucarioideas y el diámetro de las punteaduras, de tipo primitivo, como los encontrados en el Pérmico. Todas las especies tienen anillos de crecimiento bien marcados, sugiriendo periodos climáticos favorables en temperatura y humedad para el periodo de deposición.

Palabras clave: anatomía, maderas, Gimnospermas, Pérmico, Uruguay.

ABSTRACT

GYMNOSPERMOUS WOODS FROM TRES ISLAS FORMATION (LOWER PERMIAN) URUGUAY. Woods of Palaeozoic pycnoxylic gymnosperms from the Tres Islas Formation, Lower Permian of Uruguay, are analyzed for the first time and correlated with those preserved in other Gondwana land masses between the end of Paleozoic and Mesozoic. The following taxa are identified and discussed: *Agathoxylon allanii* (Kräusel) Crisafulli and Herbst nov. comb.; *A. kurmarpurensis* (Bajpai and Singh) Crisafulli and Herbst; *Australoxylon teixeirae* Marguerier; *A. acevedoae* Crisafulli and Herbst nov. sp.; *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant and Singh; *Polysolenoxylon bageense* Guerra and *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel and Dolianiti. The fossil wood shows a typical radial wall pitting of araucarioid-type what is in agree with the Permian age inferred to the Tres Islas Formation. The growth ring analysis allows to the inference of a wet favorable climate during the time of deposition.

Key words: wood anatomy, gymnosperms, Permian, Uruguay.

INTRODUCCIÓN

En Uruguay los sedimentos neopaleozoicos gondwánicos de la Cuenca de Paraná, afloran en los departamentos de Cerro Largo, Tacuarembó y Rivera (Figura 1), con la secuencia de las formaciones Tres Islas, Melo y Yaguarí (Ferrando y Andreis, 1990).

La Formación Tres Islas fue definida por Ferrando y Andreis (1990), siendo correlacionable con la Formación Rio Bonito del sur de Brasil (Walther, 1919; Caorsi y Goni, 1958; Rösler, 1976, 1978). Está sobrepuesta en paraconcordancia y

con pasaje gradacional a la Formación San Gregorio o sobre el Basamento Cristalino (Figura 2) mediante discordancia erosiva (Tres Islas, sierra de Ríos). De acuerdo con Ferrando y Montaña (1987), se desarrolla en el este y noreste del departamento de Cerro Largo, tanto en superficie como en el subsuelo, y está compuesta por psamitas finas hasta muy gruesas, a veces algo sabulíticas, con porcentajes variables de pelitas y psefitas.

Las tonalidades grises claras a oscuras son dominantes en las pelitas, mientras que en las areniscas son comunes los colores castaños, amarillos, púrpuras o grises

muy claros (Andreis *et al.*, 1996a). En la región comprendida entre Fraile Muerto y Melo, tanto en afloramientos como en el subsuelo, el carácter granocreciente dominante de las secuencias, permite su interpretación como un sistema deltaico controlado por la acción de un sistema fluvial entrelazado distal (Ferrando y Andreis, 1986). Hacia el tope de la unidad, la aparición de ciclos granodecrecientes y el aumento en la participación de pelitas, sugiere una progresiva modificación hacia un sistema fluvial meandriforme. La orientación de las paleocorrientes hacia el SW (y raras al NW-W) indicarían que

la sedimentación estuvo regulada por la dispersión de las corrientes fluviales con escasa interferencia de corrientes litorales o mareales (Andreis *et al.*, 1996a).

Los palinomorfos hallados en sedimentos carbonosos de esta formación indicarían una edad Sakmariana (Beri, 1983, 1987, 1988, 1991, 2003). La Formación Tres Islas se interdigita con la base de la Formación Melo, que está asignada al intervalo Sakamariano-Artinskiano (Andreis *et al.*, 1996b).

Las maderas silicificadas descritas en la presente contribución fueron colectadas por Herbst y Ferrando, en 1982, a la vera del camino entre Melo y Fraile Muerto.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los ejemplares son todos fragmentos silicificados, decorticados. Para su estudio se ha aplicado la metodología tradicional, por medio de cortes petrográficos, montados y pulidos en los tres planos: transversal (Tr), longitudinal radial (Lr) y longitudinal tangencial (Lg). Las observaciones y fotografías se hicieron con microscopio Leitz (Ortholux-Orthomax) y lupa estereoscópica Leitz. Las medidas de los distintos elementos anatómicos se obtuvieron con un mínimo de 15 mediciones; en todos los casos se cita primero la media y entre paréntesis los valores mínimos y máximos.

La terminología utilizada es de la lista de caracteres microscópicos para la identificación de maderas blandas de la I. A.W.A. (2004). Los elementos anatómicos se midieron con los valores biométricos establecidos por García Esteban *et al.* (2002) y García Esteban *et al.* (2003). Los materiales se encuentran depositados en la Colección Paleobotánica-Corrientes (CTES-PB) y preparados micropaleontológicos-Corrientes (CTES-PMP) de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Division Tracheophyta Steward y Rothwell, 1993

Clase Coniferopsida Gifford y Foster, 1989

Orden Coniferales A. Hartig, 1848

Familia Araucariaceae Henkel y Hochstetter, 1865

Género *Agathoxylon* Hartig, 1848

Especie tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig, 1848

Agathoxylon allanii (Kräusel)

Gnaedinger y Herbst, 2009 nov. comb. (Figuras 3A-C)

1962 *Dadoxylon allanii* Kräusel, *Scientific Reports Geology*, 9:133-140, lám. 27, fig. 5

1972 *Araucarioxylon allanii* (Kräusel) Maheshwari *Palaeontographica*, 138:23-24, lám. 3, fig 1-3, lám. 4, figs. 1-5, text. fig. 9

2000 *Araucarioxylon allanii* (Kräusel) Maheshwari en Crisafulli *et al.*, *Ameghiniana*, 37:181-191, 3D-F, 6

2006 *Australoxylon allanii* (Kräusel) Merlotti y Kurzawe nov. comb., Merlotti y Kurzawe, *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(1):77

Descripción. Porción de leño silicificado de 13 cm de largo por 12 cm de ancho que sólo ha conservado el leño secundario picnoxílico. Las traqueidas del xilema secundario muestran un contorno cuadrangular a rectangular en sección transversal. Miden 63 μm promedio de diámetro radial (70-30 μm) y 58 μm de diámetro tangencial (60-22 μm) (Figura 3A) Los anillos de crecimiento son marcados. Los anillos de crecimiento

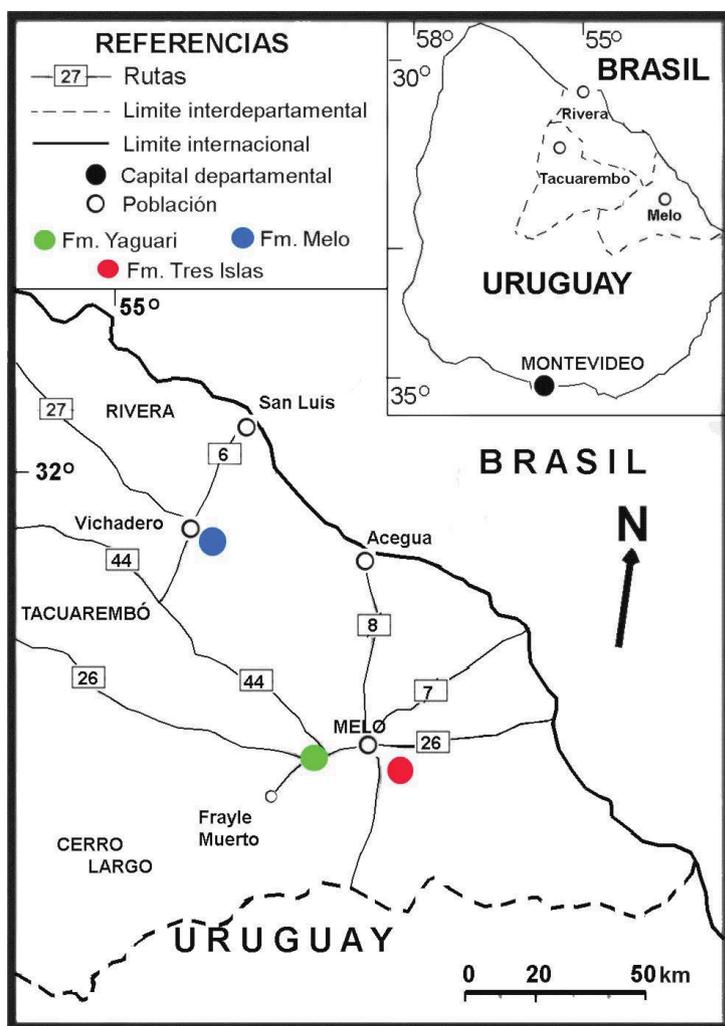


Figura 1. Mapa de ubicación de las formaciones pérmicas en Uruguay.
Figure 1. Location map of the Permian lithostratigraphic units in Uruguay.

miden 3 mm a 8 mm aproximadamente. La sensibilidad media es de 0,23, lo que permite clasificarlo como un leño complaciente, lo que implica baja estacionalidad climática registrada. El leño temprano presenta “shearing zones” (*sensu* Erasmus, 1976). En corte transversal los radios leñosos están separados entre sí por un promedio de 4 traqueidas (6-2). En las paredes radiales de las traqueidas se observan punteaduras araucarioideas uniseriadas y biseriadas, contiguas, algunas espaciadas, circulares o subcirculares. El poro de la punteadura es céntrico y circular, a veces oval (Figura 3B) Los campos de cruzamiento poseen en promedio, una punteadura areolada ocupando casi todo el campo. Otros tienen 2 a 4 punteaduras. El sistema

radial es homogéneo. Los radios son homocelulares uniseriados y bajos. Tienen una altura promedio de 9 (12-3) capas de células. En corte longitudinal tangencial, las células centrales de los radios son rectangulares y elípticas las de los extremos (Figura 3C).

Material estudiado. CTES- PB 8828, CTES- PMP 2626, 2627, 2628.

Discusión. Los ejemplares estudiados no preservan médula ni xilema primario; sin embargo caracteres como la forma y disposición de las punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas, el tipo de campo de cruzamiento y la conformación de los radios leñosos en lo que se refiere a la altura, seriación y forma de sus células son rasgos que justifican la asignación a *Agathoxylon allanii*

(Kräusel) Gnaedinger y Herbst. Los especímenes de *Araucarioxylon allanii* de la Formación Carapacha (Crisafulli *et al.*, 2000), los citados por Maheshwari (1972) de la Formación Mount Glossopteris de Antártida, como los presentes, no muestran los “roundish strands” (haces redondeados) reportadas en el holotipo de Kräusel (1962, p. 138, lám. 27, fig. 5).

Sin embargo, todos los restantes caracteres son coincidentes con la diagnosis original. Los campos de cruzamiento en el xilema secundario de los ejemplares estudiados son comparables con los de *Megaporoxylon kaokense* Kräusel 1956 y *Megaporoxylon krauselii* Maheshwari 1966 pero éste es un género con médula y xilema primario preservado, caracteres que no se han conservado en los leños aquí analizados.

Agathoxylon kurmarpurensis (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst, 2008 (Figuras 3D-E)

1986 *Araucarioxylon kurmarpurensis* Bajpai y Singh, *Palaeobotanist*, 35:53-56, lám. 1, figs. 1-5, text. fig. 1A-E

1997 *Araucarioxylon kurmarpurensis* Bajpai y Singh, en Roberts *et al.*, *Journal Geology*, 100:157-168, lám. 6A-D

2008 *Agathoxylon kurmarpurensis* (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst, *Ameghiniana*, 45:743-744, figs. 6. 4-5, 7. 1-2.

Descripción. Porción silicificada de leño secundario picnoxílico con anillos de crecimiento marcados. Tiene 14 cm de longitud, 8 cm de diámetro mayor y 5 cm de diámetro menor. Las traqueidas del xilema secundario tienen contorno cuadrangular a rectangular en sección transversal. Sus medidas promedio son 67 x 45 µm de diámetro radial y tangencial respectivamente. Un promedio de 5 traqueidas separan los radios entre sí (Figura 3D). Sobre las paredes radiales de las traqueidas hay punteaduras circulares uniseriadas, contiguas y espaciadas y uniseriadas parcialmente biseriadas, contiguas. Las punteaduras se disponen en forma opuestas. Los campos de cruzamiento tienen punteaduras areoladas, circulares a ovoidales, en número de 4 a 6 (5-7), dispuestas sin orden particular Las

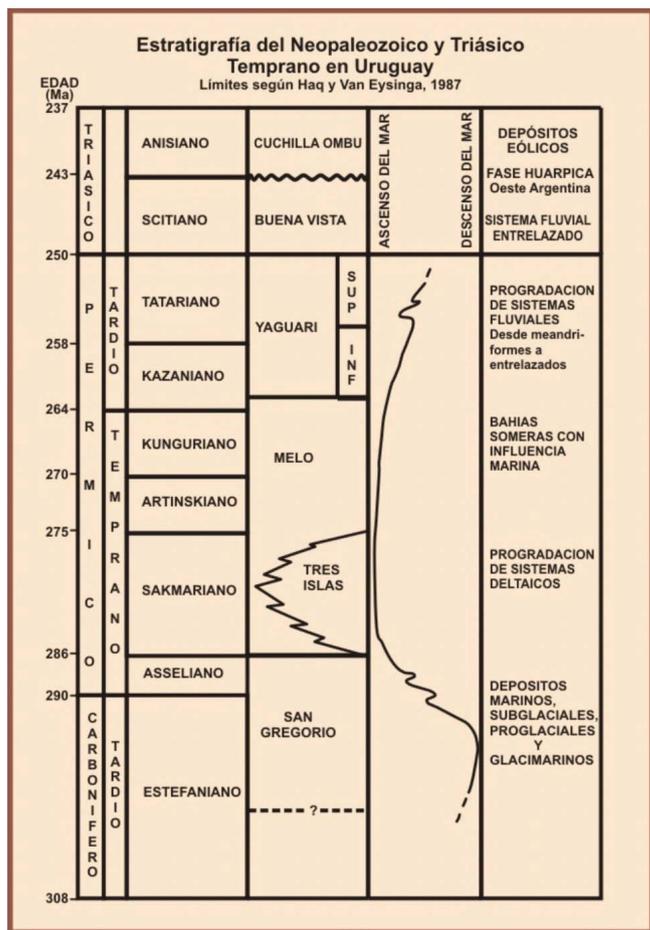


Figura 2. Ubicación estratigráfica de la Formación Tres Islas y su relación con otras unidades del Neopaleozoico y Triásico.
Figure 2. Stratigraphic relationship of Tres Islas Formation in the Late Paleozoic and Triassic successions.

punteaduras de estos campos miden 7,5 μm . El sistema radial es homogéneo. Los radios son homocelulares, uniseriados y bajos. En sección longitudinal tangencial, las células radiales son preferentemente circulares a ovoidales. El rango de altura es de 3-9 células, siendo el valor promedio 7 células. Se observan placas de resina en esta sección.

Material estudiado. CTES-PB 8827, CTES-PMP 2623, 2624, 2625.

Discusión. La disposición de punteaduras que muestra este ejemplar permite asimilarlo a *Agathoxylon kurmarpurensis* (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst (2008), de la Formación Raniganj (Pérmico Superior) de Bengala Occidental, India. La especie también fue encontrada en la localidad Springfontein, en East London, Sud Africa (Roberts *et al.*, 1997) y en la Formación Solca (Crisafulli y Herbst, 2008), todas del Pérmico. *Agathoxylon loharense* (Agashe y Gowda) Crisafulli y Herbst (2008) y *A. ningabense* (Maheshwari) Crisafulli y Herbst, (2008) son las especies más afines, sin embargo *A. kurmarpurensis* presenta punteaduras uniseriadas parcialmente biseriadas, mayor número de punteaduras en los campos de cruzamiento y no tiene punteaduras tangenciales como *A. loharense*, ni punteaduras mixtas que son observables en *A. ningabense* lo que las diferencia adecuadamente.

Género *Australoxylon* Marguerier, 1973

Especie tipo. *Australoxylon teixeirae* Marguerier, 1973

Australoxylon teixeirae Marguerier
(Figuras 3F, 4A-D)

1973 *Australoxylon teixeirae* Marguerier, *Palaeontologia africana*, **16**:37-58, 7 figs., 6 pl. 2, tab. 1

1986 *Australoxylon teixeirae* Marguerier en Bajpai y Maheshwari, *The Palaeobotanist*, **35**(1):39-47, 4-fig., pl. 2

1987 *Australoxylon teixeirae* Marguerier en Pant Singh, *Palaeontographica*, **203B**:19

1999 *Australoxylon teixeirae* Marguerier en Bamford, *Palaeontologia africana*, **35**:25-40, figs. 13-16

2002 *Australoxylon teixeirae* Marguerier en Crisafulli, *Revista Museo Argentino Ciencias*

Naturales, n.s. 4:45-54 fig. 2A-D fig. 3A

2000 *Australoxylon teixeirae* Marguerier en Crisafulli, *Ameghiniana*, **37**(4), Suplemento: 48R.

2006 *Australoxylon teixeirae* Marguerier 1973 en Merlotti y Kurzawe, *Revista Brasileira de Paleontologia*, **9**(1):77

Comentario. Merece un breve comentario el epíteto específico "*teixeirae*", que fue utilizado por Bouraeu (1949, 1951a, b) para *Dadoxylon (Araucarioxylon)*, una especie del Jurásico de Portugal. Posteriormente este autor combinó la

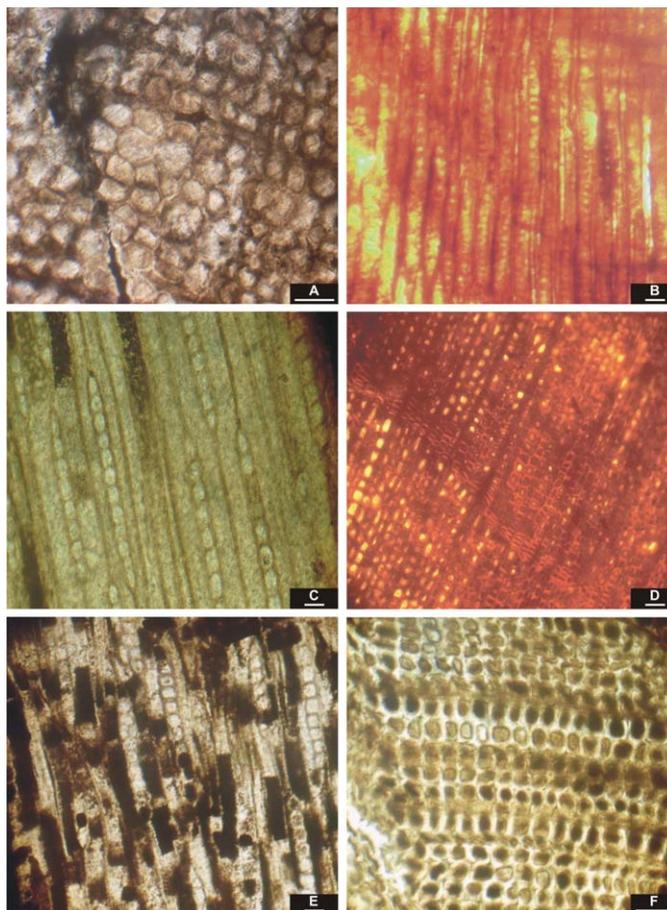


Figura 3. A-C. *Agathoxylon allanii* (Kräusel) Gnaedinger y Herbst: sección transversal del leño secundario mostrando las traqueidas y un radio (CTES-PMP 2626, A); sección longitudinal radial mostrando punteaduras uniseriadas sobre las paredes de las traqueidas (CTES-PMP 2627, B); sección longitudinal tangencial mostrando los radios uniseriados (CTES-PMP 2628, C). D. *Agathoxylon kurmarpurensis* (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst, sección transversal del leño secundario mostrando un anillo de crecimiento (CTES-PMP 2623). E. *A. kurmarpurensis*, sección longitudinal tangencial mostrando los radios uniseriados y las placas de resina (CTES-PMP 2625). F. *Australoxylon teixeirae* Marguerier sección transversal del leño secundario mostrando las traqueidas y el inicio de una *shearing-zone* (CTES-PMP 2890). Escalas = 70 μm (B, C, E y F); 100 μm (A); 140 μm (D).

Figure 3. A-C. *Agathoxylon allanii* (Kräusel) Gnaedinger y Herbst: transverse section showing tracheids and a ray (A); longitudinal radial section showing uniseriate pits on the tracheidal walls (B); longitudinal tangential section showing uniseriate rays (C). D. *Agathoxylon kurmarpurensis* (Bajpai y Singh) Crisafulli y Herbst, transverse section showing growth ring. E. *A. kurmarpurensis*, longitudinal tangential section showing uniseriate rays and resin plates. F. *Australoxylon teixeirae* Marguerier, transverse section of secondary wood showing tracheids and the start of a shearing zones. Scale bars = 70 μm (B, C, E and F); 100 μm (A); 140 μm (D).

especie *Protopodocarpoxyylon teixeirae* (Boureau, 1957). De cualquier manera, un breve análisis de este taxón y la especie tipo de *Australoxyylon* Marguerier, del Pérmico de Sud África, muestra que son bastante diferentes. En cuanto al morfogénero *Australoxyylon*, Giraud (1991) le anexa varias especies provenientes de géneros tan diferentes como *Zaleskioxyylon*, *Araucarioxyylon*, *Dadoxylon* y géneros con médulas solenoides como *Barakaroxylon*, *Kaokoxylon*, *Solenopitys* y *Polysolenoxylon*. Aún modifica el *status* sistemático de las especies por ella “combinadas”. Este criterio no es compartido ya que *Australoxyylon* tiene caracteres diagnósticos claramente definidos. Comparte sí, con esos taxones, rasgos comunes a las maderas pérmicas de Gondwana *sensu* Marguerier (1973), definidas como Grupo I y Grupo II. La extensión estratigráfica (biocrón) de *Australoxyylon* es restringida. Aparece en el Pérmico Medio (Formación Ecça, Sud África y en las formaciones Abrahamskraal y Teekloft, Mozambique) y se diversifica en el Pérmico Superior. Pero no se ha encontrado en estratos más jóvenes. Se le conocen 13 especies distribuidas en todos los subcontinentes del Gondwana durante el Pérmico. En razón de su repartición vertical limitada y de su particular estructura anatómica, es uno de los fósiles más representativos de la flora gondwánica (quizás un fósil guía). Para su ubicación sistemática Marguerier (1973) relaciona este taxón con las “Cordaitophyta”. Sin embargo al no presentar médula diafragmada y rasgos anatómicos del leño secundario (forma de la sección, dimensiones y punteaduras de las traqueidas) característicos del orden Cordaitales, que fueran señalados por Scott y Maslen (1910), Emberger (1968) y Taylor y Taylor (1993), entre otros, Crisafulli y Herbst (2008) consideraron más prudente por el momento mantener este género dentro del orden Coniferales.

Descripción. Fragmento de leño secundario, picnoxílico con anillos de crecimiento marcados. Las traqueidas del xilema secundario son cuadrangulares a ovoidales en sección transversal. Miden en promedio 35 x 46 µm de diámetro

radial y tangencial respectivamente. Un promedio de 3 (2-4) traqueidas separan los radios entre sí. Figura 3F) En sección longitudinal radial las punteaduras traqueidales son uni-, bi- y triseriadas, y en grupos; se disponen en forma alterna o subopuesta; algunas son circulares y otras hexagonales. Los campos de cruzamiento tienen punteaduras simples en número de 2 a 4 (Figuras 4A-C) El sistema radial es homogéneo, los radios son unicelulares y bajos en sección transversal; hay algunos radios uniseriados y unos pocos parcialmente biseriados. La altura promedio es de 3 células, variando de 2 a 8 (Figura 4D).

Material estudiado. CTES-PB: 12990, CTES- PMP: 2890-2891-2892.

Discusión. Este taxón se caracteriza por el tipo de campos de cruzamiento simples y areolados y la variedad de punteaduras que presentan las paredes radiales de las traqueidas; estos caracteres justifican plenamente su asignación específica como *Australoxyylon teixeirae*. La especie ha sido citada para los siguientes sedimentos pérmicos: Formación Ecça (Marguerier, 1973), Formaciones Abrahamskraal y Teekloof (Grupo Beaufort Medio y Superior, Mozambique-Africa (Bamford, 1999), Formación Raniganj, India (Pant y Singh, 1987), Formación Yaguari, Uruguay (Crisafulli, 2002) y Formación Tacuary, Paraguay (Crisafulli, 2000).

Australoxyylon acevedoae Crisafulli
y Herbst nov. sp.
(Figuras 4E-F, 5A-C y 9)

Diagnosis. *Pycnoxylic secondary wood with marked growth rings. Medullary rays in cross section placed at intervals of 3-7 tracheids; rays homogeneous, uniseriate, 2-11 cells deep. Radial tracheidal wall pitting 1-3 seriate, uniseriate partially biseriate; mixed circular bordered pits, opposite or subopposite, separate or contiguous; pits arranged in groups of 4, 5; cross-field pits 1-6, mostly 4, bordered, circular in shape.*

Diagnosis. Leño secundario picnoxílico con anillos de crecimiento marcados. Radios leñosos separados por un intervalo

de 3-7 traqueidas en sección transversal; radios homogéneos, uniseriados de 2-11 células de alto. Paredes radiales de las traqueidas punteadas. Punteaduras uniseriadas a triseriadas, uniseriadas parcialmente biseriadas, punteaduras mixtas, circulares, areoladas opuestas o subopuestas, separadas o contiguas, punteaduras dispuestas en grupos de 4 o 5; campos de cruzamiento con 1-6 punteaduras, la mayoría de 4, areoladas, de forma circular.

Holotipo. CTES- PB 8826, CTES-PMP 2620. 2621, 2622.

Localidad. Sitios sobre la vera del camino entre Melo y Fraile Muerto, sobre la ruta 7, Depto. de Cerro Largo, Uruguay.

Horizonte y edad. Formación Tres Islas, Pérmico Inferior.

Derivatio nominis. La especie está dedicada a la técnica de laboratorio Srta. Eva Acevedo (CECOAL-CONICET, Corrientes) en reconocimiento a su esmerado labor en la preparación de maderas petrificadas.

Descripción. Fragmento de leño secundario silicificado, de color castaño oscuro. El xilema secundario es picnoxílico. En corte transversal las traqueidas tienen contorno cuadrangular a ovoidal. Miden en promedio 37 µm de diámetro tangencial (25-40 µm) y 28 µm de diámetro radial (24-35 µm). Un promedio de 3-7 traqueidas separan los radios entre sí. Los anillos de crecimiento son marcados. La transición del leño temprano al tardío es gradual. El ancho del leño temprano es de 30-45 capas de células, mientras que el del leño tardío es de 3-7 capas de células. Las traqueidas, en sección longitudinal radial, muestran en sus paredes variedad en el tipo y disposición de las punteaduras areoladas circulares, a saber: uniseriadas espaciadas (con tendencia abietinoide) y contiguas, uniseriadas parcialmente biseriadas, punteaduras mixtas, punteaduras biseriadas contiguas o espaciadas, opuestas o subopuestas, punteaduras en grupos de 4 o 5, un tipo especial de punteaduras triseriadas en dos hileras (6) y de disposición opuestas entre sí. Algunas tienen la apertura de la aréola

elíptica. Los campos de cruzamiento tienen punteaduras areoladas de forma circular, en número de 1-6 punteaduras, la mayoría de 4, dispuestas en 2 series. El

sistema radial es homogéneo. Los radios leñosos son homocelulares, uniseriados y bajos. La altura promedio es de 2 a 11 células. Las células centrales son

rectangulares a elipsoidales las de los extremos.

Discusión. Las 12 especies de *Australoxylon* están adecuadamente caracterizadas. Ninguna de éstas tiene el mismo arreglo de las punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas aquí descrito. La nueva especie tiene las punteaduras triseriadas opuestas, punteaduras dispuestas en dos hileras y mixtas. No tiene punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas, que tienen la mayoría de las demás especies. Por esta combinación de caracteres se propone la nueva especie.

Género *Chapmanoxylon* Pant y Singh, 1987

Especie tipo. *Chapmanoxylon raniganjensis* Pant y Singh, 1987

Comentario. Este género tiene médula homogénea, parenquimática, compacta, no tabicada. Estos caracteres permiten compararlo con *Bageopitys* Dohms (1976), *Abietopitys* Kräusel (Kräusel y Range, 1928) y *Phyllocladopitys* Kräusel (Kräusel y Range, 1928), con *Arauspiropitys* Pant y Singh (1987), *Chapmanoxylon* Pant y Singh (1987) y con *Gingkeophytoxylon* Tidwell y Munzing (1995). Este tipo de médula no es muy común entre las maderas gondwánicas pérmicas, ya que la mayoría posee médulas heterogéneas, con canales y células secretoras y esclerenquimáticas. De *Bageopitys* se diferencia principalmente por el tipo de radios leñosos que no son articulados y por la ausencia de punteaduras tangenciales en las paredes traqueidales; rasgos que presentan sus dos especies, *B. articulata* Dohms (1976) y *B. herbstii* Crisafulli (2001). De *Abietopitys* se distingue por el xilema primario, que es mesarco, el tipo de punteaduras en las paredes radiales menos abietinoides y los radios leñosos. De *Arauspiropitys* se diferencia porque éste tiene xilema secundario con engrosamientos helicoidales y barras de Sanio en las paredes de las traqueidas. Finalmente *Gingkeophytoxylon* es diferente por poseer radios uniseriados y biseriados. El parénquima axial y el xilema secundario es característico de las Ginkgophyta,

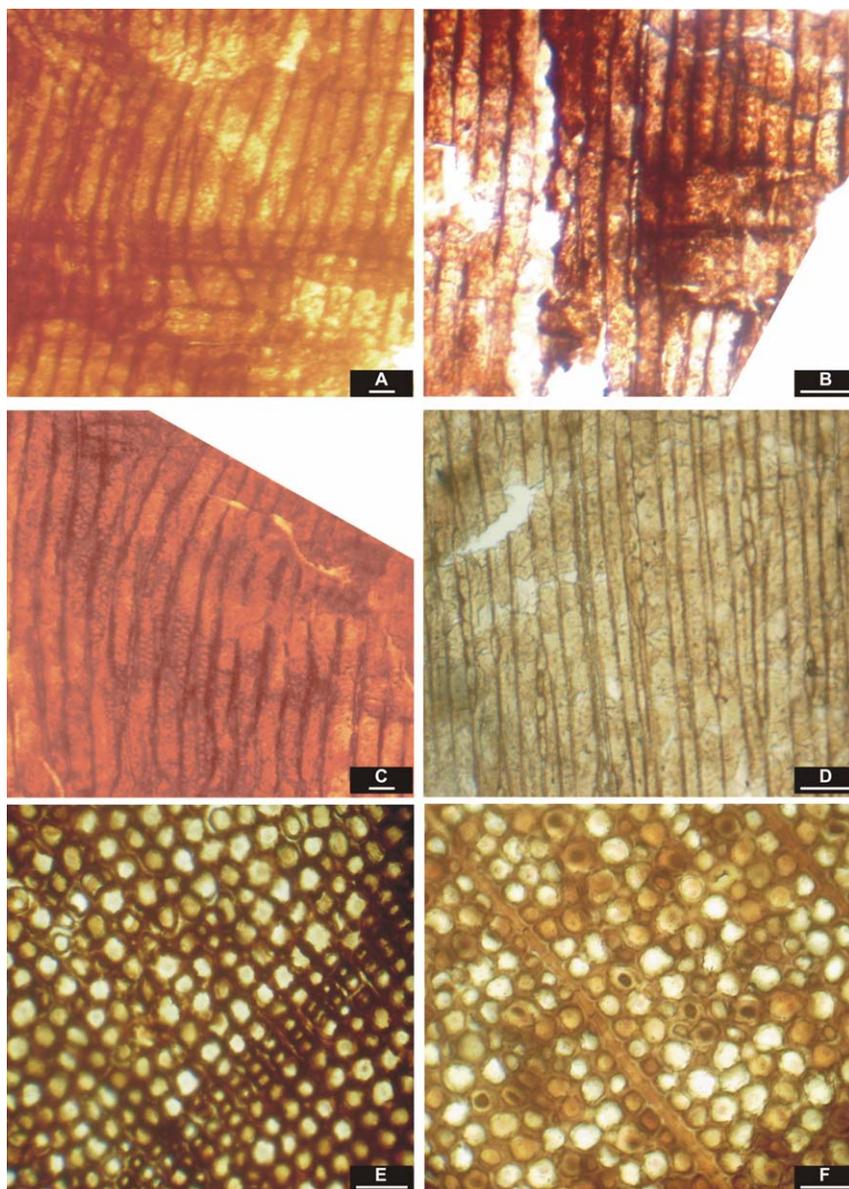


Figura 4. A-D. *Australoxylon teixeirae* Marguerier (CTES. PMP 2584): sección longitudinal radial con el detalle de las punteaduras en las paredes de las traqueidas y campos de cruzamiento (A-C); D. Sección longitudinal tangencial mostrando la frecuencia y distribución de los radios leñosos (CTES. PMP2585). E-F. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp. (CTES- PMP 2620): fragmento de un anillo de crecimiento marcado (E) y sección transversal del leño secundario mostrando las traqueidas y los radios (F). Escalas = 35 μ m (A y C); 70 μ m (B y D); 80 μ m (E).

Figure 4. A-D. *Australoxylon teixeirae* Marguerier: longitudinal radial section and detail of pits on the radial tracheidal walls and the cross field (A-C); D. Longitudinal tangential section showing the distribution and frequency of rays. E-F. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp.: growth ring detail (E) and transverse section of secondary wood showing tracheids and rays (F). Scale bars = 35 μ m (A and C); 70 μ m (B and D); 80 μ m (E).

presentando variabilidad en el tamaño de las traqueidas e irregular apariencia en sección transversal (Greguss, 1961, 1967). Por sus características *Chapmanoxylon* resulta ser el género más próximo al presente material. Este taxón fue creado para reunir los leños con médula homogénea asignados a "*Dadoxylon*" que, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica de 1978, se considera inválido (Pant y Singh, 1987).

Chapmanoxylon jamuriense
(Maheshwari) Pant y Singh, 1987
(Figuras 5D-G, 6A-D)

1966 *Dadoxylon jamuriense* Maheshwari, *The Palaeobotanist*, 13:148-152, lám.1, figs. 1-5, lám. 2, fig. 6

1972 *Damudoxylon jamuriense* (Maheshwari) Maheshwari, *Palaeontographica*, 138:11

1987 *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh, *Palaeontographica*, 203:4-21

2008 *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh, en Crisafulli y Herbst, *Ameghiniana*, 45:739-740, figs. 3. 1-4, 4. 1-2.

Descripción. Fragmento de leño silicificado, decortinado de 15 cm de longitud, 8 cm de diámetro mayor y 5 cm de diámetro menor; con peculiar colorido externo, producto de la fosilización (Figura 5D). Preserva la médula, el xilema primario cuneiforme y el xilema secundario con anillos de crecimiento marcados. La médula tiene contorno circular, de 2,5 cm de diámetro, es homogénea, compacta, no tabicada. Está compuesta de células parenquimáticas de contorno redondeado en corte transversal; su diámetro medio tangencial y radial respectivamente es de 40 μm x 67 μm (35 x 50 μm ; 45 x 80 μm); en sección longitudinal radial son de contorno rectangular (Figuras 5E-F y 6B). El xilema primario forma proyecciones cuneiformes (Figura 5E). El protoxilema es endarco. Las traqueidas del xilema primario muestran engrosamientos espiralados en sección longitudinal radial (Figuras 6A-C). El xilema secundario es picnoxílico, con anillos de crecimiento marcados. En sección transversal las traqueidas son de contorno rectangular;

su diámetro promedio radial y tangencial respectivamente es de 37 x 20 μm (42 x 30 μm ; 38 x 17 μm). Un promedio de

4 traqueidas (6-8) separan los radios entre sí (Figura 5G). En las paredes radiales de las traqueidas del xilema

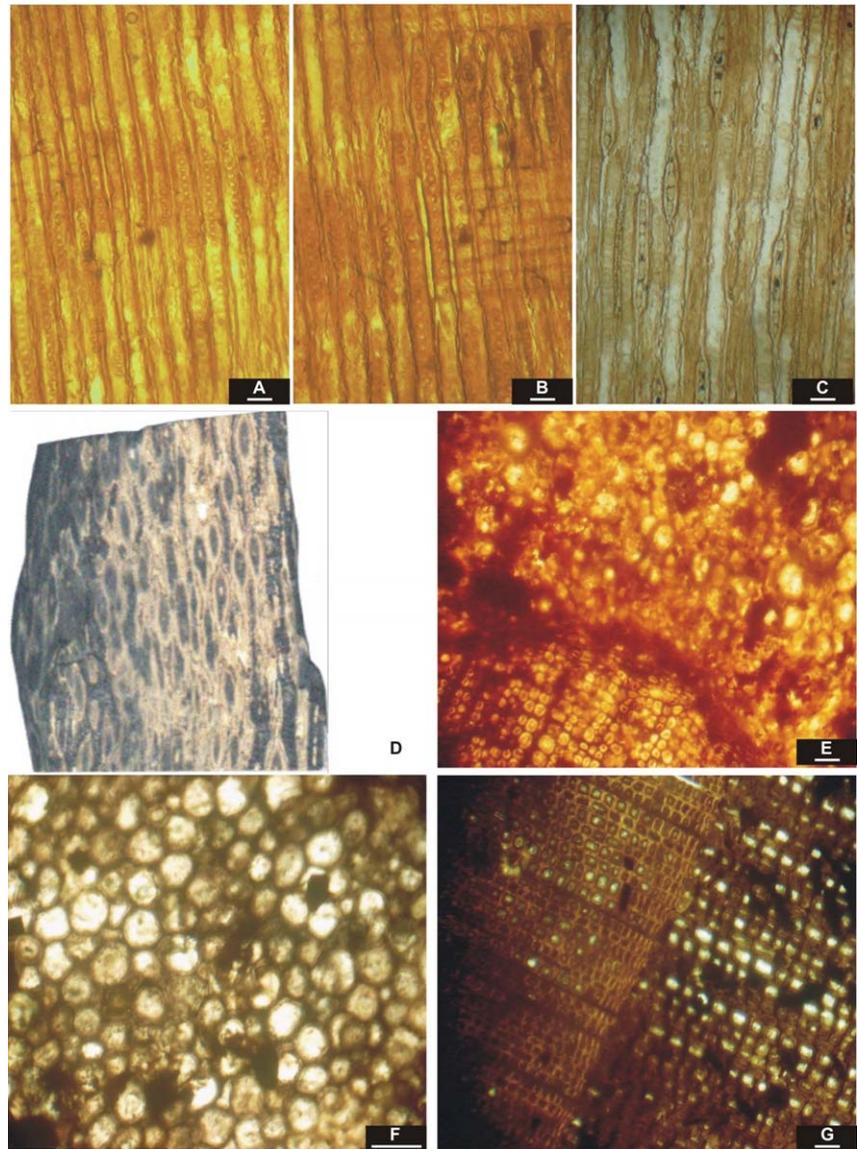


Figura 5. A-C. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp., sección longitudinal radial: detalle de las punteaduras en las paredes de las traqueidas (CTES - PMP2621, A-B); radios leñosos uniseriados (CTES - PMP 2622, C). D-G. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh (CTES - PB 8825): aspecto general del leño (0,5x, D) y sección transversal (CTES PMP 2617) mostrando fragmento de la médula parenquimática, una cuña de xilema primario y una porción de xilema secundario (E), células parenquimáticas de la médula (F) y xilema secundario con anillo de crecimiento marcado (G). Escalas = 37 μm (A-C y G); 67 μm (D-F).

Figure 5. A-C. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp., longitudinal radial section: detail of pits on the tracheidal walls (A-B); uniseriate rays (C). D-G. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh (CTES - PB 8825): general aspect of the stem of (0,5x, D) and transverse section showing fragment of parenchymatic pith with the wedge shaped projection of primary xylem and a portion of secondary wood (E), parenchymatic cells of the pith (F), and secondary xylem with growth ring marked (G). Scale bars = 37 μm (A-C y G); 67 μm (D-F).

secundario se reconocen punteaduras uniseriadas y biseriadas, circulares, contiguas y espaciadas. Las punteaduras biseriadas se disponen en forma alterna a subpuesta (Figura 6C). Los campos de cruzamiento tienen forma cuadrangular, con punteaduras circulares, areoladas, con la apertura de la aréola circular. La mayoría de los campos tienen 1

punteadura (2-3) central que mide 5 μm de diámetro transversal. En sección longitudinal tangencial el sistema radial es homogéneo. Los radios son homocelulares uniseriados y bajos. La altura promedio es de 5 células (3-7). Las células vistas en esta sección, son de contorno ovalado y triangular-elipsoidal las de los extremos (Figura 6D).

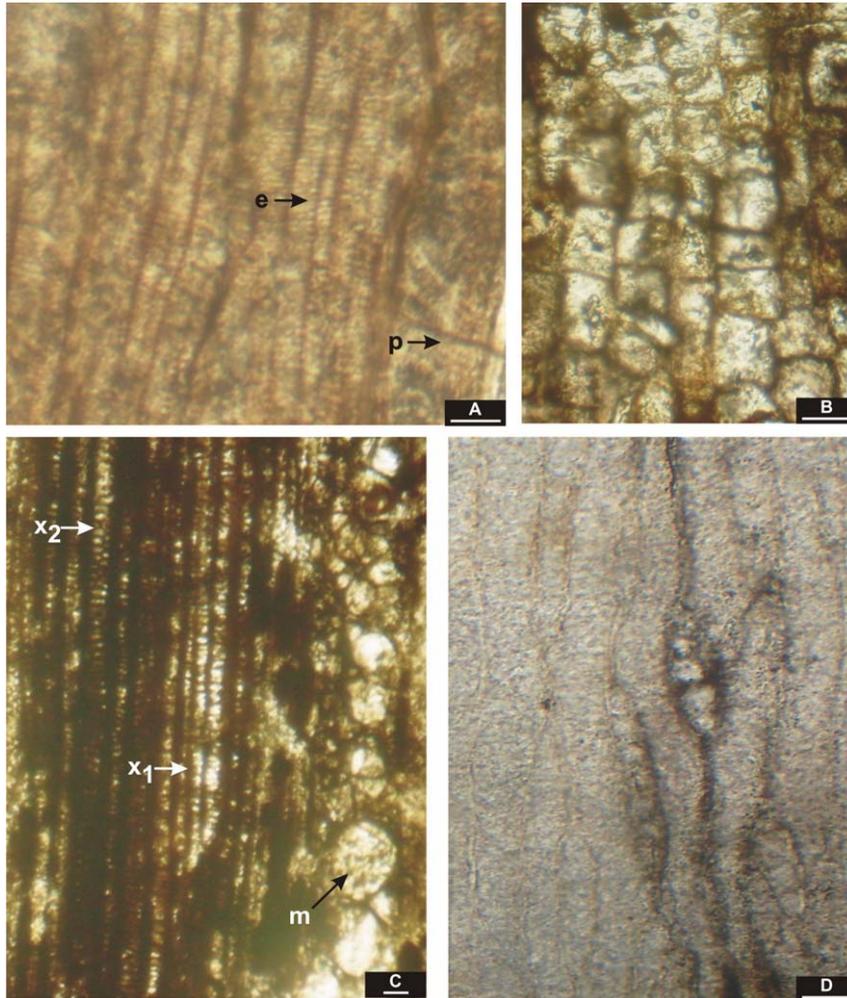


Figura 6. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh (A-C, CTES- PMP 2618). A, sección longitudinal radial mostrando las células parenquimáticas de la médula (p) y los engrosamientos de las traqueidas del xilema primario (e); B, células parenquimáticas de la médula; C, detalle de las células parenquimáticas en la médula (m), las traqueidas del xilema primario (x1) y las traqueidas con punteaduras en el xilema secundario (x2); D, sección longitudinal tangencial del xilema secundario mostrando los radios leñosos uniseriados y bajos (CTES- PMP 2619). Escalas = 30 μm (B); 60 μm (C y D); 130 μm (A).

Figure 6. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant y Singh. A, longitudinal tangential section showing parenchymatic cells (p) and thickenings on the tracheidal walls of primary xylem (e); B, parenchymatic cells of the pith; C, detail of pith parenchymatic cells (m), tracheids of primary xylem (x1) and tracheids with pits of secondary xylem (x2); D, longitudinal tangential section of secondary wood showing uniseriate, low rays. Scale bars = 30 μm (B); 60 μm (C y D); 130 μm (A).

Material estudiado. CTES- PB 8825, CTES- PMP 2617, 2618, 2619.

Discusión. Por los caracteres descriptos este ejemplar puede ser determinado como *Chapmanoxylon jamuriense* Pant y Singh (1987), citado en la Formación Raniganj (India) y en la Formación Solca de Argentina (Crisafulli y Herbst, 2008), ambas del Pérmico. La única diferencia con el holotipo es que el material aquí estudiado presenta radios leñosos más bajos. En el ejemplar de India alcanzan a tener hasta 45 células de altura, aunque su promedio es igual al del ejemplar de la Formación Solca y al aquí estudiado.

Género *Polysolenoxylon* Kräusel y Dolianiti, 1958

Especie tipo. *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti, 1958

Polysolenoxylon bageense Guerra, 1975
(Figuras 7A-E)

1975 *Polysolenoxylon bageense* Guerra, *Actas 1º Congreso Argentino Paleontología y Bioestratigrafía*, I: 372, Est. 1 figs. 5-8; Est. 3 figs. 1-4, 6-7; Est. 4

Descripción. Leño silicificado, decorticado, con preservación de la médula, xilema primario, xilema secundario, y anillos de crecimiento marcados (Figura 7A). Mide 12 cm de largo x 10 cm de diámetro. La médula es heterogénea, lagunar, con células parenquimáticas, esclerenquimáticas y canales y células secretoras. En sección transversal las lagunas son alargadas y se disponen en toda la médula. Las células parenquimáticas son redondeadas a poligonales; miden 87 x 104 μm en promedio. Las células esclerenquimáticas son poligonales, con las paredes muy lameladas; miden 75 x 90 μm (Figuras 7B-C). Se observan unas pocas células secretoras formando nidos aislados. Los canales secretores se disponen en la periferia de la médula y se han preservado las células de la epidermis del canal; los canales miden 130 x 180 μm en promedio (Figuras

7C-D) El xilema primario es endarco, forma proyecciones cuneiformes hacia la médula (Figura 7D). El xilema secundario es picnoxílico; en sección transversal las traqueidas son cuadrangulares a redondeadas, miden 37 x 59 µm en promedio de diámetro tangencial y radial, respectivamente. Un promedio de 5 traqueidas separan los radios entre sí (Figura 7E). En sección longitudinal radial se observan engrosamientos escalariformes en las traqueidas del metaxilema. En la traqueidas del xilema secundario se observan punteaduras uniseriadas y biseriadas, con disposición opuesta o alterna. Las punteaduras son circulares y hexagonales, con algunas punteaduras mixtas. Los campos de cruzamiento son araucarioides, con un promedio de 4-6 punteaduras. En sección longitudinal tangencial los radios son uniseriados, homocelulares y bajos (4-8 células).

Material estudiado. CTES-PB: 12991, CTES PMP: 2893-2894-2895.

Discusión. La presencia de una médula heterogénea, con canales secretores y células secretoras, esclerenquimáticas y parenquimáticas, es característica de distintos géneros gondwánicos del Pérmico. Ellos son: *Barakaroxylon* (Surange y Maithy) Kulkarni *et al.* (1970), *Solenoxylon* Kräusel (1956), *Solenopitys* Kräusel (1956) y *Polysolenoxylon* Kräusel y Dolianiti (1958). El ejemplar de Tres Islas se diferencia de *Barakaroxylon* por la presencia de lacunas medulares, de *Solenoxylon* y *Solenopitys* por no presentar la médula lobada tipo *Artisia*; por ello puede ser asignado a *Polysolenoxylon*. Este género tiene 5 especies *P. lafoniense* (Halle) Maheshwari (1972), de Islas Malvinas y Antártida, *P. kräuselii* (Surange y Maithy) Maheshwari (1966) de la India, *P. whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti (1958), de Brasil y Uruguay (Crisafulli, 1998), *P. bortoluzzii* Guerra 1975 y *P. bageense* Guerra 1975, de Brasil (Guerra, 1975); todas con una distribución exclusivamente pérmica. El ejemplar de la Formación Tres Islas se acerca a las dos últimas especies de Brasil, pero se diferencia

de *P. bortoluzzii* porque ésta tiene un canal central además de los periféricos. *P. bageense* tiene solamente los canales

periféricos; los demás caracteres también concuerdan totalmente con los de esta especie.

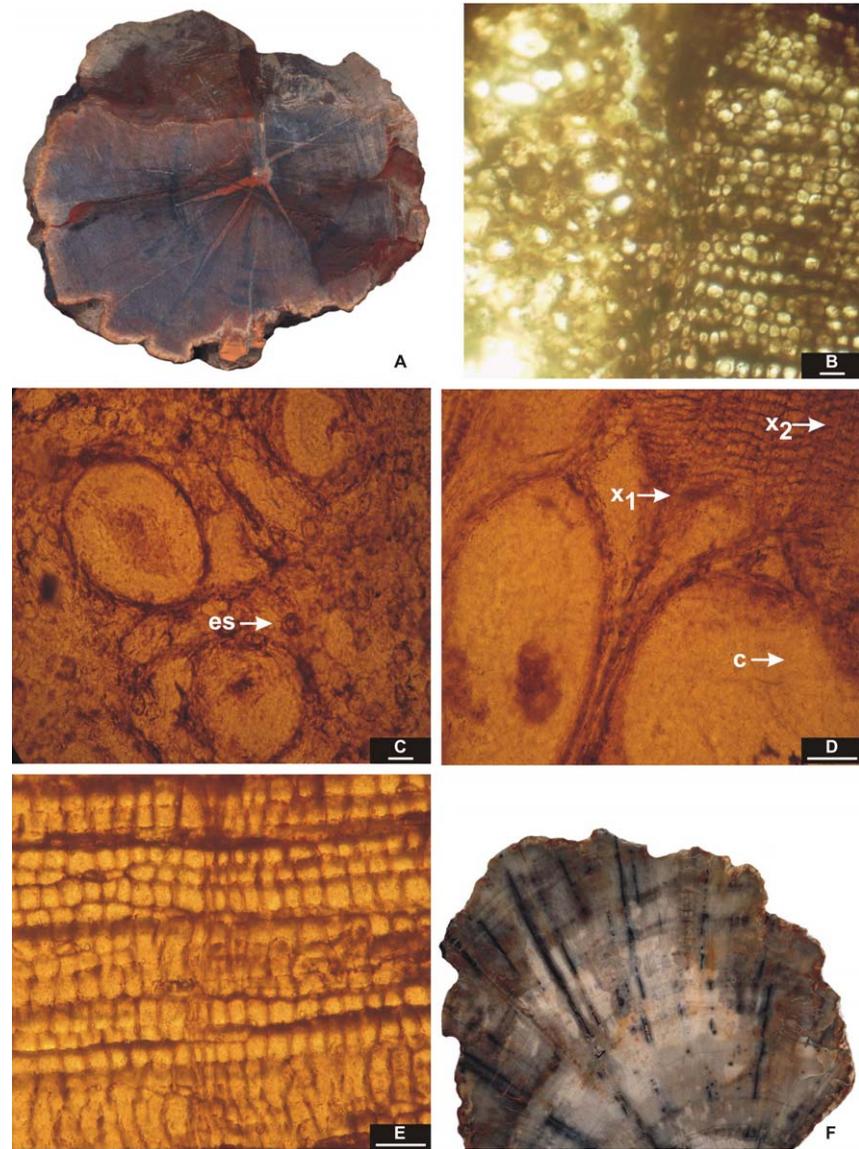


Figura 7. A-E. *Polysolenoxylon bageense* Guerra, sección transversal (CTES-PB: 12991): aspecto general del leno (0,2 x, A); fragmento de la médula y xilema secundario (derecha) (B); sección de la médula mostrando las células esclerenquimáticas (es) y los canales secretores (C); canales secretores en la médula, cuñas de xilema primario (x1) y xilema secundario (x2) (D); detalle de xilema secundario (E). **F.** *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti, aspecto general de una porción del leno secundario en transverse sección (CTES-PB 3165, 0,2x). Escalas = 40 µm (B); 80 µm (C); 120 µm (E); 240 µm (D).

Figure 7. A-E. *Polysolenoxylon bageense* Guerra, transverse section: general aspect of stem (0,2x, A); pith fragment of and secondary xylem (B); pith section showing sclerenchymatic cells (es) and secretory channels (C); secretory channels in the pith, wedge shaped primary xylem (x1) and secondary xylem (x2) (D); secondary wood detail (E). **F.** *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti, general aspect of wood in transverse section (0,2x). Scale bars = 40 µm (B); 80 µm (C); 120 µm (E); 240 µm (D).

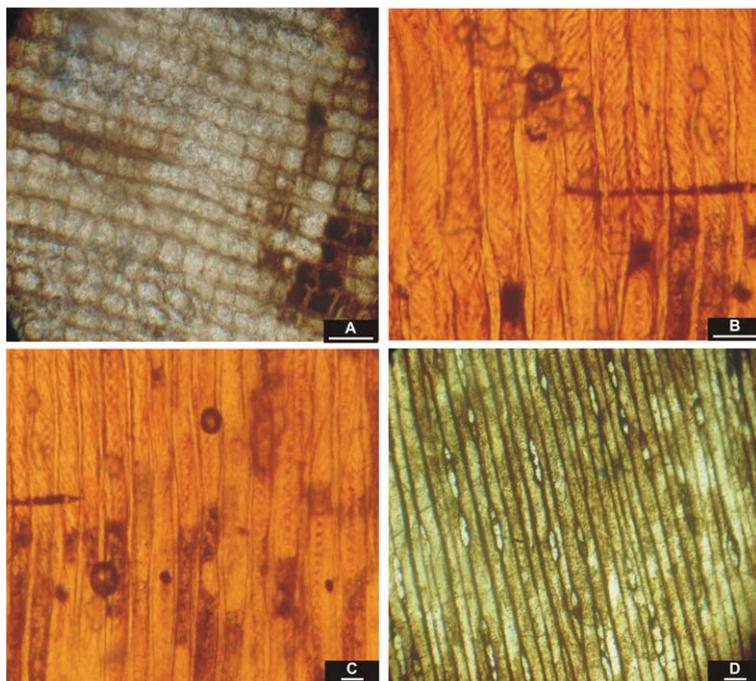


Figura 8. *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti (CTES-PMP 2896). A, sección transversal de las traqueidas del leño secundario; B-C, detalle de los engrosamientos helicoidales y de las punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas del xilema secundario (CTES-PMP 2164); D, sección longitudinal tangencial mostrando los radios uniseriados del xilema secundario (CTES-PMP 2165). Escalas = 70 μ m (D); 75 μ m (A-C).

Figure 8. *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti. A, transverse section of tracheids from the secondary wood. B-C, detail of helicoidal thickenings and pits on the longitudinal radial walls; D, longitudinal tangential section exposing uniseriate rays of secondary wood. Scale bars = 70 μ m (D); 75 μ m (A-C).

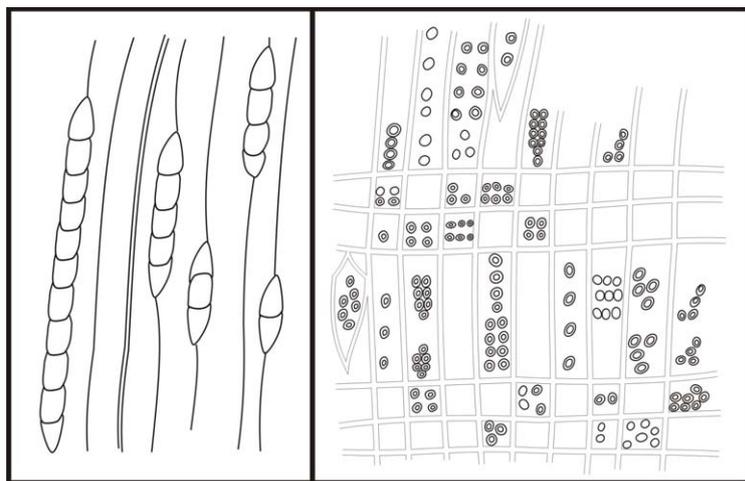


Figura 9. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp. (CTES- PMP 2621). Esquema que muestra la distribución y frecuencia de los radios leñosos en la sección longitudinal tangencial (izquierda) y de la variedad de punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas (derecha).

Figure 9. *Australoxylon acevedoae* Crisafulli y Herbst nov. sp. (CTES- PMP 2621). Schematic draw showing the distribution and frequency of the rays in the longitudinal tangential section, (left) and several types of pits on the radial tracheidal walls (right).

Orden Taxales

Género *Prototaxoxylon* Kräusel & Dolianiti, 1958

Especie tipo. *Prototaxoxylon africanum* (Walton) Kräusel & Dolianiti, 1958

Prototaxoxylon brasilianum
Kräusel & Dolianiti
(Figuras 7F, 8)

1958 *Prototaxoxylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti, *Paleontographica*

2009 *Prototaxoxylon brasilianum*, Kräusel y Diolianiti, en: Crisafulli y Herbst, *Paleobiodiversity and Paleoenvironmental*

Descripción. Fragmento de leño secundario silicificado, decorticado, picnoxílico, con anillos de crecimiento poco marcados (Figura 7F) En sección transversal las traqueidas son poligonales y miden 75 x 92 μ m; un promedio de 7 traqueidas separan los radios entre sí. En sección longitudinal radial hay punteaduras uniseriadas, circulares, areoladas, que miden 7 μ m de diámetro; se disponen en forma contigua. Engrosamientos terciarios helicoidales levógiros y dextrógiros cruzan las paredes de las traqueidas. Hay pocas punteaduras mixtas. Los campos de cruzamiento son típicamente araucarioides (promedio de 8-10 punteaduras). En sección longitudinal tangencial el sistema radial es homogéneo. Los radios son uniseriados; la altura promedio es de 3 células (2-4). Se observan escasas punteaduras tangenciales en las paredes de las traqueidas.

Material. CTES-PB: 12992, CTES PMP: 2896-2897-2898.

Discusión. Los caracteres descriptos permiten asignar este ejemplar a la especie de Kräusel y Dolianiti (1958), del Pérmico de Brasil y de Paraguay (Crisafulli y Herbst, 2009). Una única pequeña diferencia con el ejemplar de Paraguay es la presencia de punteaduras tangenciales en el de Tres Islas.

CONSIDERACIONES FINALES

En términos generales, en base a sus características traqueidales, los leños picnoxílicos se ordenan en tres grupos: con

presencia de punteaduras araucarioides, con punteaduras araucarioides-abietinoides y el último con punteaduras araucarioides, mixtas y con tendencia abietinoide (Pant y Singh, 1987)

El análisis anatómico de los leños estudiados refleja para ellos características típicamente araucarioides, particularmente en el diámetro las punteaduras, que varía entre 7 y 12 µm. En la clasificación de Vogellehner (1968) éstos pertenecen al tipo 1, condición

primitiva, típica del Pérmico. De manera similar esto ocurre con las punteaduras en grupos, que son igualmente características de este período, y incluso del Permo-Triásico, en el Gondwana.

Los rasgos anatómicos de las maderas y su presencia en otras xilotafofloras Gondwánicas coetáneas (Tabla 1), tales como, las formaciones Melo en Uruguay (Crisafulli y Lutz, 2000.), Rio Bonito en Brasil (Mussa, 1982), Barakar en India (Pant y Singh, 1987), Solca en Argentina

(Net y Limarino, 1999; Crisafulli y Herbst, 2008), y la palinología y datos ambientales (Tabla 2), permiten confirmar, desde el punto de vista xilológico, la edad Pérmica inferior asignada a esta Formación. Además los radios leñosos son bajos, lo que constituiría según Giraud (1991), un estadio más evolucionado que las maderas del Carbonífero, donde los radios son más altos, del orden de 45 células.

Todos las especies de maderas fósiles de la Formación Tres Islas tienen anillos

Tabla 1. Leños gimnosperámicos de la Formación Tres Islas, Departamento de Cerro Largo, Uruguay, y su registro en otras localidades pérmicas del Gondwana.

Table 1. Gymnosperm fossil woods identified in the Tres Islas Formation (Uruguay) and their record in other Permian areas of Gondwana.

AREA y EDAD	<i>Agathoxylon allanii</i>	<i>Agathoxylon kurmarpurensis</i>	<i>Australoxylon teixeirae</i>	<i>Chapmanoxylon jamuriense</i>	<i>Polysolenoxylon bageense</i>	<i>Prototaxoxylon brasilianum</i>
URUGUAY Fm. Yaguary Pérmico Sup.						
BRASIL Fm. Irati, Pérmico Inf. ²						
BRASIL Teresina/Rio do Rasto, Pérmico Sup. ³						
ARGENTINA Fm. Carapacha Pérmico ^{4, 5}						
ARGENTINA Fm. Solca Pérmico Inf. ⁶						
PARAGUAY Fm. Tacuary ⁷ Pérmico ⁷						
ANTARCTICA Fm. Mt. Glossopteris, Pérmico Sup. ⁸						
AFRICA Springfontain, Pérmico ⁹ Ecca/Beaufort Pérmico M-S ¹⁰						
INDIA Fm. Barakar ¹¹ Permico Sup.						
INDIA Fm. Raniganj Pérmico Sup. ¹²						

¹Crisafulli y Lutz (2000); ²Santos *et al.* (2006); ³Schneider *et al.* (1974); ⁴Chernicoff *et al.* (2008); ⁵Melchor (1999); ⁶Crisafulli (2002) y Net y Limarino (1999); ⁷Presser *et al.* (2004); ⁸Retallack *et al.* (2005); ⁹Crisafulli y Herbst (2008); ¹⁰Bamford (1999); ¹¹Pant y Singh, 1987; ¹²Neerja y Rajni (2003).

Tabla 2. Caracterización sintética de los fósiles, paleoecología y bioestratigrafía de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior, según Beri, 1988, 2003).**Table 2.** Synthesis of the fossil content, paleoecology and biostratigraphy of the Tres Islas Formation, Lower Permian (Beri, 1988, 2003).

Asociación microflorística (Martínez-Maquiavelo, 1963; Beri, 1983, 1987, 1988, 1991, 2003)	<i>Bothryococcus</i> , <i>Calamospora</i> , <i>Caheniasaccites</i> , <i>Cannanoropollis</i> , <i>Cristatisporites</i> , <i>Deltaoidospora</i> , <i>Granulatisporites</i> , <i>Lunatisporites</i> , correlacionable con la Biozona de <i>Cristatisporites</i> (Vergel, 1993) y <i>Vittatina</i> (Souza y Marques Toigo, 2005)
Paleoambiente (Beri, 2003)	Sistema deltaico progradacional y sistema fluvial entrelazado
Paleoclima (Rösler, 1976, 1978; Lavina y Lopes, 1987)	Templado frío y húmedo. Maderas con anillos de crecimiento tipo D y E (Creber y Chaloner, 1984)
Asociación de maderas y anillos de crecimiento (Creber y Chaloner, 1984)	Con anillos tipo D: <i>Australoxylon acevedoae</i> , <i>Polysolenoxylon bageense</i> . Con anillos tipo E: <i>Agathoxylon kumarpurensis</i> , <i>A. allanii</i> , <i>Chapmanoxylon jamuriense</i> , <i>Australoxylon teixeirae</i> y <i>Prototaxoxylon brasilianum</i>
Bioestratigrafía	Tafoflora B (Rösler, 1978), correlacionable con la presente en la Formación Río Bonito, Brasil (Andreis <i>et al.</i> , 1996a, b).

de crecimiento bien marcados, con un desarrollo considerable del leño temprano con respecto al tardío lo que, en la clasificación propuesta por Creber y Chaloner (1984), refleja períodos climáticos favorables en temperatura y humedad para el crecimiento de estas plantas. Además, esta unidad estratigráfica es otra de las secuencias gondwánicas que presenta taxones con médulas solenoides (*Polysolenoxylon*) cuya presencia se relaciona con las condiciones ambientales, ya sea con stress hídrico o bien ambientes de “marismas” y/o palustre, reflejado por la presencia de lutitas carbonosas.

AGRADECIMIENTOS

A la técnica Eva Acevedo por la preparación de las muestras y al señor Osvaldo Revuelta por la digitalización y confección de las ilustraciones. El trabajo fue financiado parcialmente por el subsidio ANPCYT – PICT 2005, 33497.

REFERENCIAS

- ANDREIS, R.; ANZÓTEGUI, L.; FERRANDO, L.; HERBST, R.; MAUTINO, L. 1996a. Litofacies, paleoambientes y paleontología de la Formación Melo (Pérmico Inferior) en Arroyo Seco, Depto Rivera, República Oriental del Uruguay. Parte I y II. *Ameghiniana*, **33**:248-264.
- ANDREIS, R.; FERRANDO, L.; HERBST, R. 1996b. Terrenos Carboníferos y Pérmicos de la República Oriental del Uruguay. In: S. ARCHANGELSKY (ed.), *El Sistema Pérmico en Argentina y Uruguay*. Academia

- Nacional de Ciencias de Córdoba. República Argentina, Córdoba, p. 309-343.
- BAJPAI, U.; MAHESHWARI, H. 1986. On two new fossil woods from the Raniganj Formation with remarks on *Zaleskioxylon zambesiensis* from Mozambique. *The Paleobotanist*, **35**:39-47.
- BAJPAI, U.; SINGH, V. 1986. *Araucarioxylon kumarpurensis*, a new gymnospermous wood from the Upper Permian of West Bengal. *The Palaeobotanist*, **35**:53-56.
- BAMFORD, M. 1999. Permo-Triassic fossil woods from the South African Karoo Basin. *Paleontografía Africana*, **35**:25-40.
- BERI, L. de los A. 1983. Contenido palinológico de una muestra de la Formación San Gregorio (Pérmico Inferior). *Resumen y Comunicaciones de las Jornadas de Ciencias Naturales*, **3**:7.
- BERI, L. de los A. 1987. Estudio preliminar del contenido palinológico de la perforación 201 (Carbonífero Inferior-Pérmico Superior) del NE de Uruguay. In: SIMPOSIO ARGENTINO DE PALEOBOTÁNICA Y PALINOLOGÍA, 7, Buenos Aires, *Actas*, p. 33-36.
- BERI, L. de los A. 1988. Estudio sistemático del contenido palinológico de una muestra de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior) del Uruguay. *Paula Coutiana*, **3**:27-48.
- BERI, L. de los A. 1991. *Palinología do Neopaleozoico da Bacia do Paraná. República Oriental do Uruguay. Considerações bioestratigráficas e paleoecológicas*. Porto Alegre, UFRGS, Dissertação de Mestrado, 120 p.
- BERI, L. de los A. 2003. Revisión del conocimiento paleontológico del Paleozoico Tardío del Uruguay. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales, n.s.*, **5**:163-168.
- BOUREAU, E. 1949. *Dadoxylon (Araucarioxylon) teixeirae* n.sp. bois fossile du Jurassique superieur portugais. *Comunicacoes Servico Geologique de Portugal*, **29**:5-12.
- BOUREAU, E. 1951a. Sur l'age du *Dadoxylon (Araucarioxylon) teixeirae* Boureau de Cadri-

- ceira (Portugal). *Comunicacoes do Service Geologique de Portugal*, **32**:145-146.
- BOUREAU, E. 1951b. Etude paleoecologique de l'Afrique du Nord: présence du *Dadoxylon (Araucarioxylon) teixeirae* Boureau dans le Haut-Atlas du Maroc. *Notes du Service Geologique de Maroc*, **4**:121-133.
- BOUREAU, E. 1957. Sur le *Protopodocarpylon teixeirae* Boureau. Affinités. Repartition Géographique. Signification stratigraphique. *Comunicacoes Servico Geologique de Portugal*, **38**:423-430.
- CAORSI, J.; GONZI, J. 1958. Geología uruguaya. *Boletín Instituto Geológico del Uruguay*, **37**:1-73.
- CHERNICOFF, C.J.; ZAPPETTINI, E.O.; SANTOS, J.O.S.; BEYER, E.; MCNAUGHTON, N.J. 2008. Foreland basin deposits associated with Cuyania accretion in La Pampa Province, Argentina. *Gondwana Research*, **13**(2):189-203
- CREBER, G.; CHALONER, W. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review*, **50**:358-448.
- CRISAFULLI, A. 1998. Leños gimnospérmicos de la Formación Melo (Pérmico Inferior) Uruguay. Parte II. *Stiloxylon, Polysolenoxylon y Bageopitys. Ameghiniana*, **35**:133-140.
- CRISAFULLI, A. 2000. Maderas gimnospérmicas de la Formación Independencia (Pérmico Superior), Paraguay. *Ameghiniana*, **37**(4):48R.
- CRISAFULLI, A. 2001. Leños gimnospérmicos de la Formación Yaguarí. Pérmico Superior (Uruguay). *Ameghiniana*, **36**:61-72.
- CRISAFULLI, A. 2002. Contribución a la paleoecología de la Formación Yaguarí, Pérmico Superior de Uruguay. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, **4**:45-54
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2008. Maderas gimnospérmicas de la Formación Solca (Pérmico Inferior), provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **45**(4):737-751.
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2009. Gim-

- nospermous woods (Conifers, Taxales and Ginkgoales) from the Upper Permian Tacuary Formation, Eastern Paraguay. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1. [en prensa].
- CRISAFULLI, A.; LUTZ, A. 2000. Xiloflora de la Formación Melo (Pérmico Inferior) Uruguay. *Ameghiniana*, 37:73-80.
- CRISAFULLI, A.; LUTZ, A.; MELCHOR, R. 2000. Maderas gimnospérmicas de la Formación Carapacha (Pérmico), provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 37:181-191.
- DOHMS, M. 1976. Nova madeira de gimnosperma do Permiano do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Geociências*, 6:164-181.
- EMBERGER, L. 1968. *Les plantes fossiles*. 2° ed., New York, Mason et Cie. Editeurs, 758 p.
- ERASMUS, T. 1976. On the anatomy of *Dadoxylon arberi* Seward, with some remarks on the phylogenetical tendencies of its tracheid pits. *Palaeontologica Africana*, 19:127-133.
- FERRANDO, L.; ANDREIS, R. 1986. Nueva estratigrafía en el Gondwana de Uruguay. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE HIDROCARBUROS, 1, Buenos Aires, *Actas*, 1:295-323.
- FERRANDO, L.; ANDREIS, R. 1990. Una nueva localidad de la Formación Melo: Arroyo Seco (Departamento Rivera, Uruguay). Litofacias e interpretación paleoambiental preliminar. In: REUNIÓN FINAL DEL PROYECTO 211 (IUGS-IGCP), Buenos Aires, *Abstracts*, 69-71.
- FERRANDO, L.; MONTAÑA, J. 1987. Hipótesis preliminar sobre la evolución paleogeográfica de la Cuenca de Paraná en el Uruguay. In: SIMPÓSIO SUL-BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 3, Curitiba, *Actas*, 1:393-400.
- GARCÍA ESTEBAN, L.; DE PALACIOS DE PALACIOS, P.; GUINDEO CASASÚS, A.; GARCÍA ESTEBAN, L.; LÁZARO DURÁN, I.; GONZÁLEZ FERNÁNDEZ, L.; RODRIGUEZ SALVADOR, Y.; FERNÁNDEZ GARCÍA, S.; BOBADILLA MALDONADO, I.; CAMACHO ATALAYA, A. 2002. *Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especies*. Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid, Ediciones Mundi-Prensa, 421 p.
- GARCÍA ESTEBAN, L.; GUINDEO CASASÚS, A.; PEREZA ORAMAS, C.; DE PALACIOS DE PALACIOS, P. 2003. *La madera y su anatomía*. Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid, Ediciones Mundi-Prensa, 327 p.
- GIFFORD, E.; FOSTER, A. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular plants*. 3°ed., W.H. Freeman and Company, New York, 626 p.
- GIRAUD, B. 1991. Les especes du genre *Dadoxylon* depuis 1962: leur répartition et leur évolution du Permien a la fin du Mésozoïque. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67:13-39.
- GNÄEDINGER, S.; HERBST, R. 2009. Primer registro de maderas gimnospérmicas de la Formación Roca Blanca (Jurásico inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, 46(1). [en prensa]
- GREGUSS, P. 1961. Permische fossile Hölzer aus Ungarn. *Palaeontographica*, 109:131-145.
- GREGUSS, P. 1967. *Fossil gymnosperm woods in Hungary from the Permian to the Pliocene*. Budapest, Akademiai Kiadó, 136 p.
- GUERRA, M. 1975. Presença do gênero *Polysolenoxylon* na Formação Irati do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 1, Buenos Aires, *Actas*, p. 372
- HARTIG, A. 1848. Beitrage zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanische Zeitung*, 6:185-190
- I.A.W.A. 2004. List of microscopic features for softwood identification. *International Association Wood Anatomist Journal*, 25:1-70.
- KRÄUSEL, R. 1956. Der "Versteinerte Wald" im Kaokoveld, Südwest-Afrika. *Senckenbergiana lethaea*, 37:411-456.
- KRÄUSEL, R. 1962. Appendix on Antarctic fossil wood. In: E.P. PLUMSTEAD (ed.), Fossil floras of Antartica. Trans-Antarctic Expedition. *Scientific Reports*, 9:133-140.
- KRÄUSEL, R.; DOLIANITI, E. 1958. Gymnospermholzerans dem Paläozoikum Brasiliens. *Palaeontographica*, 104 B:115-137.
- KRÄUSEL, R.; RANGE, P. 1928. Beiträge zur Kenntnis der Karruformation Deutsch-Südwest Afrikas. *Beiträge zur Geologie Erforschung der Deutschen Schutzgebiete*, 20:1-54.
- KULKARNI, S.; MAITHY, P.; SURANGE, K. 1970. On *Barakaroxylon jhariense*. *The Palaeobotanist*, 18:305-308.
- LAVINA, E.; LOPES, R. 1987. A transgressão marina do Permiano Inferior e a evolução paleogeográfica do Supergrupo Tubarão no Estado do Rio Grande do Sul. *Paula-Coutiana*, 1:51-103.
- MAHESHWARI, H. 1966. Studies in the *Glossopteris* flora of India. On some fossil woods from the Raniganj Stage of the Raniganj Coalfield, Bengal. *The Palaeobotanist*, 13:148-152.
- MAHESHWARI, H. 1972. Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica B*, 203:1-82.
- MARGUERIER, J. 1973. Paleoxilologie du Gondwana Africain: Etude et affinités du genre *Australoxylon*. *Paleontologia Africana*, 16:37-58
- MARTINEZ-MACCHIAVELLO, J.C. 1963. Microesporomorfos tipos contenidos en el glacial en la base del sistema de Gondwana en Uruguay. *Boletim de Geologia da Universidade do Paraná*, 10:1-4.
- MERLOTTI, S.; KURZAWA, F. 2006. Estudio taxonomico do gênero *Australoxylon* Marguerier 1973, com a descrição de *A. catarinensis* sp. nov. para o Permiano Inferior, bacia do Paraná. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(1):73-81.
- MELCHOR, R.N. 1999. Redefinición estratigráfica de la Formación Carapacha (Pérmico), provincia de La Pampa. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54(2):99-108.
- MUSSA, D. 1982. *Lignitaflores permianas da bacia do Paraná, Brasil (Estados da São Paulo e Santa Catarina)*. Tese de Doutorado, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, 336 p.
- NEERJA, J.H.A.; RAJANI, T. 2003. Megaspores from Raniganj Formation of Mailaram area, Godavari Graben, Andhra Pradesh, India. *Phytomorphology*, 53(2):141-156.
- NET, L.; LIMARINO, O. 1999. Paleogeografía y correlación estratigráfica del Paleozoico Tardío de la Sierra de Los Llanos, provincia de La Rioja, Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 54:229-239.
- PANT, D.; SINGH, V. 1987. Xylotomy of some woods from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica B*, 203:1-82.
- PRESSER, J.L.B.; BUONGERMINI, E.; AMÁBILE, V.O.F.; CROSSA, V.F.; ALMADA, A.B.B.; LIMA, P.R.Z.; MIGONE, O.O. 2004. Algunos antecedentes paleontológicos del Paraguay. *Boletim del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay*, 15(1-2):95-110.
- RETALLACK, G.J.; JAHREN, A.H.; SHELDON, N.D.; CHAKRABARTI, R.; METZGER, C.A.; SMITH, R.M.H. 2005. The Permian-Triassic boundary in Antarctica. *Antarctic Science*, 17(2):241-258.
- ROBERTS, D.; BAMFORD, M.; MILLSTEED, B. 1997. Permo-Triassic macroplant fossils in the Fort Grey silcrete, East London South African. *Journal of Geology*, 100:157-168.
- RÖSLER, O. 1976. Novas ideias sobre a evolução paleoflorística e paleoclimática no Eogondwana brasileiro. In: CONGRESSO GEOLOGICO CHILENO, 1, Santiago, *Actas*, 3:L 83-L84.
- RÖSLER, O. 1978. The Brazilian Eogondwanic Floral Succession. In: O. RÖSLER (ed.), *Advances in Paleobotany and allied sciences in Brazil*. *Boletim de Geosciências da USP*, 9:85-91.
- SANTOS, R.S.; SOUZA, P.A.; ALVARENGA, C.J.S.; DANTAS, E.L.; PIMENTEL, M.M.; OLIVEIRA, C.G.; ARAÚJO, L.M. 2006. Shrimp U-Pb zircon dating and palynology of bentonitic layers from the Permian Irati Formation, Paraná Basin, Brazil. *Gondwana Research*, 9(4):456-463
- SCHNEIDER, R.L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R. A.; DAEMON, R. F.; NOGUEIRA, A. A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, Porto Alegre, 1974. *Anais*, 1:41-65.
- SCOTT, D.; MASLEN, A. 1910. On *Mesoxylon* a new genus of Cordaitales. Preliminary note. *Annals of Botany*, 24:236-239.
- SOUZA, P.A.; MARQUES-TOIGO, M. 2005. Progress on the palynostratigraphy of the

- Permian strata in Rio Grande do Sul State, Paraná Basin, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **77**(2):353-365.
- TAYLOR, T.; TAYLOR, E. 1993. *The biology and evolution of fossil plants*. New Jersey, Prentice Hall, 928 p.
- TIDWELL, W.; MUNZING, G. 1995. Gymnospermous woods from the Lower Permian Huaco Formation of South-Central New Mexico. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, **6**:91-100.
- VERGEL, M. 1993. Palinoestratigrafía de la Secuencia Neopaleozoica de la Cuenca Chacoparanaense Argentina. In: INTERNACIONAL CONGRESS ON THE CARBONIFEROUS-PERMIAN, 12, Buenos Aires, *Compte Rendu*, **1**:201-212.
- VOGELLEHNER, D. 1968. Zur Anatomie und Phylogenie Mesozoischer Gymnospermenholzer 7: Prodomus zu einer Monographie der Protopinaceae. II. Die protopinoiden Holzer des Jura. *Palaeontographica*, **124 B**:125-162.
- WALTHER, K. 1919. Líneas fundamentales de la geología de la República Oriental del Uruguay. *Revista del Instituto Nacional de Agronomía, Serie 2*:3-181.

Submitted on April 18, 2009.

Accepted on June 23, 2009.