

Estudios xilotaflorísticos de la Formación Llantenes, Triásico Superior de Mendoza, Argentina

Paola A. ZULIANI¹ & Alexandra CRISAFULLI¹

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste y Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Ruta 5, km 2,5, 3400, Corrientes, Argentina. paolazuliani09@gmail.com; alexandracrisafulli@hotmail.com

Abstract: Xylotafloristics studies from the Llantenes Formation, Upper Triassic, Mendoza, Argentina. The purpose of this contribution is to analyze the anatomy and determine the systematic of fossil woods from the Llantenes Formation, Upper Triassic, Mendoza (Argentina). The following gymnosperm species are identified: *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh and *Megaporoxylon kaokense* Kräusel previously registered from Permian of India, Africa and South America and the Triassic of Brazil; *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst recorded from the Triassic and Jurassic of Argentina, and *Agathoxylon* sp. The anatomical characters that showed adaptations to the environment were examined and observations were made to identify the type of growth ring in order to obtain information about the paleoclimate, and this was compared with sedimentological data. The morphological features of taphonomical interest were observed to gather data about the conditions in which the material went through the fossilizations process. The achieved results increase the paleofloristic record of this formation, which until now, hosts fossil wood related to Pinales and Ginkgoales, in addition to an already known taphoflora of Osmundales, Equisetales and Umkomasiales. These novelties allow elaborating paleobotanical, evolutive and paleoenvironmental considerations for the Triassic from Argentina as for the palaeoxilofloras of the southern cone of South America.

Key words: Woods, Gymnosperms, Triassic, Llantenes Formation.

Resumen: El propósito de este trabajo es analizar la anatomía y determinar sistemáticamente las maderas precedentes de las sedimentitas del Triásico Superior de la Formación Llantenes, Mendoza (Argentina). Se identificaron las siguientes especies de gimnospermas: *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh y *Megaporoxylon kaokense* Kräusel registradas previamente para el Pérmico de India, África y América del Sur y el Triásico de Brasil; *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst hallada en el Triásico y Jurásico de Argentina y *Agathoxylon* sp. Se analizaron los rasgos anatómicos que evidencian adaptaciones al medio y se realizaron observaciones para identificar el tipo de anillos de crecimiento para obtener información referida al paleoclima en el que se desarrollaron estos leños y que fueron cotejadas con los datos sedimentológicos. Se observaron los atributos morfológicos de interés tafonómico para recabar datos sobre las condiciones por las que atravesó el material en el proceso de fosilización. Los resultados logrados enriquecen el registro paleoflorístico de esta formación, que hasta el momento, además de una tafoflora ya conocida de Osmundales, Equisetales y Umkomasiales alberga maderas afines a las Pinales y Ginkgoales. Estas novedades permiten inferir consideraciones paleobotánicas, evolutivas y paleoambientales, tanto para el Triásico de la Argentina como para las paleoxilofloras del cono sur de Sudamérica.

Palabras claves: Maderas, Gimnospermas, Triásico, Formación Llantenes.

INTRODUCCIÓN

Los afloramientos triásicos de la República Argentina albergan numerosos registros paleoxilológicos. En la provincia de San Juan merecen mencionarse las formaciones Ischigualasto (Archangelsky & Brett, 1963; Bonetti, 1966; Bodnar & Artabe, 2007), Cortaderita (Menéndez, 1956; Lutz & Herbst, 1992; Bodnar *et al.*, 2015), Carrizal (Herbst, 1994; Lutz, 2006), Barreal

(Bodnar, 2008, 2019), Hilario (Vallejos Leiz *et al.*, 2019) y Los Rastros (Crisafulli & Lutz, 2008). En la provincia de Río Negro, fueron examinadas las maderas de la Formación Paso Flores (Zamuner & Artabe, 1994), mientras que en la provincia de Santa Cruz fue estudiada la lignoflora de las formaciones Laguna Colorada y Cañadón Largo que conforman el Grupo El Tranquilo (Crisafulli & Herbst, 2011). En Mendoza, se analizaron las paleoxilofloras de la Formación Paramillo

(Brea, 1997; Artabe *et al.*, 1999; Artabe & Brea, 2003).

Menéndez (1951) inició la descripción de maderas de los niveles de la Formación Llantenes. Crisafulli & Herbst (2010) y Gnaedinger & Zavattieri (2015, 2020) describieron leños de gimnospermas de Ginkgoales y Pinales colectados en diversas campañas a la localidad de Cerro Chihuido. Por ello, el propósito de este trabajo es continuar con la observación y determinación de los mismos para enriquecer la composición xilotafoflorística de esta formación, analizar los aspectos paleoclimáticos, paleoecológicos y establecer comparaciones con otras paleoxilofloras coetáneas.

Marco geológico

Las maderas proceden de la Formación Llantenes (Triásico Superior) que aflora en el Cerro Chihuido, considerado como la localidad tipo; ubicada a los 35° 38' S y 69° 35' O en las cercanías del arroyo Llantenes a 20 km de Malargüe al SO de la provincia de Mendoza (Fig. 1).

La cuenca de Malargüe está representada por el Grupo Tronquimalal (Stipanovic, 1979) conformado por las formaciones Chihuido y Llantenes, unidad inferior y unidad superior, respectivamente (Stipanovic, 1949). Este Grupo se apoya en discordancia erosiva y angular sobre los depósitos volcanoclásticos del Grupo Choyoi (Groeber, 1929, 1946) y es cubierto en discordancia erosiva por las sedimentitas de la Formación Remoredo (Stipanovic, 1966).

La Formación Chihuido está compuesta predominantemente por facies clásticas gruesas y su modelo de deposición ha sido interpretada por Artabe *et al.* (1998) como depósitos de abanico aluvial, planicie entrelazada y eventualmente delta entrelazado desarrollados en una región húmeda con influencia volcánica. Estos depósitos constituyen el primer estadio de relleno de la cuenca (*sinrift* inicial), el cual se caracterizó por un fuerte control de la subsidencia tectónica (Spalletti, 1997).

La Formación Llantenes, portadora de los restos leñosos, está integrada por una sucesión de 180 m de espesor (Menéndez, 1951) en la que predominan pelitas gris oscuras a negras a las que se asocian fangolitas, areniscas muy finas a finas y algunos conjuntos de areniscas medianas a gruesas y conglomerados finos. En base a los atributos de las facies, Artabe *et al.* (1998) establecen el modelo deposicional de esta formación como un lago de tipo meromítico, relativamente profundo, hacia el que progradan sistemas

deltaicos con dominio fluvial y desembocaduras de condición hipopical. Esta unidad representa la segunda etapa de relleno de la cuenca (*sinrift* tardío a *postrift* inicial), caracterizada por una disminución de la subsidencia tectónica y una posible incidencia de la subsidencia termal (Spalletti, 1997).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales estudiados corresponden a 16 fragmentos de leños fósiles permineralizados y silicificados con buena preservación de los tejidos, colectados de niveles de la sección media a superior de la Formación Llantenes. Los ejemplares están decorticados y con leño picnoxílico preservado. En algunos ejemplares se conserva la médula. Los materiales pertenecen a la Colección Paleobotánica del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Juan Cornelio Moyano" de la ciudad de Mendoza bajo el acrónimo MCNAM-PB con los números 1515–1519 y 1534–1544.

Para el procesamiento de las maderas se realizaron cortes petrográficos en las secciones transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial siguiendo el método de Hass y Rowe (1999) y luego pulidas hasta lograr el punto óptimo de delgadez (aproximadamente 40 μm).

Las secciones planas y las láminas delgadas de los leños fósiles fueron observadas y fotografiadas con microscopio óptico Leica CDM 500 y lupa estereoscópica Leitz en el Laboratorio de Xilología (CECOAL-UNNE-CONICET).

Se obtuvieron un mínimo de 30 mediciones de cada carácter, registrándose en las descripciones primero la media y entre paréntesis los valores mínimos y máximos.

La terminología utilizada corresponde a la lista de caracteres microscópicos para la identificación de maderas blandas de IAWA (2004), Philippe & Bamford (2008) y los elementos anatómicos se midieron con los valores biométricos establecidos por García Esteban *et al.* (2002, 2003).

En las descripciones se siguió el estilo de redacción usado por Pujana *et al.* (2017).

Para la clasificación supragenérica se siguieron las normas de Cole *et al.*, 2017.

RESULTADOS

Paleontología Sistemática

Euphyllophyta Kenrick & Crane, 1997

Spermatophyta Willkomm, 1854

Pinales (Dumortier) Gorozhankin, 1904

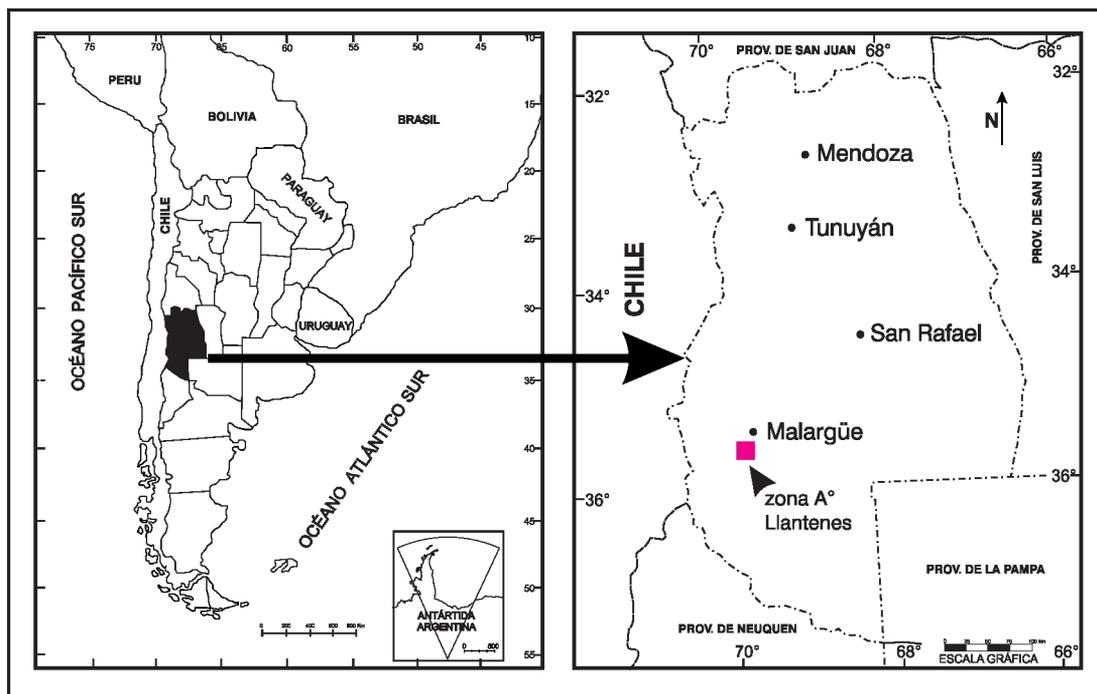


Fig. 1. Mapa de ubicación del área de estudio (tomado de Crisafulli & Herbst, 2010).

Chapmanoxylon Pant & Singh, 1987

Journal of Geoscience, 9: 42-44, figs. 5. E-F y 6. C.

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

Chapmanoxylon jamuriense (Maheshwari)
Pant & Singh, 1987
Figs. 2 (A-F) y 3 (A)

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

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

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

2008. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, 1987 en Crisafulli & Herbst, *Ameghiniana*, 45 :739-740, figs. 3. 1-4 y 4.1-2.

2009. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, 1987 en Crisafulli, Herbst & Manza Storti, *Gaea, Journal of Geoscience*, 5: 7-8, figs. 5. D-G y 6. A-D.

2012. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, 1987 en Crisafulli, Herbst & Dutra, *Resumen XV Simposio Argentino de Paleobotánica*, 36.

2012. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, 1987 en Leiva Verón, Crisafulli, Herbst, Filippi & Molina, *Gaea, Journal of Geoscience*, 8: 71, figs 3. C-D. Tabla 2.

2016. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, 1987 en Crisafulli, Herbst & Dutra, *Gaea*,

Material estudiado. MCNAM-PB 1518 y preparados microscópicos a, b y c.

Descripción. Fragmento de leño silicificado, decorticado, de color castaño claro, de 8 cm de longitud, 4 cm de diámetro menor por 7,5 cm de diámetro mayor. Externamente con marcas de cicatrices foliares de forma romboidal dispuestas en forma espiralada. Xilema secundario picnoxílico, anillos de crecimiento indistintos. Traqueidas rectangulares, cuadrangulares a hexagonales en sección transversal con paredes gruesas; diámetro radial y tangencial de 57 y 63 μm , respectivamente. Radios con trayectos discontinuos y separados entre sí por 7 (4-11) traqueidas (Fig. 2. A). Paredes radiales de las traqueidas con punteaduras araucarioides uniseriadas, escasas biseriadas, circulares y contiguas que miden 7,5 μm de diámetro. Traqueidas con extremos romos (Fig. 2. B). Campos de cruzamiento con 2-5 punteaduras circulares, areoladas, generalmente contiguas en dos hileras, a veces aplastadas (Fig. 3. A). En sección longitudinal tangencial, punteaduras araucarioides uniseriadas y contiguas. Traza rameal con médula homogénea, compacta, no tabicada y de contorno irregular aguzada en los extremos (Fig. 2. C). Células parenquimáticas

grandes, redondeadas o globosas; diámetros radial y tangencial de 90 y 70 μm , respectivamente. Xilema primario obliterado. Presentes en este corte otras trazas rameales-foliareas de contorno ovoidal con un diámetro promedio de 4 mm de ancho y 6 mm de alto y con un característico patrón en espiral (Bodnar & Coturel, 2012) rodeadas por traqueidas y radios leñosos curvos formando un remolino; los radios que rodean la parte superior de la traza son muy bajos, de 1 a 4 células de alto (Fig. 2. D). Los restantes radios leñosos muy bajos y medianos (1–14 células), registrándose con mayor frecuencia los de 4 células de alto. Homocelulares, uniseriados y uniseriados parcialmente biseriados. Células centrales redondeadas y en los extremos elipsoidales. Densidad de los radios 28 r/mm² y frecuencia de 6 r/mm (Fig. 2. E-F).

Comentarios. La presencia de una médula homogénea en la traza concuerda con el género *Chapmanoxylon* Pant & Singh (1987) por poseer este mismo carácter en la médula del eje principal (Mussa, 1982; Crisafulli & Herbst, 2008). Este patrón se repite en otros géneros como en *Kaokoxylo* Kräusel (1956) con células esclerenquimáticas en la médula del tronco y en la traza rameal. Pant y Singh (1987) crearon este taxón para reunir a los leños con médula homogénea asignados a *Dadoxylon* Endlicher (1847) que, desde 1978, de acuerdo con el Código Internacional de Nomenclatura Botánica se considera inválido. La problemática sobre la complejidad de la aplicación del nombre *Dadoxylon* está exhaustivamente explicada en Mussa (1982).

Crisafulli & Herbst (2008) brindaron una detallada información sobre las características de *Chapmanoxylon*; principalmente por el carácter peculiar de la médula homogénea siendo un taxón del Neopaleozoico y Triásico del Gondwana en los que predominan las médulas heterogéneas. En ese trabajo se mencionan otros taxones fósiles con este carácter: *Bageopitys* Dohms (1976); *Abietopitys* Kräusel (1928) en Kräusel & Range (1928); *Arauspiropitys* Pant & Sing (1987) y *Ginkgophytoxylo* Tidwell & Munzing (1995), realizándose una minuciosa comparación.

Consecuentemente, este ejemplar puede ser albergado en ese taxón fósil que está distribuido en Gondwana desde el Pérmico al Triásico Superior con numerosas especies (Crisafulli & Herbst, 2008; Crisafulli *et al.*, 2018).

En la sección longitudinal radial presenta punteaduras uniseriadas, circulares contiguas típicamente araucarioides. Las punteaduras en los campos de cruzamiento de una a cinco permiten

acercarnos a *Chapmanoxylon jamuriense*. Este taxón es citado para el Pérmico de las formaciones Raniganj de la India (Pant & Singh, 1987), Solca de Argentina (Crisafulli & Herbst, 2008), Tacuary de Paraguay (Leiva Verón *et al.*, 2012) y Tres Islas de Uruguay (Crisafulli *et al.*, 2009), y para el Triásico de la Formación Caturrita, Brasil (Crisafulli *et al.*, 2016, 2018). La mayor diferencia es el número de punteaduras en los campos de cruzamiento que varía de 1 a 5 en el ejemplar analizado y de 1 a 3 en el holotipo. Otra distinción es la altura de los radios, compuestos por 45 células parenquimáticas, mientras que en el material de Llantenes varía de 1 a 14 células asemejándose más al ejemplar de la Formación Caturrita de Brasil, aunque el promedio es similar para todas las formaciones mencionadas. La presencia de radios uniseriados parcialmente biseriados también se asemeja al ejemplar hallado en la Formación Caturrita (Tabla 1).

Megaporoxylo (Kräusel, 1956) *emend.*
Maheshwari, 1972

Especie tipo. *Megaporoxylo kaokense* Kräusel, 1956

Megaporoxylo kaokense Kräusel, 1956
Figs. 2 (G), 4 (A-F) y 5 (A-C)

1956. *Megaporoxylo kaokense* Kräusel en *Senckenbergiana Lethaea*, 37:421, pl. 6, figs. 22-24.

1961. *Megaporoxylo kaokense* Kräusel, 1956 en Kräusel, Maithy & Maheshwari, *The Paleobotanist*, 10: 102, figs. 21a, 21d.

1972. *Megaporoxylo kaokense* Kräusel, 1956 en Maheshwari, *Paleontographica B*, 138:12.

2016. *Megaporoxylo kaokense* Kräusel, 1956 en Crisafulli, Herbst & Dutra, *Gaea, Journal de Geociencia*, 9: 40- 42. Figs. 4. F; 5. A- C y 6. A.

Material estudiado. MCNAM- PB 1517 y preparados microscópicos a, b y c.

Descripción. Fragmento de leño silicificado, decorticado, de color castaño claro, de 7,4 cm de longitud, de 3,8 cm diámetro menor y 5,4 cm de diámetro mayor; médula preservada con proyecciones cuneiformes del xilema primario y xilema secundario con anillos de crecimiento marcados (Figs. 2. G y 4. A-B). Médula heterogénea, compacta, no tabicada y de contorno irregular en corte transversal. Células parenquimáticas poligonales. Células esclerenquimáticas de contorno pentagonal, dispersas en la médula (Fig. 2. G). Xilema primario endarco, no bien preservado, dispuesto en fascículos cuneiformes rodeando a

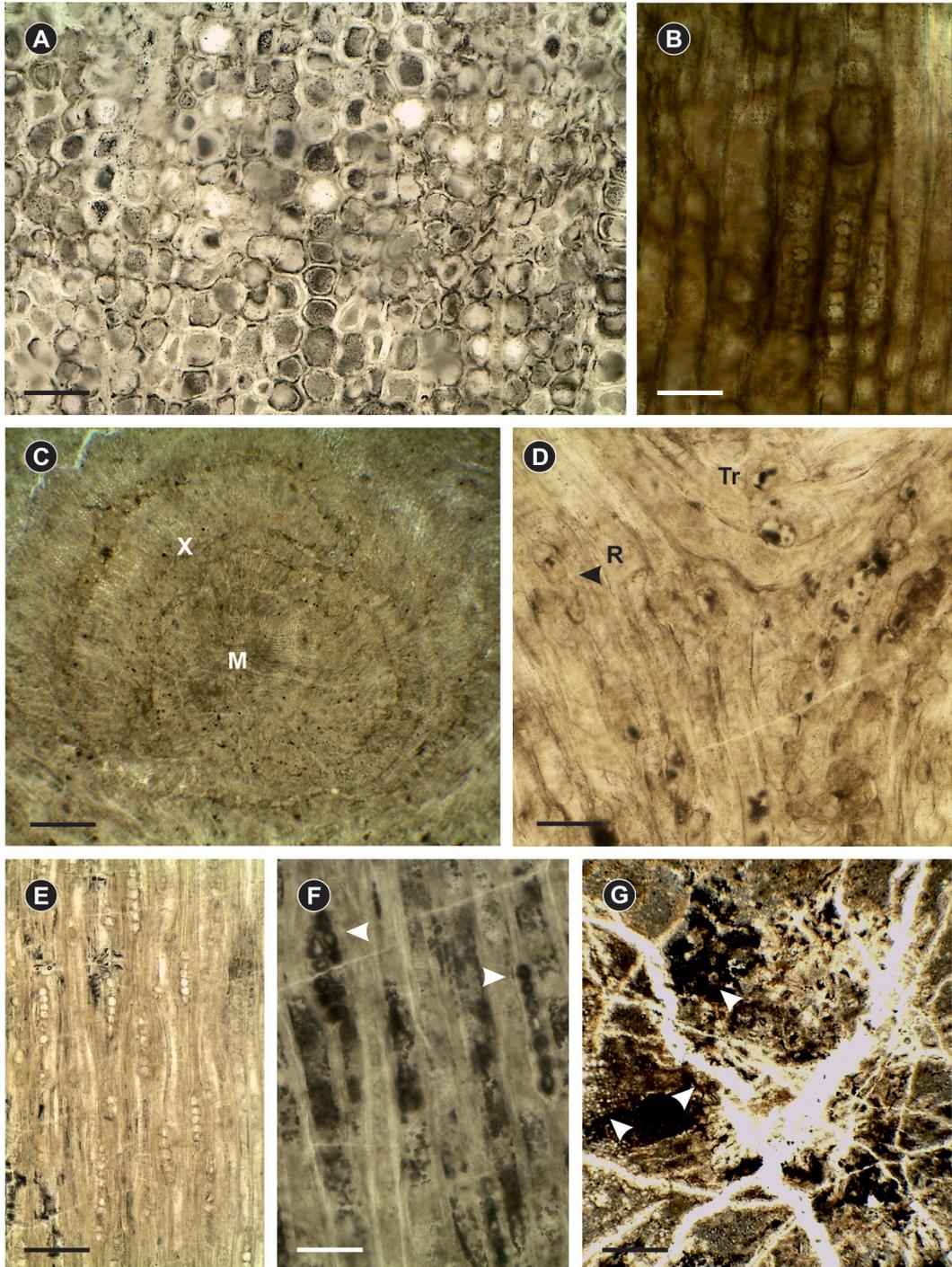


Fig. 2. A–F. *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh. A. CT del xilema secundario (MCNAM-PB 1518 a), detalle de las traqueidas. B. CLRd (MCNAM-PB 1518 b) Detalle de las punteaduras uniseriadas circulares en las paredes traqueoidales. C-F. CLTg. (MCNAM-PB 1518 c) C. Aspecto general de una traza con médula (M) en el centro rodeada de xilema (X). D. Distorsión en el trayecto de los radios (R) en la cercanía de la traza (Tr). E. Distribución y frecuencia de los radios uniseriados. F. Detalle de los radios uniseriados y biseriados (flechas). G. *Megaporoxylon kaokense* Kräusel. CT del leño (MCNAM-PB 1517 a). Detalle de la médula heterogénea con células esclerenquimáticas (flechas). Escala: A, D, E, G: 200 μm ; B: 150 μm ; F: 100 μm ; C: 1,4 mm.

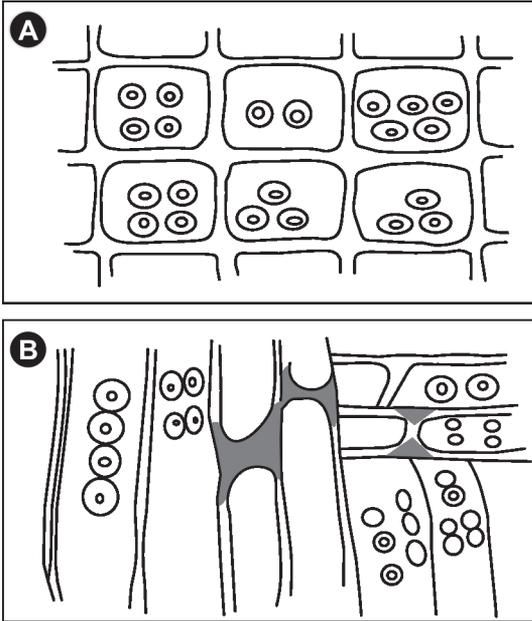


Fig. 3. CLRa. **A.** *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh. Esquema de detalle de los campos de cruzamiento. **B.** *Agathoxylon* sp. Esquema de las punteaduras en las traqueidas, campos de cruzamiento, placas de resina e *indentures* (ver Figs. 6 A, B).

la médula (Fig. 4. A). Xilema secundario picnoxílico con anillos de crecimiento verdaderos y falsos (Fig. 4. B). Trazas rameales de contorno aguzado en los extremos con promedio de 0,9 mm x 1,3 mm (Fig. 4. C). Traqueidas rectangulares, cuadrangulares a hexagonales, con paredes gruesas y diámetro radial y tangencial de 24 (12–32) μm y 23 (18–28) μm , respectivamente. Un promedio de 7 y un rango de 4–11 traqueidas separan los radios entre sí. Leño tardío con una media de 2 células de ancho. Transición del leño temprano al tardío abrupta (Fig. 4. D). Paredes radiales de las traqueidas con punteaduras araucarioides, uniseriada, contiguas y espaciadas, raramente biseriadas. Campos de cruzamiento con una punteadura simple, oval en su mayoría y otros con dos o tres más pequeñas y en dos hileras (Fig. 4. E-F y 5. A). En CLTg, presenta algunas trazas rodeadas por radios uniseriados y unos pocos uniseriados parcialmente biseriados (Fig. 5. B). Altura de 6 (4–11) células. Frecuencia de los radios 10 r/mm (Fig. 5. C).

Comentarios. La presencia de una médula heterogénea con células esclerenquimáticas asemeja este ejemplar a géneros fósiles como *Kaokoxylo* Kräusel (1956); *Scleromedulloxylo* Mussa (1982) y *Megaporoxylo* Kräusel (1956).

Sin embargo, la distribución dispersa de dichas células en la médula lo aparta de *Kaokoxylo*. De *Scleromedulloxylo*, se diferencia porque las células esclerenquimáticas del material de la Formación Llantenes no se encuentran en tabiques o diafragmas medulares.

En cuanto a los rasgos del xilema secundario puede compararse con *Megaporoxylo* Kräusel (1956); *Phyllocladopitys* Kräusel en Kräusel & Range (1928); *Circoporoxylo* Kräusel (1949) y *Phyllocladoxylo* Gothan (1904), principalmente por similitudes en las punteaduras en los campos de cruzamiento caracterizados por Lepekhina & Yatsenko (1966) como tipo de *Protophyllocladoxylo*. Sin embargo, solo *Megaporoxylo* y *Phyllocladopitys* conservan la médula, pero se diferencian en que *Megaporoxylo* tiene una médula heterogénea como el material estudiado y *Phyllocladopitys* una médula heterogénea/homogénea y xilema primario mesarco. No obstante, este rasgo y la combinación de las punteaduras en las paredes de las traqueidas justifican la asignación a *Megaporoxylo*, que posee punteaduras araucarioides uniseriadas, raramente biseriadas y campos de cruzamiento con punteaduras simples, ovales y en dos hileras, que son los rasgos de la especie *M. kaokense* Kräusel (1956). Este taxón ha sido hallado en los sedimentos del Permo-Triásico de Namibia, África (Kräusel, 1956), en la Formación Alan Nunatak, Antártica (Maheshwari, 1972) y en el Triásico de la Formación Caturrita, Brasil (Crisafulli *et al.* 2016, 2018).

Agathoxylon Hartig, 1848 *sensu* Philippe, 1995

Especie tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig, 1848

Agathoxylon sp.

Figs. 3 (B), 5 (D) y 6 (A–D)

Material estudiado. MCNAM- PB 1534 y 1536 y preparados microscópicos: a, b y c.

Descripción. Fragmento de leño silicificado, decorticado. picnoxílico con anillos de crecimiento no marcados. En CT, *shearing zones sensu* Erasmus (1976). Traqueidas cuadrangulares con paredes muy gruesas. Diámetro radial de 60 (50–70) μm y diámetro tangencial de 60 (53–74) μm . Radios parenquimáticos continuos y separados por 2 (1–5) traqueidas entre sí (Fig. 5. D). Forma y seriación de las punteaduras radiales en las traqueidas: circulares, pocas hexagonales, típicamente araucarioides, uniseriadas y unise-

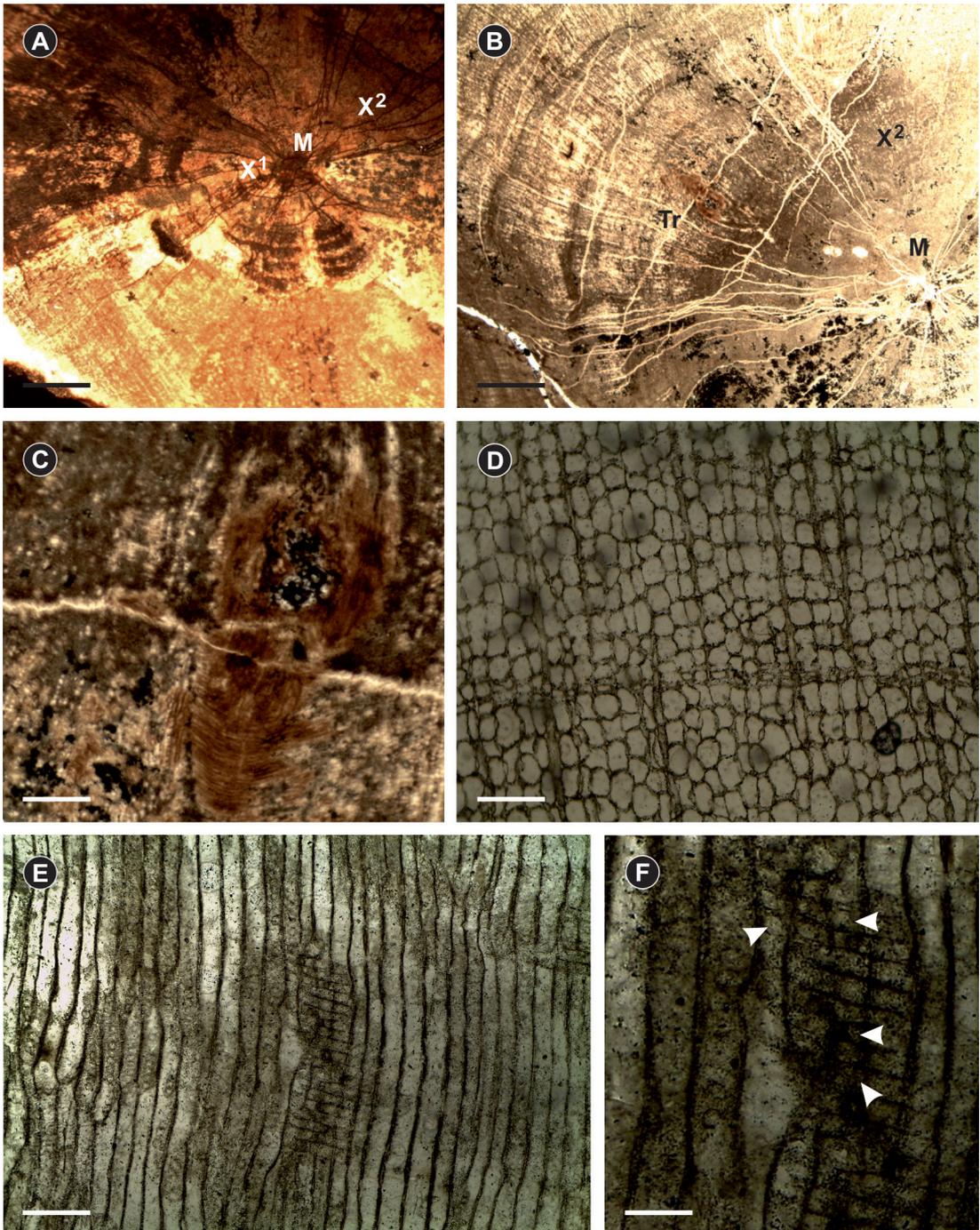


Fig. 4. A–F. *Megaporoxylon kaokense* Kräusel. A–D. CT del leño (MCNAM-PB 1517 a). A–B. Aspecto general de la médula (M), xilema primario (X¹) y secundario (X²), en B traza migrando (Tr). C. Detalle de la traza en el xilema. D. Detalle del xilema secundario con anillos de crecimiento. E. CLRd. (MCNAM-PB 1517b). Aspecto de las traqueidas con punteaduras uniseriadas contiguas y espaciadas y campos de cruzamiento en el xilema secundario. F. Detalle de las punteaduras en los campos de cruzamiento. **Escala:** A: 0,7 cm; B, D, E: 200 μ m; C: 120 μ m; F: 50 μ m.

Tabla 1. Variaciones en las características anatómicas de *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh.

	Fm / País	XILEMA SECUNDARIO		
		Punteaduras radiales	Radio homogéneos uniseriados	Punteaduras en campos de cruzamientos
<i>Chapmanoxylon jamuriense</i> (Maheshwari) Pant & Singh 1987	Llantenos/ Argentina	2 seriadas, hexagonales, alternas y contiguas	1-14 células (4- 5) y uniseriados parcialmente biseriados	2-3-4-5 circulares, contiguas en dos hileras
	Solca/ Argentina	1-2 seriadas, circulares, contiguas y espaciadas y alternas	3-9 células (7)	1-2-3 circulares, con la apertura de la aréola circular
	Caturrita/ Brasil	1 seriadas, espaciadas y 2 seriadas contiguas, circulares y separadas	1-12 células (3) uniseriados, parcialmente biseriados	3 ovaladas
	Tacuary/ Paraguay	1-2 seriadas, circulares, contiguas y/o espaciadas	6 células (1-18)	1-3 araucarioides
	Ranijang/ India	1-2 seriadas contiguas, circulares o hexagonales	1- 45 células (6- 8)	1- 3 areoladas
	Tres Islas/ Uruguay	1- 2 seriadas, circulares, contiguas, espaciadas; alternas a sub-opuestas	3-7 células (5)	1-2-3 circulares, con la apertura de la aréola circular

riadas parcialmente biseriadas con aréolas circulares (Fig. 6. A). Variedad en la disposición de las punteaduras: contiguas, en grupo de manera oblicua y separadas unas de otras; contiguas y espaciadas en la misma traqueida. Algunas traqueidas con extremos en bisel, otras aguzados y también romos. Placas bicóncavas de resina. Campos de cruzamiento con 2-4 punteaduras, apretadas unas con otras en dos columnas, algunas con aréola preservada, hendiduras radiales (*indentures*) en los campos de cruzamientos, *sensu* García Esteban *et al.* (2003), ubicadas sobre las paredes horizontales en las proximidades de las paredes axilares (Figs. 3. B; 6. B). Finos y escasos engrosamientos helicoidales en la pared de la traqueida (Fig. 6. C). En CLTg, radios homocelulares, uniseriados parcialmente biseriados. Densidad 36 r/mm². Bajos a medianos, con un rango de 5-21 células de altura y un promedio de 11 células (Fig. 7). Células del centro de contorno rectangular y las de los extremos triangular. En las centrales, punteaduras circulares en número de 2 a 4. Punteaduras uniseriadas dispuestas en forma contigua en las traqueidas (Fig. 6. D).

Comentarios. La diversidad de punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas en CLRd principalmente, acerca este ejemplar a *Agathoxylon* Hartig (1848), *Australoxylon* Marguerier (1973) y *Taeniopitys* Kräusel (1956). Fundamentalmente, la presencia de punteaduras en grupos en las paredes de las traqueidas cortas lo aproxima a *Australoxylon*. Sin embar-

go, no se han observado punteaduras simples en los campos de cruzamiento como las que posee este taxón, al cual no se lo ha encontrado en sedimentos más jóvenes que los del Pérmico en el Gondwana. Puede compararse asimismo con *Taeniopitys*, hallado en los sedimentos pérmicos de las montañas transantárticas, con una única especie *T. scotti* Kräusel (1956), pues tiene marcas semejanzas en cuanto al juego de punteaduras en sección longitudinal radial y comparte la presencia de punteaduras en grupos. No obstante, en el material en estudio están ausentes las punteaduras triseriadas, hexagonales, la médula y el xilema primario, por lo que sería imprudente albergarlo en este género ya que no es posible establecer comparaciones.

La presencia de *indentures* o hendiduras radiales es un rasgo de alto valor diagnóstico, que caracteriza a *Planoxylon* Stopes; ya que se observa en varias de sus especies: *P. gnaedingeriae* Crisafulli del Pérmico Superior de la Formación Yaguarí y *P. australe* (Salard) Vozenin Serra & Salard Cheboldae hallado por Gnaedinger (2007) en la Formación La Matilde. Sin embargo, *Planoxylon* posee parénquima axial y un plan leñoso mixto que lo apartan del ejemplar aquí descrito (Stopes, 1916; Crisafulli, 2003; Gnaedinger, 2007).

La combinación del plan araucarioide de este espécimen y la presencia de *indentures* o hendiduras no compatibles con otra especie de *Agathoxylon* (Crisafulli & Herbst, 2011; Cabral

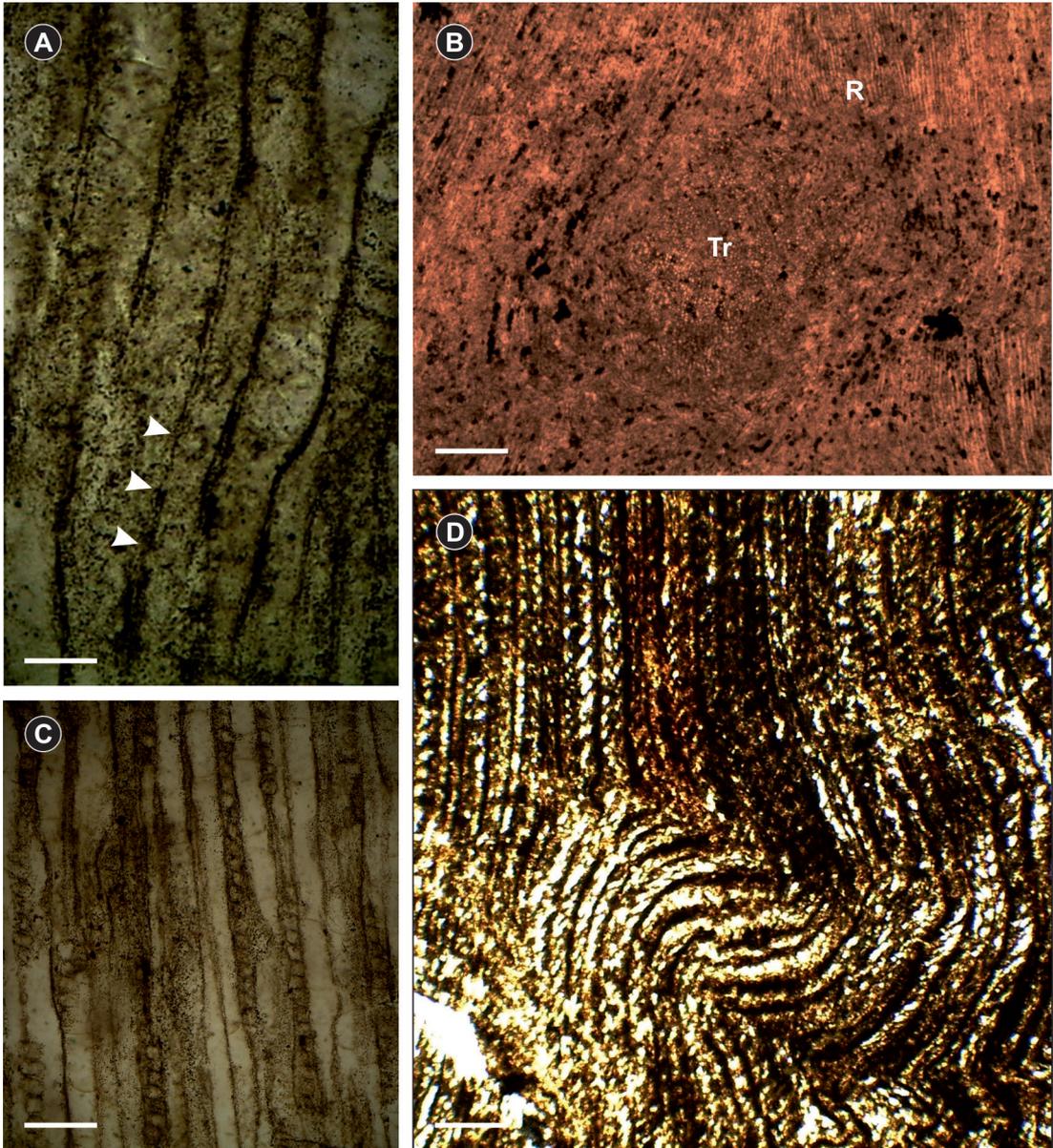


Fig. 5. **A-C.** *Megaporoxyton kaokense* Kräusel. **A.** CLRd. (MCNAM-PB 1517b). Detalle de las punteaduras uniseriadas espaciadas en las traqueidas del xilema secundario. **B-C.** CLTg. (MCNAM- PB 1517 c). **B.** Aspecto de la traza (Tr) rodeada por los radios (R). **C.** Frecuencia y distribución de los radios leñosos uniseriados. **D.** *Agathoxyton* sp. CT del leño. (MCNAM-PB 1536 a). Detalle de las traqueidas cuadrangulares y de los radios rectilíneos distorsionados por alteración tafonómica. **Escala:** **A:** 80 μ m; **B:** 0, 2 mm; **C- D:** 100 μ m.

Kloster & Gnaedinger, 2018; Vera *et al.*, 2019) no permite asignarlo a una especie conocida, razón por la cual se lo asigna a *Agathoxyton* sp.

Agathoxyton protoaraucana (Brea)

Gnaedinger & Herbst, 2009

Figs. 6. (E), 8 (A-G) y 9

1997. *Araucarioxyton protoaraucana* Brea, *Ameghiniana* 34: 486-488, Lámina 1-3; fig.3.

2009. *Agathoxyton protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst, *Ameghiniana* 46: 61-63, figs. 3. 1- 2, 4-5. Cuadro 2.

Descripción. Leño picnoxílico silicificado, sin

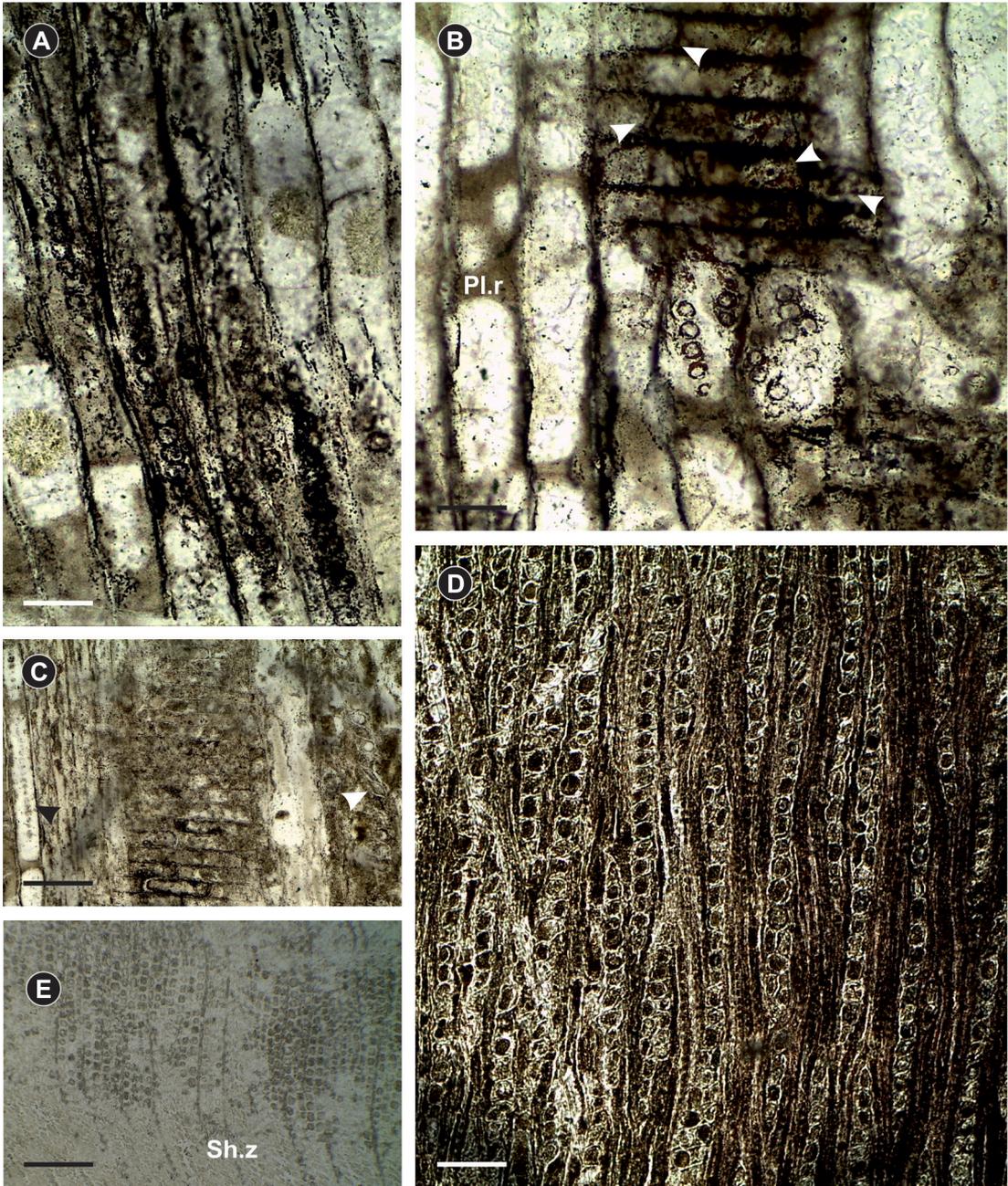


Fig. 6. **A–D.** *Agathoxylon* sp. **A–C.** CLRd. (MCNAM-PB 1536 b). **A.** Detalle de punteaduras uniseriadas. **B.** Punteaduras uniseriadas en trayectoria oblicua, en grupo y campos de cruzamiento con punteaduras areoladas (las dos flechas de la derecha); placas de resina en las paredes traqueidales (Pl. r) e “indentures” (las dos flechas de la izquierda). **C.** Punteaduras uniseriadas contiguas (flechas a la izquierda) y engrosamientos helicoidales (flechas a la derecha). **D.** CLTg. (MCNAM-PB 1536 c). Frecuencia y distribución de los radios uniseriados y uniseriados parcialmente biseriados. **E.** *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst. CT. (MCNAM-PB 1535 a) *Shearing zones* (Sh. z) en el leño secundario. **Escala:** **A:** 100 μm ; **B:** 50 μm ; **C:** 100 μm ; **D:** 120 μm ; **E:** 250 μm .

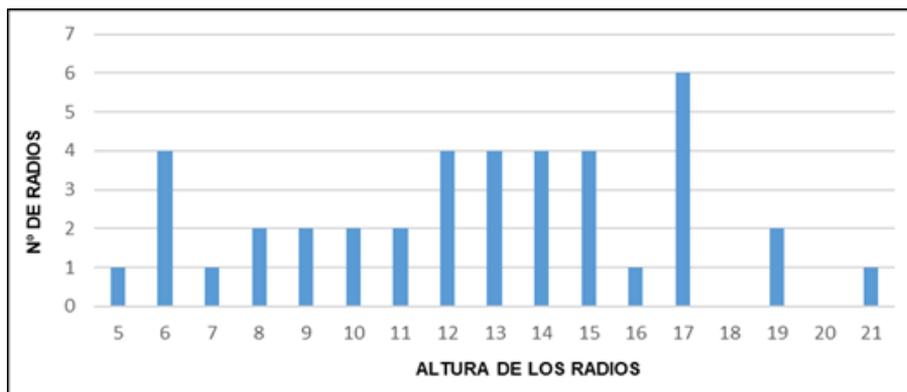


Fig. 7. Histograma de distribución y frecuencia de la altura de los radios en *Agathoxylon* sp.

límite de anillos de crecimiento y *shearing zones* (Erasmus, 1976). Contorno cuadrangular a rectangular de las traqueidas del leño temprano en corte transversal, con un diámetro medio radial y tangencial de 45 (39–59) μm y 38 (23–52) μm , respectivamente. Transición del leño temprano al tardío, gradual. Radios separados entre sí por unas 4 (1–7) traqueidas. Radios discontinuos sin trayecto rectilíneo (Figs. 6. E y 8. A). Punteaduras radiales de 17 (14–20) μm x 14 (13–15) μm de diámetro, con la apertura de la aréola circular o elíptica. Coeficiente de achatamiento: $e = d$ (diámetro menor) / D (diámetro mayor) 0,65 (13/20). Uniseriadas, circulares, contiguas, de tipo araucarioide ó espaciadas con tendencia abietinoide, biseriadas, circulares, ocasionalmente opuestas (Fig. 8. B-D). Campos de cruzamiento con punteaduras circulares, contiguas de 4 a 6 y dispuestas en dos hileras (Fig. 9). En CLT, radios leñosos homocelulares, uniseriados y uniseriados parcialmente biseriados los bajos (3–20 células), registrándose con mayor frecuencia los radios de 11 células de altura. Células centrales de los radios ovoides y elípticas las de los extremos. Punteaduras areoladas uniseriadas con apertura circular en las paredes de las traqueidas (Fig. 8. F-G).

Comentarios. La presencia de xilema secundario picnoxílico, punteaduras radiales y campos de cruzamiento de tipo araucarioides permiten determinar este ejemplar como *Agathoxylon*. De entre las numerosas especies de este taxón, este material comparte similitudes con los ejemplares hallados por Brea (1997) en la Formación Paramillo del Triásico Medio y Superior de la localidad de Agua de la Zorra, Mendoza y con el de Gnaedinger & Herbst (2009) de la Formación Roca Blanca, perteneciente al Jurásico Inferior situada en la provincia de Santa Cruz. El tipo y

la seriación de las punteaduras en las paredes radiales y tangenciales de las traqueidas y los campos de cruzamiento del material analizado muestran una mayor concordancia con el ejemplar descrito por Brea (1997), al presentar por campo de 3 a 9 punteaduras desordenadas o a veces alineadas en hileras verticales. Sin embargo, el ejemplar estudiado por Gnaedinger & Herbst (2009) presenta de 1 a 8 punteaduras dispuestas irregularmente, a veces alineadas de a dos o tres. Un rasgo sobresaliente del espécimen estudiado y no compartido, o al menos ausente en los ejemplares anteriormente mencionados, es la ubicación de las punteaduras biseriadas opuestas en los márgenes de la pared radial de una traqueida, pero al no repetirse en otras células traqueales, no amerita diferenciarlo en otra especie. Cabe mencionar también que en este material el límite de anillos de crecimiento está ausente, posiblemente porque no hubo una estacionalidad marcada. Se lo ha comparado con *A. lamaibandianus* Crisafulli & Herbst (2011), pero la diferencia principal con esta especie se debe a la ausencia de punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas (Tabla 2).

CONSIDERACIONES FINALES

Consideraciones paleobotánicas

En este trabajo se determinaron maderas gimnospermas con médulas preservadas de afinidad incierta: *Chapmanoxylon jamuriense* y *Megaporoxylon kaokense* además de otras que han conservado solo el xilema secundario cuyos caracteres se asemejan a los de las Araucariaceae: *Agathoxylon protoaraucana* y *Agathoxylon* sp. Todas ellas incluidas en el orden Pinales.

Estos taxones se suman a los que Crisafulli

Tabla 2. Comparación entre los especímenes de *Agathoxylon protoaraucana* hallados en la Fm. Llantenes y en otras formaciones de la Argentina.

Fm/ Provincia		XILEMA SECUNDARIO		
		Punteaduras radiales y tangenciales en las traqueidas	Radios homogéneos uniseriados	Punteaduras en campos de cruzamientos
<i>Agathoxylon protoaraucana</i> (Brea) Gnaedinger & Herbst 2009	Llantenes/ Mendoza	CLRd: 1-seriadas, circulares, contiguas y espaciadas con tendencia abietinoide y punteaduras 2- seriadas, circulares, opuestas dispuestas en los márgenes de la pared. CLTg: 1-seriadas	3-20 células (11) y uniseriados parcialmente biseriados	4 a 6 dispuestas en dos hileras, circulares y contiguas
	Paramillo/ Mendoza	CLRd: 1-2 seriadas, separadas o comprimidas, circular o poligonales alternas y sub- opuestas. CLTg: 1-2 seriadas	2-9 células (5)	3 a 9 (4-6), desordenadas, a veces alineadas en hileras verticales
	Roca Blanca/ Santa Cruz	CLRd: 1-seriadas, contiguas y espaciadas. Raras 1-seriadas parcialmente biseriadas, circulares, tipo araucarioide CLTg: 1-seriadas o solitarias	1-19 (4) y uniseriados parcialmente biseriados	1 a 8 dispuestas irregularmente, a veces alineadas en dos o tres hileras

& Herbst (2010) describieron para la misma formación: una afín a las Araucariaceae, *Agathoxylon dallonii* (Boureau) Crisafulli & Herbst (2010); un representante afín a las Podocarpaceae, *Podocarpoxyylon tikiense* Ram-Awata & Rajanikanth (2007) y otro con características anatómicas semejante a las formas más antiguas de las Taxaceae, *Prototaxoxylon intertrappeum* Prakash & Srivastava (1961) (Philippe *et al.*, 2019); así como un leño perteneciente al Orden Ginkgoales, *Baieroxylon chilensis* Torres & Philippe (2002). Además, este acervo xilológico se vio incrementado por Gnaedinger & Zavattieri (2020) quienes estudiaron las xilofloras del Grupo Tronquimalal determinando *Agathoxylon lamaibandianus* Crisafulli & Herbst (2011) y dos especies correspondientes a las Cupressaceae: *Cupressinoxylon llantenesense* Gnaedinger & Zavattieri (2020) y *Protojuniperoxylon ischigualastense* (Bonetti) Bodnar & Artabe (2007) para la Formación Llantenes. *A. lamaibandianus* se repite en la infrayacente Formación Chihuido junto a *Agathoxylon cozzoi* Gnaedinger & Zavattieri (2020) (Tabla 3).

Consideraciones bioestratigráficas

Esta asociación de maderas coincide en parte con varias formaciones coetáneas de Sudamérica, como las de La Coipa, La Ternera y las Breas en el norte de Chile (Lutz *et al.*, 1999, 2001, 2003), la Formación Caturrita en el Sudeste de Brasil y la Formación Laguna Colorada en el sur de Argentina (Crisafulli & Herbst, 2011).

Agathoxylon protoaraucana fue registrado en las formaciones Paramillo en el Triásico Medio-Superior de Mendoza y Roca Blanca en el Jurásico Inferior de Santa Cruz. Gnaedinger & Herbst (2009) encontraron elementos arbóreos afines a las Araucariaceae, Cupressaceae, Taxaceae y Ginkgoales como en las asociaciones mencionadas más arriba.

Sin embargo, es éste el primer registro de *Chapmanoxylon jamuriense* y *Megaporoxylon kaokense* para el Triásico Superior de Argentina, estando presentes en la coetánea Formación Caturrita de Brasil constituyendo la importante flora de "bosques de altura" (*upland forests*) del que es parte asimismo la lignoflora del Norte de Chile (Lutz *et al.*, 2001; Crisafulli & Herbst, 2008 y Crisafulli *et al.*, 2016).

A su vez, los componentes de esta xilotaoflora son comunes en los bosques pérmicos de las formaciones Solca (La Rioja), Tres Islas (Uruguay) y Tacuary (Paraguay) donde están presentes *Chapmanoxylon*, *Baieroxylon* y *Agathoxylon*, lo que indica que son taxones fósiles muy frecuentes.

Megaporoxylon kaokense fue hallado en el Pérmico de Namibia (África), en la Formación Alan Nunatak de Antártida (Maheshwari, 1972) y con su registro en la Formación Llantenes amplía su distribución geográfica.

Todas las especies aquí descritas son exclusivamente gondwánicas (Fig. 10). Sin embargo, cabe señalar que *Podocarpoxyylon*, *Prototaxoxylon* y *Agathoxylon* son cosmopolitas y géneros de am-

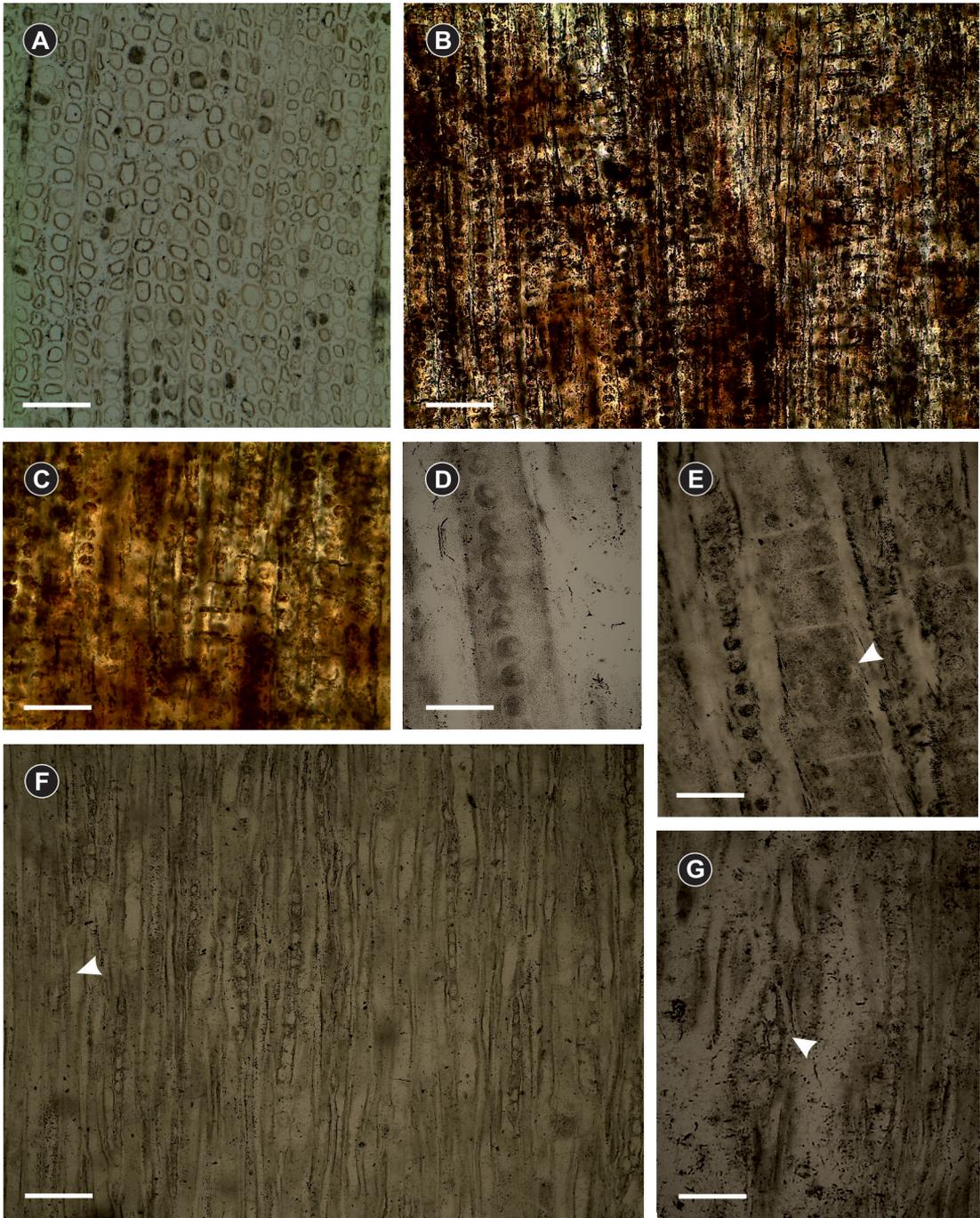


Fig. 8. A-G. *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst. CT. del leño (MCNAM-PB 1535 a). A. Detalle de las traqueidas y radios. B-E. CLRD. (MCNAM-PB 1535 b). B-D. Detalle de las punteaduras araucarioides areoladas, uniseriadas en las paredes traqueidales. E. A la izquierda de la figura, punteaduras uniseriadas y a la derecha punteaduras biseriadas dispuestas en los márgenes de las traqueidas (flecha). F-G. CLTg. del xilema secundario (MCNAM-PB 1535 c). F. Frecuencia y distribución de los radios uniseriados y punteaduras circulares areoladas uniseriadas en la pared de la traqueida (flecha). G. Radio uniseriado parcialmente biseriado (flecha). Escala: A: 160 μm ; B, F, G: 120 μm ; C: 80 μm , D: 45 μm ; E: 30 μm .

Tabla 3. Distribución estratigráfica y geográfica de las especies de la Formación Llantenes en el Gondwana. Los taxones escritos en **negrita** corresponden a los hallados en este trabajo y los escritos en **naranja** a los encontrados en trabajos anteriores. Abreviaturas: Pm=Pérmico, Tr= Triásico, Jr= Jurásico.

Taxón		<i>Agathoxylon dallonii</i>	<i>Agathoxylon lamaibandianus</i>	<i>Agathoxylon sp.</i>	<i>Agathoxylon protoarucana</i>	<i>Baieroxylon chilensis</i>	<i>Cupressinoxylon llantenesense</i>	<i>Chapmanoxylon jamuricense</i>	<i>Megaporoxylon kaokense</i>	<i>Podocarpoxylon tikiense</i>	<i>Protojuniperoxylon ischigualastense</i>	<i>Prototaxoxylon intertrappeum</i>
Formación / Procedencia												
Argentina	Llantenes / Mendoza	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr	Tr
	Paramillo / Mendoza				Tr							
	Roca Blanca / Santa Cruz				Jr							
	La Matilde / Santa Cruz	Jr										Jr
	Laguna Colorada / Santa Cruz	Tr	Tr									
	Cañadón Asfalto / Chubut					Jr						
	Solca / La Rioja							Pm				
	Ischigualasto / San Juan										Tr	
Brasil	Caturrita							Tr	Tr			
Chile	La Coipa Quebrada del Pobre					Jr						Tr
Paraguay	Tacuary							Pm				
Uruguay	Tres Islas							Pm				
África	Tchad	Pm										
	Egipto	Pm										
	Namibia								Pm			
Antártida	Monte Glossopteris							Pm				
India	Raniganj							Pm				Pm
	Tiki									Tr		

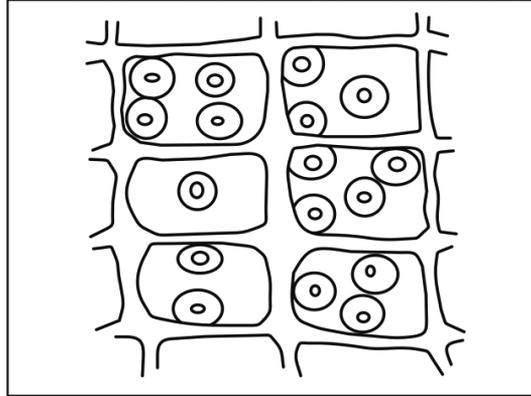


Fig. 9. *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst. CLRa. Esquema de los campos de cruzamiento.

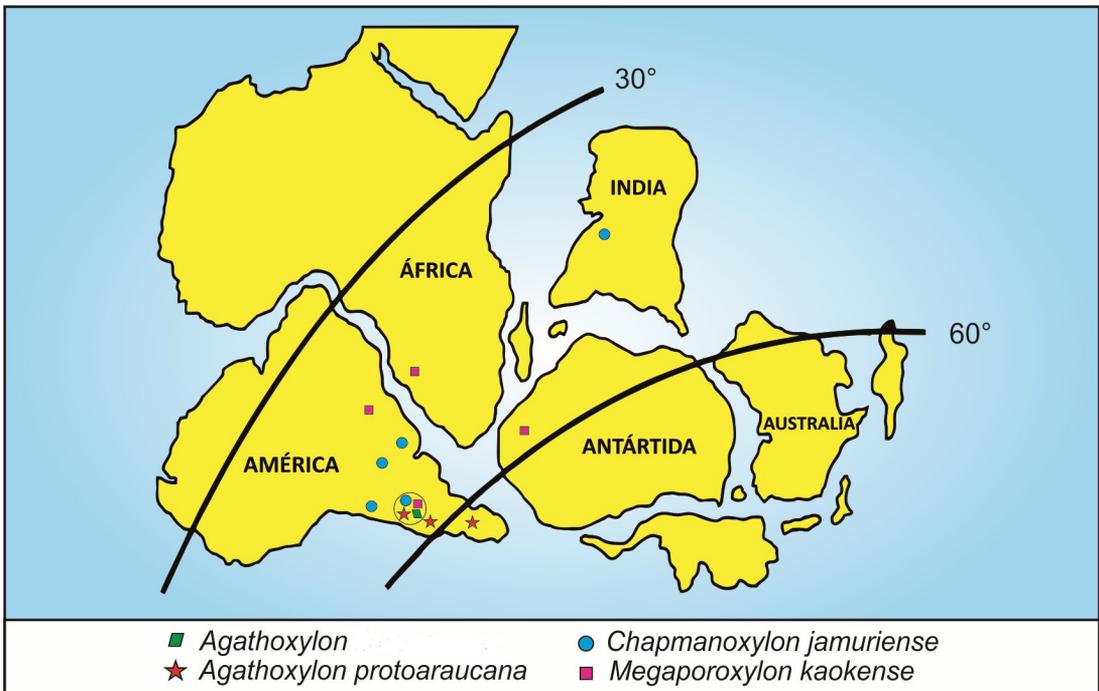


Fig. 10. Mapa esquemático de la distribución geográfica de las especies descritas en este trabajo en los subcontinentes del Gondwana.

plio biocrón pues se extendieron desde el Pérmico hasta el Neógeno.

Consideraciones paleoambientales

Los anillos de crecimiento aportan información para caracterizar las condiciones climáticas por las que atravesaron estos leños. La identificación en estas maderas de anillos Tipo D y Tipo 0 de acuerdo a la clasificación de Creber & Chaloner (1984) en Brisson *et al.* (2001) in-

dican condiciones climáticas favorables para el crecimiento, con buena disponibilidad hídrica. *Chapmanoxylon jamuriense*, *Agathoxylon* sp. y *Agathoxylon protoaraucana*, poseen anillos Tipo 0 que reflejan estaciones de crecimiento relativamente uniformes, sin variaciones marcadas como *Agathoxylon dallonii* y *Podocarpoxyton tikiense*, descritos ya para esta xiloflora por Crisafulli & Herbst (2010).

Agathoxylon lamaibandianus, *Cupressi-*

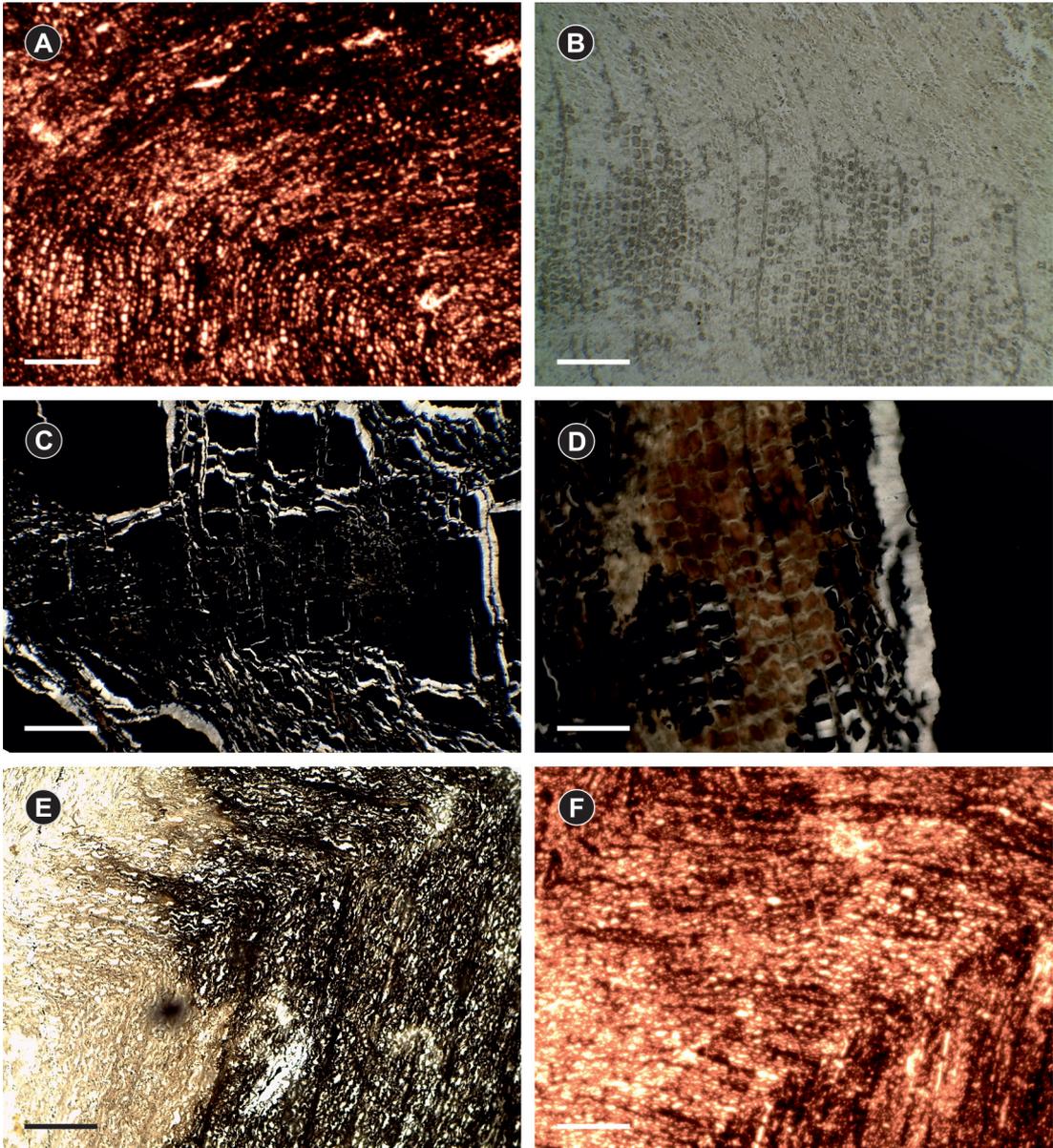


Fig.11. A-D. CT. del leño. A-B. *Shearing zones* A. *Agathoxylon* sp. (MCNAM-PB 1536 a). B. *Agathoxylon protoaraucana* (Brea) Gnaedinger & Herbst. (MCNAM-PB 1535 a). C-D. *Agathoxylon* sp. (MCNAM-PB 1534 a), infiltraciones de óxido de hierro en las traqueidas de una madera indeterminada del mismo sitio fosilífero. E-F. *S-shaped linear rows*. E. *Megaporoxylon kaokense* Kräusel. (MCNAM- PB 1517 a) F. *Agathoxylon* sp. (MCNAM- PB 1534 a).

noxylon llantenesense, *Protojuniperoxylon ischigualastense* (Gnaedinger & Zavattieri, 2020), *Baieroxylon chilensis*, *Prototaxoxylon intertrapeum* (Crisafulli & Herbst *op. cit.*) y *Megaporoxylon kaokense* desarrollaron anillos Tipo D, lo que significa que el límite entre el leño temprano y tardío es más marcado. Se observan

en promedio 4 hileras de traqueidas correspondientes al leño tardío.

Los resultados obtenidos en este trabajo ratifican lo expresado por Volkheimer & Papú (1993) al estudiar la composición de la microflora que refleja “condiciones de un clima por lo menos localmente húmedo” y que fuera enunciado por

Crisafulli & Herbst (2010).

La composición xilotaoflorística de la Formación Llantenes, que señala condiciones de clima templado cálidas y húmedas, permite deducir que habría existido en la región estudiada una paleocomunidad que representaría una asociación higromesofítica a mesoxerofítica semejante a las otras formaciones donde estaban citadas estas especies, en opinión de Agashe & Prasad (1989).

Consideraciones tafonómicas

A causa de los procesos de transporte y enterramiento sufridos se visualizan atributos morfo-anatómicos de importancia tafonómica en estas maderas (Fernández López, 2000). Se observa en corte transversal compresión en diferentes direcciones, ocasionando deformación del xilema secundario. *Agathoxylon* sp. y *A. protoaraucana* presentan *shearing zones*, que son sectores del leño temprano que sufrieron, al tiempo de la fosilización, deformación o deslizamiento por acción de una fuerza cortante a consecuencia de que allí las traqueidas son débiles y menos resistentes (Erasmus, 1976). Estos elementos xilemáticos pueden ser fácilmente infiltrados por diversas sustancias como óxido de hierro, siguiendo un típico patrón oblicuo, por lo que son observables a simple vista como una banda tangencial de diferente tonalidad.

Otro carácter tafonómico es la producción de *S-shaped linear rows* (Maheshwari, 1972). Es otra manera particular de disposición de los elementos xilemáticos en *zig-zag* (Fig. 11. A-F).

Consideraciones evolutivas

Desde el punto de vista evolutivo los rasgos anatómicos de las maderas estudiadas muestran un modelo araucariode-mixto-abietinoide, característico de las maderas coetáneas, lo cual contribuye a ratificar la edad Triásico Superior para esta formación. Estas consideraciones también se arriban a través de la flora de impresiones, y por los elementos de la microflora con especies típicas como la presencia del polen de *Classopollis* que llega hasta el Daniano (Barreda *et al.*, 2012).

CONCLUSIONES

El estudio de las maderas procedentes de la Formación Llantenes aflorante en la localidad Cerro Chihuido del Grupo Tronquimalal (Mendoza) permitió arribar a la conclusión de que la xilotaoflora del Triásico de la Formación Llantenes fue más diversa que la conocida hasta

el presente.

La identificación de los rasgos anatómicos diagnósticos condujo a la determinación sistemática de cuatro taxones fósiles de gimnospermas *sensu lato*.

Asimismo, los componentes de esta asociación de Araucariaceae, Podocarpaceae, Cupressaceae, Ginkgoales y maderas afines a las Taxaceae cuyos rasgos anatómicos muestran un modelo araucariode-mixto-abietinoide, han sido registrados en yacimientos de India, Brasil, Argentina y Chile, ratificando por otra parte la edad Triásico superior de esta unidad estratigráfica.

Las condiciones templado cálidas y húmedas inferidas por la información sedimentológica y por la paleoflora permiten enunciar que en la Formación Llantenes se habría desarrollado una asociación higromesofítica a mesoxerofítica similar a los otros yacimientos donde se registraron las especies aquí preservadas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue parcialmente financiado por el PI 2018 F013 de la SGCYT- UNNE. Las autoras desean expresar su agradecimiento al Lic. Guillermo Campos y al Museo "Pedro Cornelio Moyano" de la ciudad de Mendoza, quienes brindaron los números de los materiales para ser asignados a esa Colección y a la señorita María Laura Sanchez Negrette por la realización de las figuras. Extienden su agradecimiento al Comité Editor y a la dedicada labor del Dr. Ezequiel Vera y del revisor anónimo quienes con sus sugerencias contribuyeron a mejorar la calidad de este aporte.

BIBLIOGRAFÍA

- Agashe, S. & K. Prasad. 1989. Studies in fossil gymnospermous Woods, part 7: Six new species of Lower Gondwana (Permian) gymnospermous woods from Chandrapur district, Maharashtra state, India. *Paleontographica B* 138: 71–102.
- Archangelsky, S. & D. Brett. 1963. Studies on Triassic fossil plants from Argentina. II *Michelilloa waltonii* nov. gen. et sp. from the Ischigualasto Formation. *Annals of Botany* 27: 147–154.
- Artabe, A. & M. Brea. 2003. A new approach to *Corystospermales* based on petrified stems from the Triassic of Argentina. *Alcheringa* 27: 209–229.
- Artabe, A., E. Morel, L. Spalletti & M. Brea. 1998. Paleosambientes sedimentarios y paleoflora asociada en el Triásico tardío de Malargüe, Mendoza. *Revista Asociación Geológica Argentina* 53: 526–548.
- Artabe, A., M. Brea & A. Zamuner. 1999. *Rhexoxylon brunoi* Artabe, sp. nov., a new Triassic *Corysto-*

- sperm from the Paramillo de Uspallata, Mendoza, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 105: 63–74.
- Barreda, V., N. Cúneo, P. Wilf, E. Currano, R. Scasso, H. Brinkhuis. 2012. Cretaceous/Paleogene floral turnover in Patagonia: Drop in diversity, low extinction, and a *Classopollis* Spike. *PLoS ONE* 7 (12): e52455.
- Bodnar, J. 2008. Nueva interpretación del material tipo de *Protocircoporoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Vogellehner, leño fósil del Triásico Superior de Barreal, San Juan, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*: 123.
- Bodnar, J. & A. Artabe. 2007. Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 44: 303–319.
- Bodnar, J. & E. Coturel. 2012. El origen y diversificación del crecimiento cambial atípico en plantas fósiles: procesos del desarrollo involucrados. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 47: 33–70.
- Bodnar, J., A. Iglesias, C. Colombi & J. Drovandi. 2019. Stratigraphical, sedimentological and palaeofloristic characterization of the Sorocayense Group (Triassic) in Barreal depocenter, San Juan Province, Argentina. *Andean Geology* 46: 567–603.
- Bodnar, J., D. Ruiz, A. Artabe, E. Morel & D. Ganuza. 2015. Voltziales y Pinales (= Coniferales) de la Formación Cortaderita (Triásico Medio), Argentina, y su implicancia en la reconstrucción de las coníferas triásicas. *Revista Brasileira de Paleontologia* 18: 141–160.
- Bonetti, M. 1966. *Protojuniperoxylon ischigualastensis* sp. nov. del Triásico de Ischigualasto (San Juan). *Ameghiniana* 4: 211–218.
- Brea, M. 1997. Una nueva especie fósil del género *Araucarioxylon* Kraus 1870 emend. Maheshwari 1972 del Triásico de Agua de la Zorra, Uspallata, Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 34: 485–496.
- Brisson, A., M. Philippe & F. Thevenard. 2001. Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology* 27: 531–538.
- Cabral Kloster, A. & S. Gnaedinger. 2018. Coniferous wood of *Agathoxylon* from the La Matilde Formation, (Middle Jurassic), Santa Cruz, Argentina; Paleontological Society. *Journal of Paleontology* 92: 546–567.
- Cole T., J. Bachelier, H. Hilger & D. Medan. 2017. Filogenia de las Traqueófitas- Plantas Vasculares- Sistemáticas y características. Spanish versión of the Tracheophyte- Phylogeny. www.researchgate.net/publication/312232129_15/10/2018
- Creber, G. & W. Chaloner. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review* 50: 358–448.
- Crisafulli, A. 2003. Nuevos registros de la xilotaoflora de la Formación Yaguari, Pérmico Superior de Uruguay. *Revista Museo Argentino Ciencias Naturales n. s. 5*: 169–180.
- Crisafulli, A. & R. Herbst. 2008. Maderas gimnospermas de la Formación Solca (Pérmico Inferior), provincia de La Rioja, Argentina. *Ameghiniana* 45: 737–751.
- Crisafulli, A. & R. Herbst. 2010. Leños gimnospermas de la Formación Llantenes (Triásico Superior), provincia de Mendoza, Argentina. *GAEA, Journal of Geoscience* 6: 14–20.
- Crisafulli, A. & R. Herbst. 2011. La flora triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia). Parte VIII. Leños fósiles. *Ameghiniana* 48: 78–102.
- Crisafulli, A. & A. Lutz. 2008. Un nuevo tallo perminalizado de Equisetales de la Formación Los Rastros (Triásico Medio Superior), provincia de San Juan, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.* 10: 71–79.
- Crisafulli, A., R. Herbst & L. Manza Stortti. 2009. Maderas gimnospermas de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior) de Uruguay. *GAEA, Journal of Geoscience* 5: 1–14.
- Crisafulli, A., T. Dutra & R. Herbst. 2012. New fossil (*in situ*) wood from the Upper Triassic Caturrita Formation from São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil. En: Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, 15, Corrientes. *Ameghiniana (Suplemento)* 49: R 112.
- Crisafulli, A., R. Herbst & T. Dutra. 2016. *In-situ* Late Triassic fossil conifer woods from the fluvial channel deposits of Saturno River (Caturrita Formation, Rio Grande do Sul, Brazil). *GAEA, Journal of Geoscience* 9: 37–46.
- Crisafulli, A., R. Herbst & T. Dutra. 2018. New gymnosperm wood fossils, a seed-ovule structure, and a new generic affinity to *Cedroxylon canoasense* Rau from the Permian and Triassic–Jurassic of Southern Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia* 21: 47–62.
- Dohms, M. 1976. Nova madeira de Gimnosperma do Permiano do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Geociencias* 6: 164–181.
- Dumortier, B. 1829. *Analyse des Familles des Plantes, avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent*. Tournay, Casterman, 104 pp.
- Endlicher, S. 1847. Synopsis Coniferarum II. Abietineae fossils Sangalli, Schleitlin y Zollikofer : 383–406. Sangalli.
- Erasmus, T. 1976. On the anatomy of *Dadoxylon arberi* Seward, with some remarks on the phylogenetical tendencies of its tracheid pits. *Paleontologia Africana* 19:127–133.
- Fernández López, S. 2000. *Temas de Tafonomía. Depto de Paleontología*. Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, España, 167 pp.
- García Esteban, L., P. de Palacios de Palacios, A. Guindeo Casasús, L. García Esteban, I. Lázaro Durán, L. González Fernández, Y. Rodríguez Salvador, S. Fernández García, I. Bobadilla Maldonado & A. Camacho Atalaya. 2002. *Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especies*. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, 421 pp.
- García Esteban, L., A. Guindeo Casasús, C. Perez Oramas & P. de Palacios de Palacios. 2003. *La madera*

- y su anatomía. Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, 327 pp.
- Gnaedinger, S. 2007. Podocarpaceae woods (Coniferales) from Middle Jurassic La Matilde Formation, Santa Cruz Province, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 147: 77–93.
- Gnaedinger, S. & R. Herbst. 2009. Primer registro de maderas gimnosperómicas de la Formación Roca Blanca (Jurásico inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana* 46: 59–71.
- Gnaedinger, S. & A. Zavattieri. 2015. Paleoflora de la Formación Llantenes (Triásico Superior) provincia de Mendoza, Argentina. Nuevos Registros. XVI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología. La Plata. *Ameghiniana* 52, Suplemento Resúmenes: 34.
- Gnaedinger, S. & A. Zavattieri. 2020. Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 94: 387–416.
- Gorozhankin, I. 1904. *Lektsii po morfologii i sistematike arhegonialnykh rastenij. II, Pteridophyta, I, Archispermatae*. Mamonto, Moscow: 119 pp.
- Gothan, W. 1904. Zur anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. En: H. Gagel, Über einige Bohrungsergebnisse und ein neues pflanzensführendes Interglazial aus der gegend Von Elmshorn. *Preussisches Geologisches Landesamt und Bergakademie* 25: 246–281.
- Groeber, P. 1929. *Líneas fundamentales de la geología de Neuquén, sur de Mendoza y regiones adyacentes*. Dirección Nacional de Geología y Minería, Buenos Aires. Publicación 58, 110 pp.
- Groeber, P. 1946. Observaciones geológicas a lo largo del meridiano 70°. 1. Hoja Chos Malal. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 1: 177–208.
- Hartig, T. 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntniss der Norddeutschen Braunko Flora. *Botanische Zeitung* 6: 185–190.
- Hass, H. & N. Rowe. 1999. Thin sections and wafering. En: Jones T. & N. Rowe (ed.), *Fossil plants and spores: modern techniques*. Geological Society, pp. 76–81, London.
- Herbst, R. 1994. A new genus of Thamnopteroid ferns (Osmundaceae, Filicales) from the Upper Triassic Carrizal Formation of Marayes, Province San Juan, Argentina. *Acta Geologica Leopoldensia* 17: 93–107.
- IAWA. 2004. List of microscopic features for softwood identification. En: Richter, H., D. Grosser, I. Heinz & P. Gasson (eds.), *International Association Wood Anatomist Journal* 25: 1–70.
- Kenrick, P. & P. Crane. 1997. *The origin and early diversification of land plants: a cladistic study*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC, 441 pp.
- Kräusel, R. 1949. Die fossilen Koniferen-Hölaer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon* Kraus) II. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölaer. *Palaeontographica B* 89: 83–203.
- Kräusel, R. 1956. Der “Versteinerte Wald” en Kaokoveld, Südwest Africa. *Senkenbergiana Lethaea* 37: 411–445.
- Kräusel, R. & P. Range. 1928. Beiträge zur Kenntniss der Karru- Formation Deutsch- Südwest- Afrikas. *Beitrag Geologie Erforsch* 20: 1–54.
- Kräusel, R., P. Maithy & H. Maheshwari. 1961. Gymnospermous woods with primary structures from Gondwana rocks – a review. *The Paleobotanist* 10: 97–107.
- Lepekhina, V. & A. Yatsenko. 1966. Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic Plants. *Taxon* 15: 66–70.
- Leiva Verón, V., A. Crisafulli, R. Herbst, V. Filippi & S. Molina. 2012. Guavirá, una nueva localidad con maderas fósiles de la Formación Tacuary (Pérmico Superior) de Paraguay. *GAEA, Journal of Geosciences* 8: 67–81.
- Lutz, A. 2006. *Paleoflora de la Formación Carrizal (Triásico Medio-Superior), Cuenca de Marayes- El Carrizal, provincia de San Juan, Argentina*. Tesis Doctoral, Universidad Nacional del Nordeste, 169 pp. Inédito.
- Lutz, A. & R. Herbst. 1992. Una nueva especie de *Rhexoxylon* del Triásico de Barreal, San Juan, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina* (8º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología). Publicación especial 2 Actas: 73–76.
- Lutz, A., A. Crisafulli & R. Herbst. 1999. Gymnospermous woods from the Upper Triassic of northern Chile. *The Palaeobotanist* 48: 31–38.
- Lutz, A., A. Crisafulli & R. Herbst. 2001. Contribución al estudio xiloflorístico de Formación La Ternera (Chile). *Ameghiniana* 38: 119–127.
- Lutz, A., A. Crisafulli & R. Herbst. 2003. *Vladiloxylon troncosoi* nov. gen. et sp. (Cycadales) de la Formación La Ternera (Triásico Superior), 3ª Región Chile. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales n.s.* 5: 31–38.
- 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*, 138: 1–43.
- Marguerier, J. 1973. Paléoxylologie du Gondwana Africain: étude et affinités du genre *Australoxylon*. *Palaeont. Afr.* 16: 37–58.
- Menéndez, A. 1956. *Protophyllocladoxylon cortaderitaensis* sp. nov. tronco fósil del Triásico de Barreal (provincia de San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 11: 272–280.
- Menéndez, A. 1951. La flora Mesozoica de la Formación Llantenes (Provincia de Mendoza). *Revista Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Botánicas* 2: 147–261.
- Mussa, D. 1982. *Lignitafofloras permianas da bacia do Paraná, Brasil (Estados da São Paulo e Santa Catarina)*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, Instituto de Geociências, Brasil, 463pp.
- Pant, D. & V. Singh, 1987. Xylotomy of some woods

- from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica B* 203: 1–82.
- Phillippe, M. 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (NE-France). Systematique et biogeographie. *Palaeontographica B* 236: 45–103.
- Phillippe, M. & M. Bamford, 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148: 184–207.
- Phillippe, M., M. Afonim, S. Delzon, G. Jordan, K. Terada, M. Thiébaud. 2019. A paleobiogeographical scenario for the Taxaceae based on a revised fossil wood record and embolism resistance. *Review of Palaeobotany and Palynology* 263: 147–158.
- Prakash, U. & S. Srivastava. 1961. On a gymnospermous fossil woods from Sitapuri District Dhar in Madhya Pradesh. *The Palaeobotanist* 10: 10–17.
- Pujana, R.; M. Raffi & B. Olivero. 2017. Conifer fossil woods from the Santa Marta Formation (Upper Cretaceous), Brandy Bay, James Ross Island, Antarctica. *Cretaceous Research* 77: 28–38.
- Ram-Awata & A. Rajanikanth. 2007. Triassic conifer wood from the Tiki Formation, South Rewa Basin, Madhya Pradesh, India. *The Palaeobotanist* 56: 127–132.
- Spalletti, L. 1997. Sistemas deposicionales fluvio-lacustres en el rift triásico de Malargüe (sur de Mendoza, República Argentina). *Anales Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 49: 109–124.
- Stipanovic, P. 1949. La Serie de Llantenes en Mendoza Sur. Su edad y sus niveles plantíferos. *Revista Asociación Geológica Argentina* 4: 218–234.
- Stipanovic, P. 1966. El Jurásico en Vega de la Veranada (Neuquén), el Oxfordense y el diastrofismo divisiario (Agassiz-Yaila) en la Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 20: 403–478.
- Stipanovic, P. 1979. El Triásico del valle del río de Los Patos (provincia de San Juan). En: Turner, J. (ed.), *2° Simposio de Geología Regional Argentina*, Academia Nacional de Ciencias 1: 695–744.
- Stopes, M. 1916. An early type of the Abietineae (?) from the Cretaceous of New Zealand. *Annals of Botany* 30: 111–125.
- Tidwell, W. & G. Munzing. 1995. Gymnospermous woods from the Lower Permian Hueco Formation of South Central, New Mexico. Early Permian footprints and facies. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin* 6: 91–100.
- Torres, T. & M. Philippe. 2002. Nuevas especies de *Agathoxylon* y *Baieroxylon* del Lias de La Ligua (Chile) con una evaluación del registro paleoxilológico en el Jurásico de Sudamérica. *Revista Geológica de Chile* 29: 151–165.
- Vallejos Leiz, L., A. Crisafulli & S. Gnaedinger. 2019. Primeros registros de maderas petrificadas de la Formación Hilario, (Triásico Superior), San Juan, Argentina. *Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*. Noviembre. La Plata.
- Vera, E., V. Perez Loinaze, M. Llorens, M. Paez & M. Passalia. 2019. Fossil woods with coniferalean affinities from the Upper Cretaceous (Campanian Maastrichtian) Puntudo Chico Formation, Chubut Province, Argentina. *Cretaceous Research* 99: 321–333.
- Volkheimer, W. & O. Papú. 1993. Una microflora del Triásico superior de la Cuenca de Malargüe, localidad Llantenes, provincia de Mendoza, Argentina. *Ameghiniana* 30: 93–100.
- Willkomm, M. 1854. *Anleitung zum studium der Wissenschaftlichen Botanik*. Friedrich Fleischer, Leipzig, 530 pp.
- Zamuner, A. & A. Artabe. 1994. Estudio de un leño fósil, *Protocircoporoxylon marianensis*. nov. sp. de la Formación Paso Flores (Neotriásico), provincia de Río Negro, Argentina. *Ameghiniana* 31: 203–207.

Doi: 10.22179/REVMACN.23.707

Recibido: 6-X-2020
 Aceptado: 10-V-2021