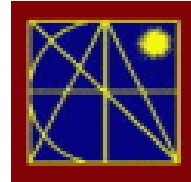


UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES Y
AGRIMENSURA
Departamento de Biología - Área Ciencias de la Tierra



TRABAJO FINAL DE GRADUACIÓN

“ESTUDIO ANATÓMICO DE MADERAS DEL GRUPO INDEPENDENCIA (PÉRMICO) DE PARAGUAY”



Licenciatura en Ciencias Biológicas. Orientación Paleontología

Alumna: Vallejos Leiz, Laura Soledad

Directora: Dra. Crisafulli, Alexandra María Cristina

Co-director: Dr. Herbst, Rafael

Lugar: Laboratorio de Sedimentología (FACENA-UNNE) y Área de Paleontología de CECOAL-CONICET-UNNE.

2017

DEDICATORIA

Dedico este trabajo a mi gran compañero de vida Martín Maidana, quien me brindó colaboración, fuerza y sobre todo mucho amor en los últimos años de la carrera.

A Silvia Vallejos, una amiga especial que me permitió seguir estudiando en los momentos difíciles.

A mi hermano mellizo querido Julio Vallejos Leiz, quien es la persona que más soñaba en que me graduara al igual que él de Licenciada.

A mis abuelitas Jorgelina (*Jorge*) y Herminia, que estarán muy orgullosas en el Cielo.

A mis padres Juan y Manuela, quienes son la fortaleza más grande de mi ser, para emprender este camino de estudio en la Universidad y especialmente en el campo científico de la vida en la tierra.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco con mucho cariño y respeto hacia las siguientes personas:

A mi Directora del presente Trabajo Final de Graduación, la Dra. Alexandra Crisafulli que con mucho cariño, amor y dedicación dispuso su tiempo para mí, para formarme en el campo de la paleoxilología.

A mi Co-Director, Dr. Rafael Herbst, por compartir sus conocimientos y dedicación en sus últimos momentos, al cual siempre lo tendré presente en mí.

A la Dra. Lilia Mautino por introducirme en el mundo de la Paleobotánica.

A la Dra. Silvina Garralla por hacerme conocer la Palinología actual, fósil y todos los conocimientos que se pueden alcanzar con su estudio.

A las Dra. Silvia Gnaedinger y Lic. Noemí Gómez, por permitirme utilizar el laboratorio de Xilología y compartir sus conocimientos en el campo trabajado.

A las chicas del grupo de Xilología del Cecoal del Laboratorio 13, Johana, Mercedes, Valeria y Paola por brindarme apoyo y mucha fuerza para finalizar el trabajo.

A mis padres, hermanos, suegros, cuñados, amigos y compañeros de la facultad por la fortaleza inmensa que siempre me dieron para seguir en la carrera y nunca bajar los brazos.

ÍNDICE

| | |
|---|----|
| 1)- RESUMEN | 5 |
| 2)- INTRODUCCIÓN | 6 |
| 3)- OBJETIVOS: GENERAL Y PARTICULARES | 7 |
| 4)- HIPÓTESIS | 7 |
| 5)- ANTECEDENTES | 8 |
| 5. A. Marco geológico | 8 |
| 5. B. Formacion Tacuary..... | 8 |
| 5. C. Antecedentes paleontológicos..... | 12 |
| 6)- MATERIALES Y MÉTODOS | 14 |
| 6. A. Mediciones y Terminología..... | 14 |
| 6. B. Características del material..... | 14 |
| 6. C. Caracteres diagnósticos..... | 15 |
| 7)- RESULTADOS | 21 |
| 7. A. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA..... | 21 |
| <i>Tuvichapteris solmsi</i> Herbst..... | 21 |
| <i>Zallesskioxylon uniseriatum</i> Pant y Singh..... | 24 |
| <i>Agathoxylon ningahense</i> (Maheswhari) Crisafulli y Herbst..... | 28 |
| <i>Podocarpoxyton indicum</i> (Bhardwaj) Bose y Maheshwari..... | 30 |
| 7. B. ANALISIS DE LA XILOTAFOFLORA ESTUDIADA..... | 33 |
| 8)- CONCLUSIONES | 39 |
| 9)- BIBLIOGRAFÍA | 40 |
| 10)- ANEXO | 48 |

1. RESUMEN:

Este trabajo aborda el análisis anatómico y sistemático de leños colectados en las sedimentitas de la Formación Tacuary que integra el Grupo Independencia, de edad Pérmico Superior.

Las mismas se ubican geográficamente en la localidad de Siraty, Departamento San Pedro, República del Paraguay. Las maderas fueron estudiadas siguiendo la metodología clásica realizándose cortes petrográficos en las secciones: transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial para ser observadas bajo lupa binocular y microscopio óptico.

Los caracteres y anatómicos observados en los leños fueron analizados y comparados con los descriptos para las maderas de yacimientos coetáneos del Gondwana y los ya estudiados de la misma formación y así poder determinarlas sistemáticamente. Se identificaron los siguientes taxones de Monilophyta (Marattiales): *Tuvichapteris solmsi* Herbst; y de Gymnospermophyta: (Pinales): *Zaleskioxylon uniseriatum* Pant y Singh, *Agathoxylon ningahense* (Maheshwari) Crisafulli y Herbst y *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari.

Se observaron algunos atributos morfológicos de interés tafonómico como *shearing-zones*, *S-shaped linear rows* o configuración en zig-zag presentes al momento de fosilizarse las maderas.

La asociación de leños identificada enriquece el conocimiento paleoxiloflorístico de esta formación, que hasta el momento, además de una taoflora de *Asterotheca* Herbst, alberga maderas afines a las Monilophyta (Filicophyta) y Gymnospermophyta: Cordaitales, Ginkgoales, Pinales: Araucariaceae, Taxaceae y asimismo contribuye a realizar consideraciones paleobotánicas, paleoambientales y evolutivas: a) En la localidad fosilífera de Siraty se registra por primera vez para el Pérmico de Paraguay las especies de Gimnospermae mencionadas. b) La descripción de las características anatómicas de los taxones ubicaron a las maderas en un bosque mesofítico–mesoxerofítico semejante al de otras formaciones coetáneas. c) Se observaron anillos de crecimiento “tipo 0” (Creber y Chaloner, 1984) que resultan de una situación en la cual todos los requerimientos de humedad y temperatura para el crecimiento xilológico están presentes sin marcadas diferencias estacionales. A diferencia de otras localidades de la Formación Tacuary donde se registraron anillos que marcan la aparición de una estación más fría. d) Desde el punto de vista evolutivo se identificaron radios leñosos bajos y punteaduras de tipo mixtas, con tendencia abietinoides. e) Las características evolutivas de sus rasgos anatómicos, el contenido palinológico y la presencia de los taxones identificados en otras en otras xilotaofloras coetáneas confirman la edad pérmica de los taxones estudiados.

Palabras claves: Maderas, Pérmico, Siraty, Tacuary, Paraguay.

2. INTRODUCCIÓN

Este trabajo final de graduación ofrece por primera vez información sobre la xilotaoflora hallada en una nueva localidad de la Formación Tacuary, aflorante en Siraty, en el Pérmico de Paraguay Oriental. Estos leños fueron colectados en la década del 70's por el Dr. Rafael Herbst y el Dr. Jorge Santa Cruz, conjuntamente con pelecípodos e impresiones de plantas y algunas megasporas.

A lo largo de esta contribución se detalla la geología del Grupo Independencia, la descripción xilológica y la determinación sistemática de los taxones hallados a fin de enriquecer el conocimiento de la paleoxiloflora.

El estudio de las maderas fósiles cuando poseen buena preservación, nos permite recopilar información, tanto de las características morfo-anatómicas, las condiciones de vida de la planta, como también aproximarnos al conocimiento de las condiciones ambientales reinantes al momento de la depositación de las sedimentitas portadoras.

Al utilizar los datos paleodendrológicos, de facies y paleoambientes sedimentarios, se puede llegar a inferir con gran detalle el tipo de ambiente y clima donde se desarrollaron las plantas fósiles estudiadas.

En América del Sur se destacan las contribuciones de Kräusel y Dolianiti en la década del 50's y Mussa durante la década del 80's, sobre estudios de leños fósiles del Pérmico de Brasil. En la Argentina, uno de los primeros trabajos realizados con gimnospermas de afloramientos coetáneos, fueron los de Archangelsky en la década de 60's; siguieron los de Crisafulli *et al.* (2000); Crisafulli (2004) y Crisafulli y Herbst (2008), entre otros.

Las xilotaofloras de Gimnospermas de varias formaciones del Pérmico de Uruguay fueron descritas en numerosos trabajos por Crisafulli entre los años 1995 al 2011. Sin embargo, las maderas del Pérmico de Paraguay hasta la fecha, cuentan con una menor cantidad de contribuciones. Sólo aquellas que describen las encontradas en las localidades de Arroyo Vista Alegre y Arroyo Vino (Crisafulli y Herbst, 2009), Guavirá (Leiva Verón *et al.*, 2012) y Santa Isabel (Crisafulli *et al.*, 2013).

Un aspecto interesante es la comparación de estas paleoxilofloras, con otras coetáneas del ámbito gondwánico. Las especies citadas para Paraguay, se registran en otras formaciones de Brasil, Antártida, Uruguay, Argentina, África e India, conformando otra de las asociaciones gondwánicas con leños de diversos taxones comunes (Crisafulli *et al.*, 2011a).

Por lo expuesto anteriormente, el análisis de las maderas de esta nueva localidad de la Formación Tacuary abre interesantes consideraciones sobre estas xilotaofloras ya que se encuentra ubicada a más de 150 km al norte de los sitios fosilíferos mencionados, cuyas asociaciones han sido estudiadas en los trabajos citados más arriba.

Los resultados obtenidos mejoraran el conocimiento de los bosques del Pérmico de esta región del Gondwana, permitiendo corroborar inferencias paleoclimáticas y así establecer correlaciones más fiables con otras áreas del continente.

3. OBJETIVOS

Objetivo general:

- Contribuir al conocimiento de las xilotafloras pérmicas del Cono Sur de Sudamérica y su papel como indicadoras paleoambientales de la misma región.

Objetivos particulares:

- Describir la estructura anatómica de las nuevas maderas de la Formación Tacuary del Grupo Independencia.
- Identificar los taxones presentes.
- Realizar comparaciones con taxones afines.
- Comparar los caracteres anatómicos analizados para establecer una probable correlación con la interpretación sedimentológica y las condiciones ambientales durante la vida de estas plantas.

4. HIPÓTESIS DE TRABAJO

- Los caracteres xilológicos de los leños de la Formación Tacuary que integra el Grupo Independencia, evidencian una correlación sistemática, paleoambiental y temporal con las xilofloras gondwánicas del Cono Sur de Sudamérica

5. ANTECEDENTES DEL GRUPO INDEPENDENCIA

5. A. Marco geológico:

El Grupo Independencia aflora en el Paraguay Oriental como una franja Norte-Sur, en contacto concordante al oeste con sedimentos infrayacentes del Grupo Coronel Oviedo (Carbonífero Superior-Pérmico Inferior), y cubiertos al este por sedimentos mesozoicos de la Formación Misiones (González *et al.*, 1995).

Estratigráficamente está integrado de abajo hacia arriba por 4 formaciones: San Miguel, Tacuary, Tapytá y Tabacué de acuerdo a Wiens (1982) y Pérez Loinaze *et al.* (2010) (Figura 1). No obstante ello, el PROYECTO PAR 83/005 acepta el nombre del Grupo pero sólo reconoce las dos formaciones inferiores: San Miguel y Tacuary como constituyentes del mismo (Fulfaro, 1996).

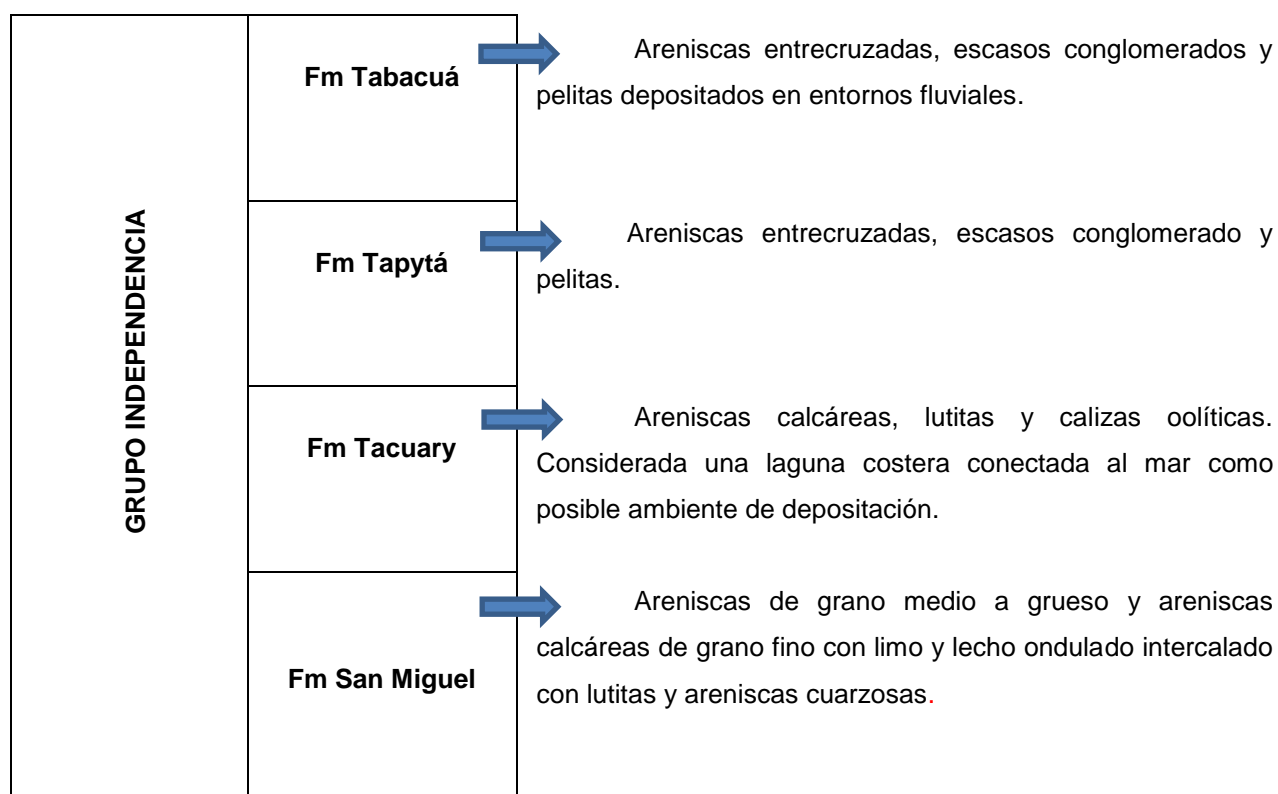


Figura 1. Estratigrafía del Grupo Independencia (Tomado y modificado de Pérez Loinaze *et al.* 2010).

5. B. Formacion Tacuary:

La estratigrafía y sedimentología de la Formación Tacuary ha sido descrita en diversas contribuciones tales como Jalfin, 1986; Muff *et al.*, 1999; Filippi y Báez Presser, 2002; Báez Presser *et al.*, 2004 y Rapalini *et al.*, 2006, entre las más importantes.

En todos estos trabajos, la Formación Tacuary está asignada al Pérmico Superior, edad también aceptada en aportes paleobotánicos previos. Muff *et al.* (1999) la refirieron al Cisurialense (Kunguriense) al estudiar muestras palinológicas. Por su parte, Rapalini *et al.* (2006) sugirieron para esta formación una edad de magnetización cercana a 260 m.a., en el Guadalupiense tardío o Lopingiense temprano.

Esta Formación aflora ampliamente en los departamentos de Guairá, Caaguazú y San Pedro, en las localidades Arroyo Vista Alegre, Arroyo Vino, Cantera Cachimbo, Colonia Independencia (Figura 2. A-

B), Serranía del Ybytyruzú (Figura 3 A-B), Guairá y Siraty. Se han encontrado diversas maderas fósiles en cada una de ellas que se citan en el presente trabajo.

Según el Informe del PROYECTO PAR 83/005, estratigráficamente está constituida por una sucesión rítmica de siltitas, lutitas, areniscas de grano fino y calcáreo, generalmente oolíticas; que comprenden rocas depositadas en un ambiente marino costero de aguas poco profundas. Se las distingue por presentar una gran variedad de colores, desde rosados (predominantes), rojizos, amarillentos, lilas y grises.

Herbst y Leguizamón (1982,84) mencionaron que la sección superior de esta unidad está compuesta por sedimentos constituidos por areniscas cuarzosas blanquecino-grises a rosadas, con estratificación cruzada de origen fluvial, intercaladas por limolitas de colores más oscuros, marrón y gris verdoso (Figuras 3. A-B).



Figuras 2. A-B: A. Cercanías a la localidad fosilífera de la Formación Tacuary en Colonia Independencia (Departamento de Guairá). B. Sitio de maderas petrificadas (Tomado de Crisafulli, 2004).



Figuras 3. A-B. Areniscas intercaladas con laminas de arcilitas, en forma sigmoidal de la Formación Tacuary en cercanías de Serranía del Ybyturuzú (Depto. de Guairá) (Tomado de Cubas *et al.*, 1997).

Los materiales fueron colectados en la localidad de Siraty, en las cercanías de la ciudad de San Estanislao, Depto. San Pedro (Paraguay). Dicha localidad se ubica a 122 metros sobre el nivel del mar, y

sus coordenadas son de $24^{\circ} 41' 0''$ S y $56^{\circ} 32' 0''$ W, donde aflora la Formación Tacuary (Figuras 4. A-B, 5. A-B).

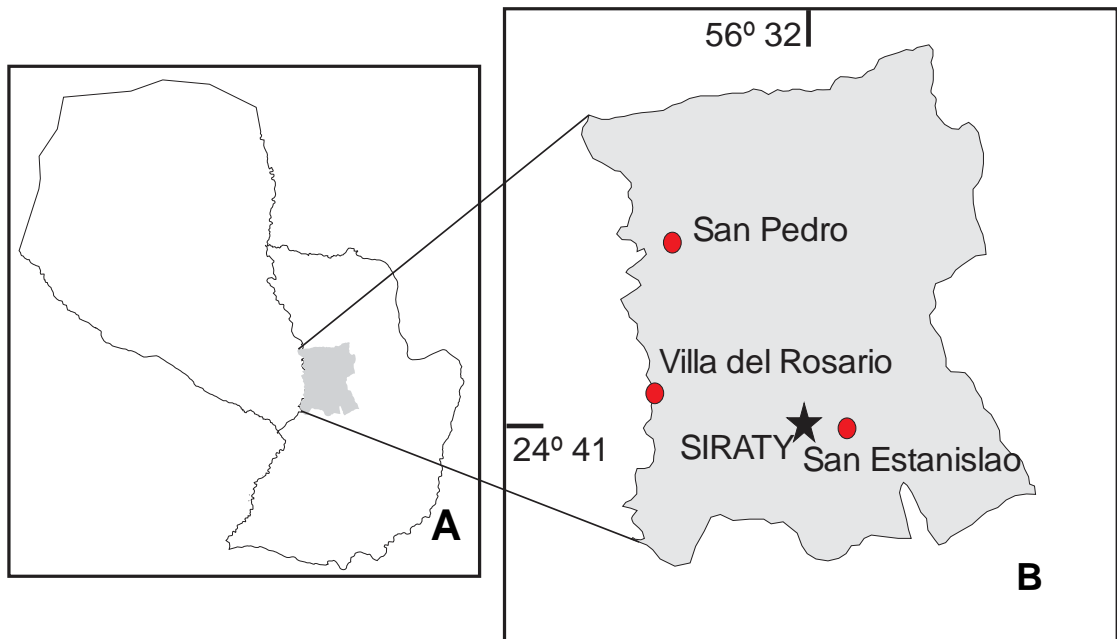
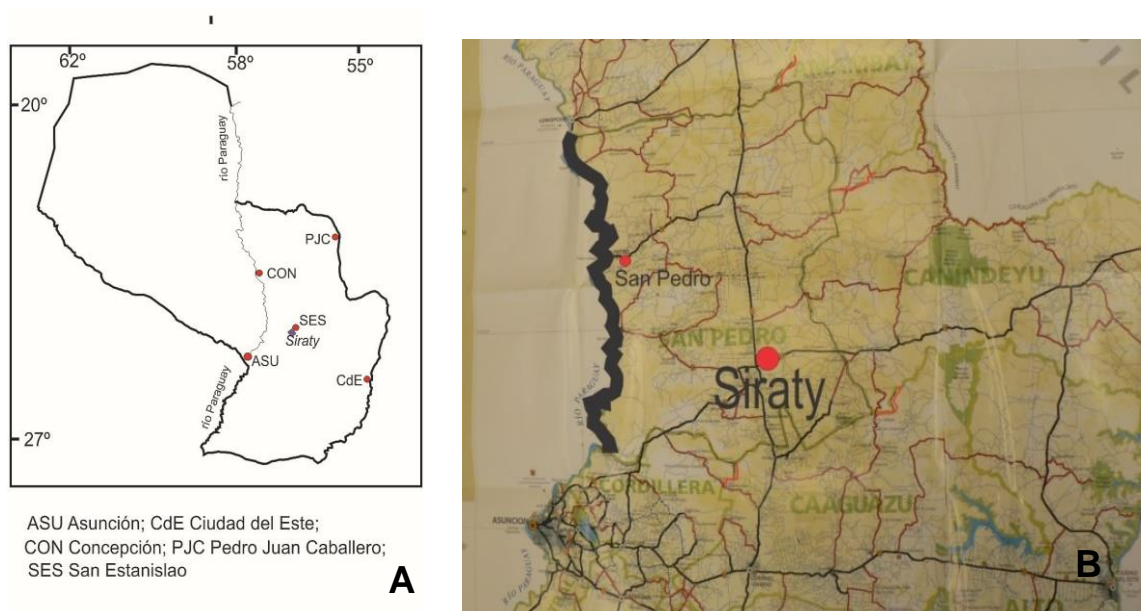


Figura 4. A. Ubicación del departamento San Pedro en Paraguay. **4. B.** Localidad fosilífera de Siraty, en el departamento de S. Pedro.



Figuras 5. A-B. Mapas de referencia de Siraty en Paraguay.

A continuación se dispone de un perfil esquemático relevado en 2017 por Herbst que indica, de abajo-arriba, la siguiente sucesión (Figura 6):

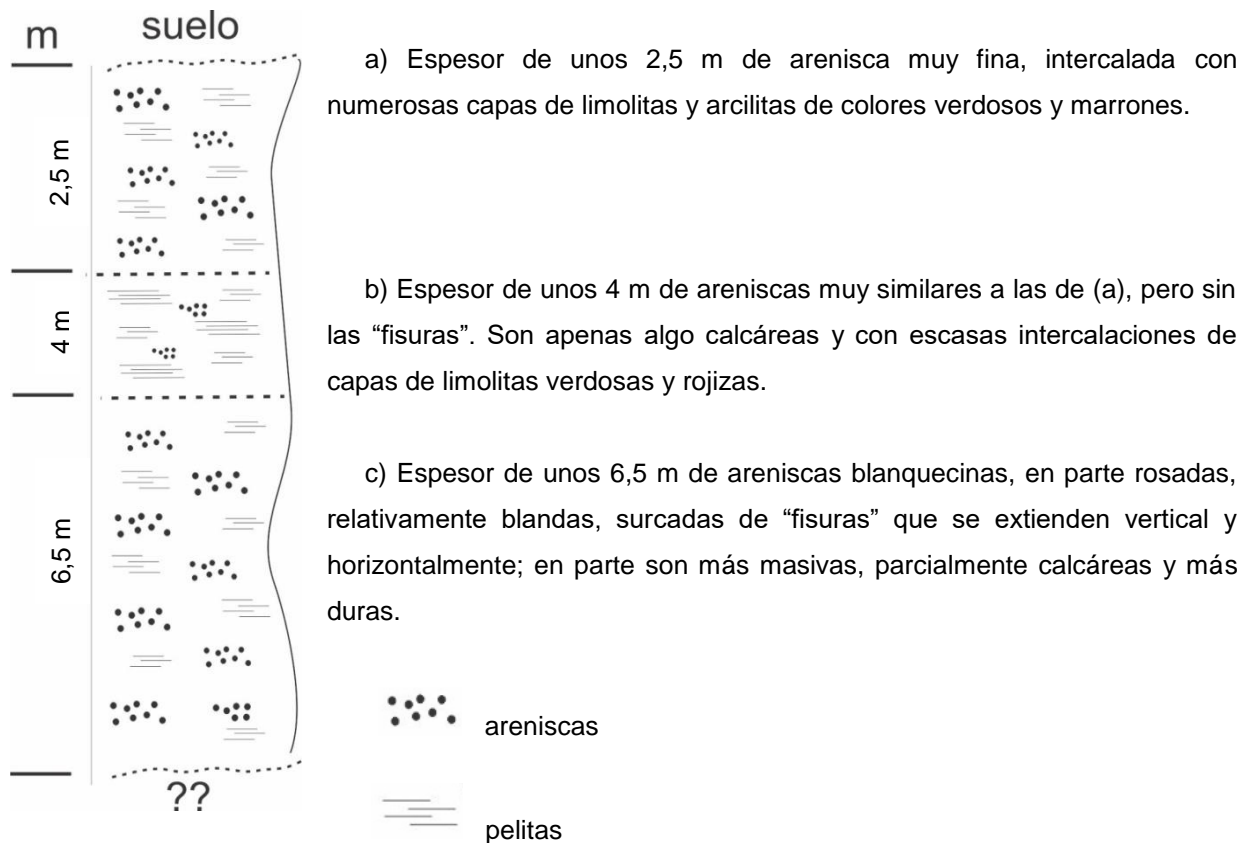


Figura 6. Perfil sedimentario de la Fm. Tacuary en Siraty.

El nivel c) conocido como "nivel calcáreo" era explotado hace unos años por la industria minera. Esta litología caracteriza a todos los afloramientos de la Formación Tacuary, en Paraguay.

Actualmente, en la localidad de Siraty existe una cantera de extracción de cales, muy cercana al sitio de hallazgo de las maderas. En dicha cantera se explotan areniscas calcáreas que producen cal de baja calidad con fines agrícolas (Figura 7. B).



Figura 7. Cantera de Siraty. (Tomado de <http://www.geologiadelparaguay.com/Canteras.htm>).

5. C. Antecedentes paleontológicos de la Formación Tacuary:

Los primeros vegetales fósiles registrados en el Paraguay, fueron encontrados en los alrededores de la ciudad de Villarrica, Departamento de Guairá, por Carnier en 1911, que fuera citado en Eckel (1959) provenientes de estratos hoy conocidos como Formación Tacuary, del Grupo Independencia. Estudios posteriores determinaron a los especímenes como helechos de *Osmundacaulis carnieri* (Schuster) Miller (Herbst, 1981a), *Tuvichapteris solmsi* (Herbst, 1987b) (Figura 8. A-B-C) y girogonites de *Leonardosia langei* Sommer (Charales, Protocharaceae) (Herbst, 1981b).

Posteriormente, en las localidades de Arroyo Vista Alegre, Arroyo Vino y Calera Cachimbo, se hallaron impresiones de vegetales de Sphenopsidae y Lycopsiidae (Herbst, 1972, 1975, 1981c, 1987a, 1987b; Herbst y Gutiérrez, 1995; Herbst y Filippi Amábili, 2012). En esos trabajos los autores ya habrían establecido la posible relación de los materiales fósiles como indicadores paleoambientales.

En la localidad de Siraty, han sido registrados escasos tallos indeterminados asignados a "Lycopodopsidaceae", como cf. *Phyllothea* sp. (Herbst, 1981a) y *Cyclodendron* cf. *leslii* (Seward) Kräusel (Herbst, 1986b).

Más tarde, la primera composición xilotafoflorística para la formación Tacuary, fue descrita en detalle por Crisafulli y Herbst (2009) y Crisafulli *et al.* (2011b y 2015) determinando una asociación constituida por leños gimnospérmicos afines a Ginkgoales y Pinales. Los leños allí descritos fueron *Protophyllocladoxylon dolianitii* Mussa 1958, *Podocarpoxyylon paralatifolium* Vozenin- Serra y Grant-Mackie 1996, *Australoxyylon teixeirae* Marguerier 1976, *Bageopitys herbstii* Crisafulli 2001, *Prototaxyylon brasilianum* Kräusel y Dolianiti 1958 y *Baieroxyylon cicatricum* Prasad y Lele 1981.

Para la misma formación Leiva Verón *et al.* (2012) dieron a conocer la composición xilotafoflorística de Guavirá, una nueva localidad. Las maderas descritas fueron *Agathoxyylon semibiseriatum* (Pant y Singh) Leiva Verón *et al.* 2012, *Kaokoxyylon rioclarensis* (ex Mussa) Crisafulli y Leiva Verón 2012, *Polysolenoxyylon whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti 1958, *Chapmanoxyylon jamuriense*, Pant y Singh 1987 y *Baieroxyylon cicatricum* Prasad y Lele 1984 (Figura 8. D).

Además de los leños, se reconocen en la formación impresiones de *Asterotheca* (Herbst y Filippi, 2012) y de otros representantes de Monilophyta (Vieira y Iannuzzi, 2000). Crisafulli *et al.* (2013) describieron nuevas maderas de Cordaitales, procedentes de la Formación San Miguel y de otra localidad de la Formación Tacuary (Calera Cachimbo), ambas del departamento de Caá-Guazú, cerca de Guavirá y San Estanislao. Las investigaciones además abordaron la temática de la silicificación de las mismas, como herramienta que permite obtener datos paleoambientales de los sitios de depositación.

Existen también datos palinológicos (González *et al.*, 1995; Muff *et al.*, 1999) que han permitido dataciones y correlaciones con unidades estratigráficas de Brasil y Uruguay. De acuerdo con Vergel (1993) y Perez-Loinaze *et al.* (2010), la Formación Tacuary correspondería a la palinozona de *Striatites* (Pérmico Superior).

En lo que respecta a la fauna fósil se describe en la formación, pelecípodos heterodontos como "fauna de *Pinzonella*" (Herbst *et al.*, 1987). Filippi (2001) halló restos adicionales de mesosaurideos junto a sedimentos silíceos y oolíticos, expuestos en una cantera abandonada situada al sudoeste de Villarrica (capital del departamento Guairá), al sudeste de Siraty.

Con los resultados obtenidos en este trabajo, se amplía el registro de la composición xilotaforística de la Formación Tacuary posibilitando interesantes conclusiones de índole evolutivo, paleobotánico y paleoambiental.

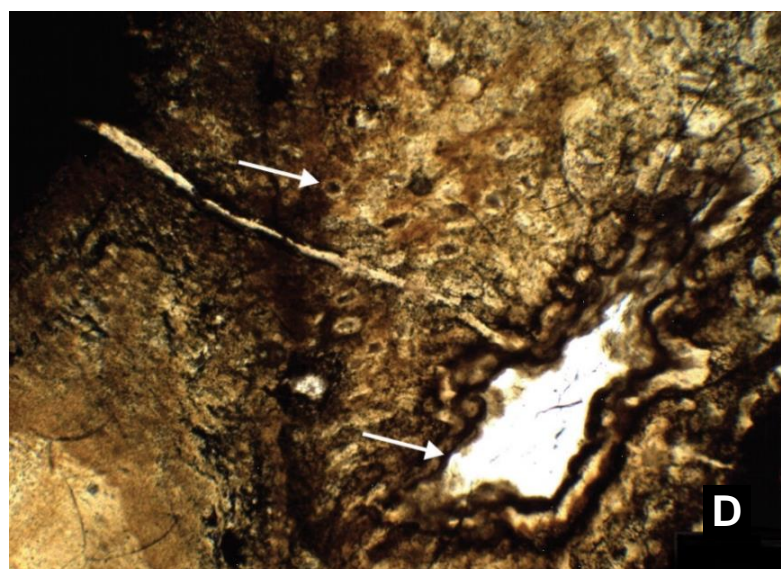


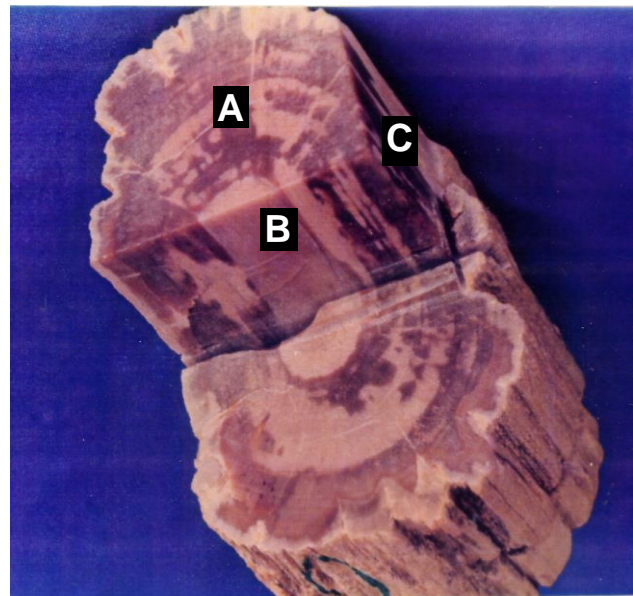
Figura 8. A-B-C. *Tuvichapteris solmsi* en la Formación Tacuary, San Estanislao, Dpto. de San Pedro (Tomado de Báez Presser *et al.*, 2004). **D.** *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti Detalle de la médula en sección transversal, con minilagunas y células secretoras (flecha) (Tomado de Leiva Verón *et al.*, 2012).

6. MATERIALES Y MÉTODOS:

Los materiales que se estudiaron se encuentran depositados en la Colección Paleontológica de la Universidad Nacional del Nordeste "Dr. Rafael Herbst", Colección Paleobotánica de Corrientes (CTES-PB) y preparados micropaleontológicos (CTES-PMP). Fueron colectados en la década del 70's por el Dr. Rafael Herbst y el Dr. Jorge Santa Cruz, conjuntamente con pelecípodos e impresiones de plantas y algunas megasporas en la localidad de Siraty, Depto. San Pedro (Paraguay).

Para el procesamiento de las mismas se realizaron secciones delgadas con la máquina cortadora de rocas: transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial (Figura 9). Los cortes obtenidos son pulidos con abrasivos de distinta granulometría hasta obtener una cara completamente lisa y luego se los monta con bálsamo de Canadá. Finalmente, se pule al punto óptimo de delgadez (40 micras) para ser observados en lupa estereoscópica M50 y microscopio Leica DM 500 (Hass y Rowe, 1999).

Figura 9. Diagrama de los tipos de cortes en la madera. A. Sección transversal. B. Sección longitudinal radial. C. Sección longitudinal tangencial (Tomado de Crisafulli, 2004)



6. A. Mediciones y Terminología:

Las medidas de los distintos elementos anatómicos se obtienen con un mínimo de 30 mediciones, 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) y los elementos anatómicos se midieron con los valores establecidos por García Esteban *et al.* (2002, 2003).

6. B. Características del material:

Las maderas estudiadas son ejemplares silicificados, decorticados, con buena preservación de los tejidos en general.

En algunos de ellos se observaron atributos morfológicos de interés tafonómico.

Por ejemplo: “*shearing zones*”, definida por Erasmus (1976). Son sectores del leño temprano que sufrieron al tiempo de la fosilización, deformación o deslizamiento por la acción de una fuerza cortante a consecuencia de que allí las traqueidas son débiles y menos resistentes. Estos elementos xilemáticos son fácilmente infiltrados por sustancias diversas y siguen un típico curso oblicuo, por lo que son observables a simple vista como una banda tangencial de distinta tonalidad. (Ver ejemplificado en *Agathoxylon ningahense*, Figura 17. A)

El otro rasgo detectado es “S-shaped linear rows” definida por Maheshwari (1972). Es una particular manera de disposición de los elementos xilemáticos en zig-zag, por haber sufrido el material una gran distorsión (Ver ejemplificado en *Zallesskioxylon uniseriatum*, Figura 15. G).

6. C. Caracteres diagnósticos:

Caracteres anatómicos que se tienen en cuenta para la determinación sistemática en leños paleozoicos:

1)- Médula: importante desde el punto de vista sistemático y porque refleja adaptaciones al ambiente.

La médula puede ser homogénea o heterogénea.

Generalmente es cilíndrica, puede tener contorno redondeado o poligonal. Hay médulas lobuladas. Zeiller (1895) relacionó la presencia de una médula lobulada con la salida de las trazas foliares en el leño.

Si es homogénea, está compuesta de células parenquimáticas redondeadas o poligonales en sección transversal y más o menos rectangular en sección longitudinal. Las paredes de sus células son lisas generalmente, aunque a veces con punteaduras simples.

Hay médulas diafragmo-solenoides (Mussa, 1986) que poseen tabiques y lagunas como se da en *Schopfiicaulia peripaludica* Mussa, 1982, en la localidad de Santa Isabel (Formación San Miguel). La presencia de estas médulas es muy importante tanto desde el punto de vista evolutivo como paleoecológico.

Son numerosos los especímenes de la provincia paleoflorística gondwánica caracterizados por la presencia de sistemas orientados de lagunas, como los géneros: *Paulistoxylon* Mussa 1986, *Austroscleromedulloxylon* Mussa 1986, *Polysolenoxylon* Kräusel y Dolianiti 1958 (Figura 8. D).

Si la médula es heterogénea puede estar compuesta también por células esclerenquimáticas, células y canales secretores.

Las células esclerenquimáticas, generalmente de contorno poligonal pueden estar solitarias o en pequeños grupos o nidos. Se disponen en forma aislada en la médula o constituyendo columnas de variada longitud y disposición (Figura 8. D).

Las células secretoras pueden tener contorno redondeado en corte transversal y de forma aguzada (esclereidas) en corte longitudinal radial.

Los canales secretores aparecen con frecuencia en la médula. Pueden disponerse en forma aislada, a lo largo de ella, o en la periferia y presentar o no conexiones transversales.

Una médula heterogénea incluyendo estos elementos anatómicos la convierten en un carácter diagnóstico importante para gimnospermas paleozoicas que implican una especialización de las mismas y una evolución filogenética a partir de elementos xilemáticos existentes en médulas primitivas.

2)- Xilema Primario:

El xilema primario puede ser endarco (protoxilema desarrollado de manera centrípeta), mesarco (protoxilema desarrollado de manera centrípeta y centrifuga) o exarco (protoxilema desarrollado de manera centrifuga).

En la generalidad de las coníferas recientes el xilema primario es endarco en el leño y exarco en las raíces. En los leños paleozoicos encontramos los tres tipos, pero formando proyecciones cuneiformes o fascículos característicos y sólo en algunos leños el xilema primario se dispone en anillo completo rodeando a la médula.

3)- Xilema Secundario:

Entre los elementos que conforman el xilema secundario picnoxílico de las gimnospermas existe una gran variabilidad.

Los principales caracteres diagnósticos son:

Punteaduras en las paredes traqueidales: caracterizadas por Boureau (1956), Lepekhina (1972) y Bamford y Phillippe (2001). (Figura 10)

- ⊙ El “tipo araucarioide”: es característico del Paleozoico; en las xilofloras recientes sólo se encuentra en especies de la familia Araucariaceae. Las punteaduras araucarioides tienen forma hexagonal (semejantes a las celdillas del panal de abeja) o circular. Pueden ser uniseriadas, biseriadas o multiseriadas; ocupan toda la pared traqueidal o sólo los márgenes, pero en la mayoría de los casos siempre contiguas. Se disponen en forma alterna u opuesta. La apertura de la aréola de la punteadura es de tamaño reducido.
- ⊙ El “tipo abietinoide”: es característico de las coníferas recientes (excepto las araucarias) y la mayoría de las del Mesozoico y Cenozoico. También se encuentra en menor proporción en algunas especies paleozoicas. Las punteaduras abietinoides son circulares y uniseriadas, generalmente ocupan el centro de la pared pero su rasgo principal es que se encuentran espaciadas entre sí, son de mayor tamaño que las anteriores y la aréola es más especializada.
- ⊙ El “tipo protopinoide o mixto”: designado por Kräusel (1939), el cual lo posee un amplio grupo de maderas gimnospérmicas, algunas reunidas en la familia Protopinaceae, se caracteriza por presentar un grupo transicional de punteaduras, intermedia entre las araucarioide y abietinoide. Son uniseriadas y biseriadas en la misma traqueida. Las mixtas del Paleozoico están dispuestas en forma más apretada que las del Mesozoico.
- ⊙ Las “punteaduras en grupo”: características de ciertas especies gondwánicas. Aparecen en el centro de la pared traqueidal, son circulares y forman grupos de 3 o 4 punteaduras.

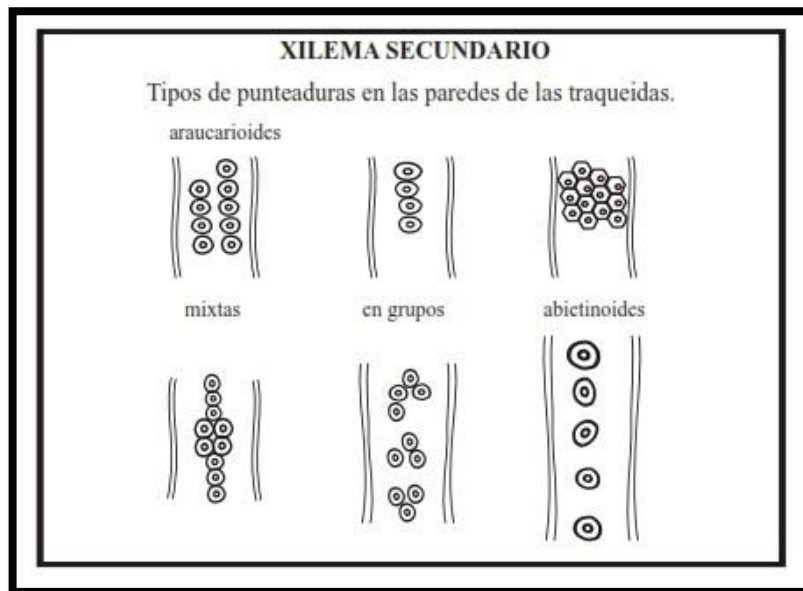


Figura 10: Tipos de punteaduras según Boureau (1956), Lepekhina (1972) y Bamford y Phillippe (2001) (Tomado de Crisafulli, 2004).

Tipos de campos de cruzamiento (Figura 11): se diferencian por:

- ⊙ El tipo de punteadura (simple u ooporo-areolada u oculíporo).
- ⊙ El número de punteduras por campo (1-6, etc).
- ⊙ La disposición (uniseriadas-biseriadas-en grupos).
- ⊙ Tamaño y forma de la apertura de la aréola.

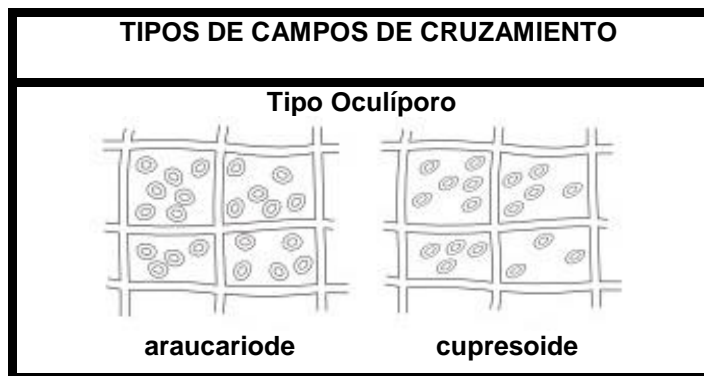


Figura 11: Tipos de campos de cruzamiento (Mussa, 1982a).

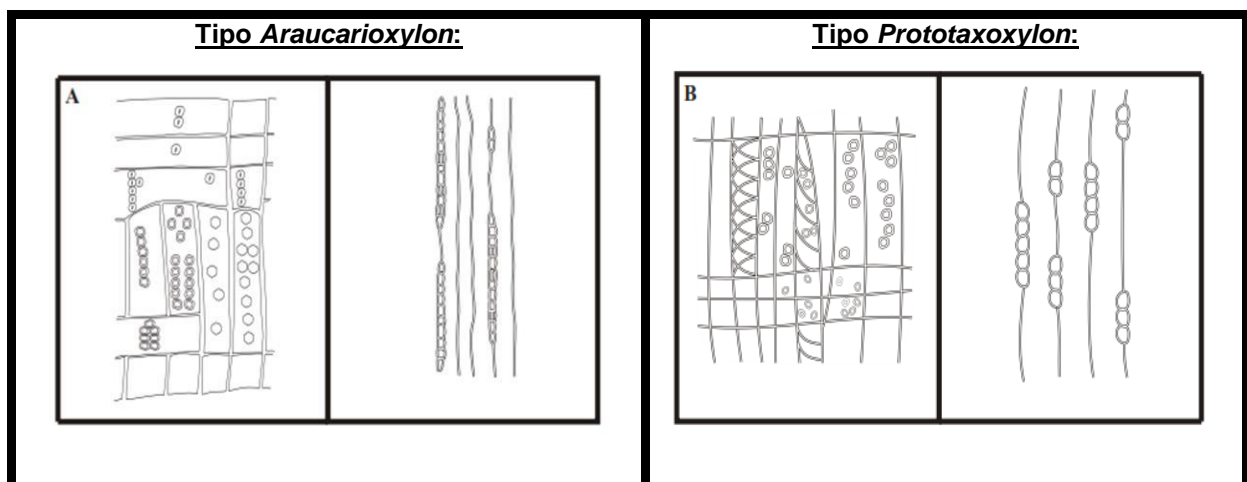
Radios leñosos: El sistema radial es homogéneo (formado de células parenquimáticas, no hay traqueidas radiales). La mayoría son uniseriados o parcialmente biseriados. Predominan los radios bajos, aunque en algunos casos pueden llegar a tener más de 50 células de altura.

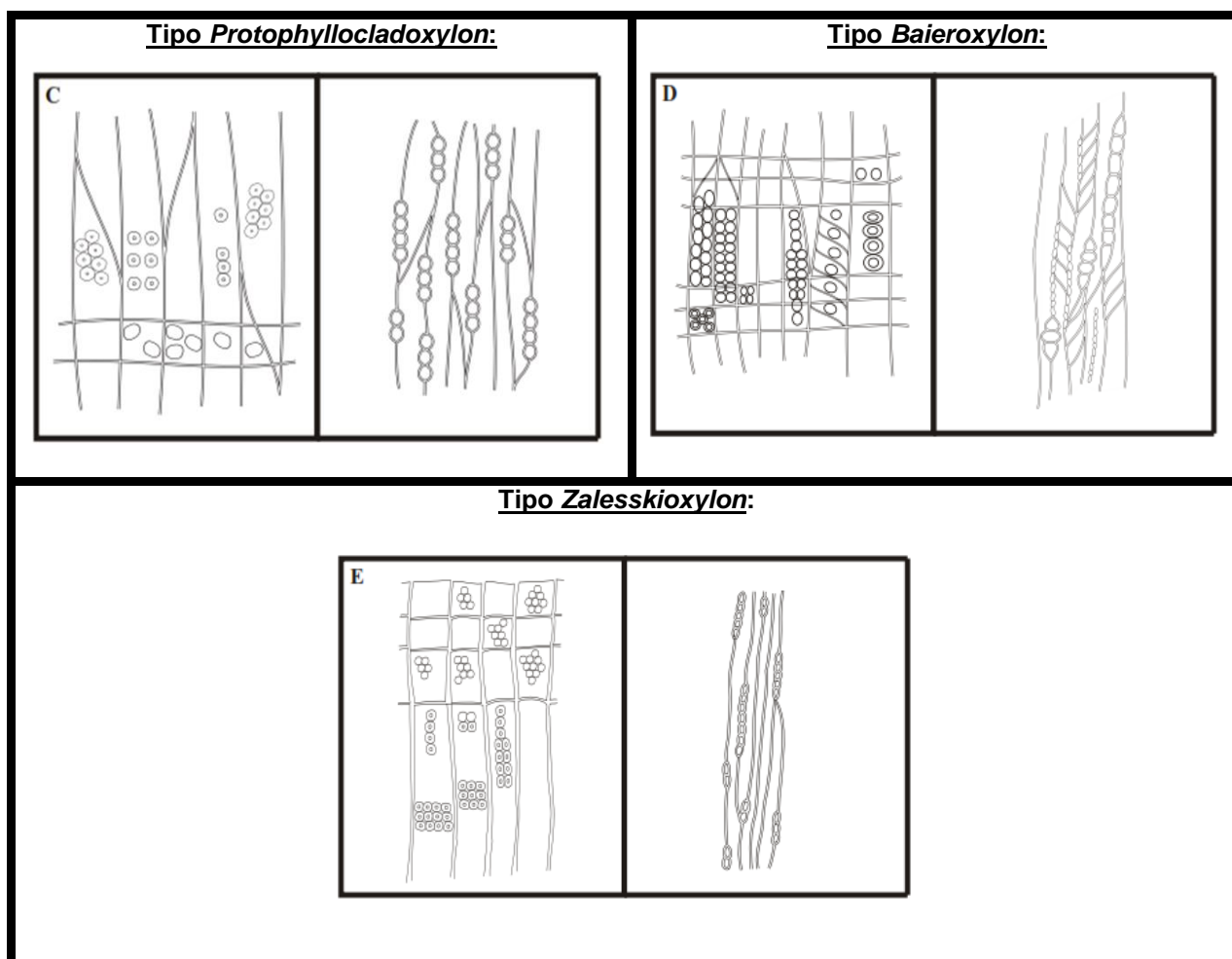
Presencia de conductos resiníferos: frecuente en las maderas paleozoicas. Pueden aparecer cavidades pero son ocasionadas por la destrucción de los tejidos durante el proceso de fosilización.

Presencia de engrosamientos: helicoidales en las paredes de las traqueidas. Pueden disponerse en el sentido de las agujas del reloj o viceversa o en ambos sentidos a la vez.

4)- Tipos de leños secundarios picnoxílicos paleozoicos (Figura 12. A-E): en virtud de la combinación de las características antes mencionadas Lepekhina y Yatsenko (1966) diferencian:

- ✓ Tipo *Araucarioxylon* (Kraus, 1870): punteaduras de tipo araucarioide y/o mixtas en las paredes radiales de las traqueidas. Campos de cruzamiento con punteaduras areoladas araucarioides-cupresoides. Engrosamientos helicoidales ausentes. Paredes horizontales de los radios sin punteaduras; las tangenciales, generalmente sin ellas. (Figura 12. A)
- ✓ Tipo *Prototaxoxylon* (Kräusel y Dolianiti, 1958): punteaduras de tipo araucarioide en las paredes radiales. Campos de cruzamiento cupresoides. Engrosamientos helicoidales presentes. Paredes horizontales de los radios y tangenciales, sin punteaduras. (Figura 12. B)
- ✓ Tipo *Protophyllocladoxylon* (Kräusel, 1939): punteaduras de tipo araucarioide en las paredes radiales. Campos de cruzamientos con punteaduras simples, grandes, pocas. Engrosamientos helicoidales ausentes. Paredes horizontales de los radios y tangenciales sin punteaduras. (Figura 12. C)
- ✓ Tipo *Baieroxylon* (Greguss, 1961): punteaduras de tipo araucarioide y mixto en las paredes radiales. Campos de cruzamiento cupresoides. Finos engrosamientos helicoidales presentes. Paredes horizontales de los radios sin punteaduras; las tangenciales, generalmente sin ellas. (Figura 12. D)
- ✓ Tipo *Zalessioxylon*: (Lepekhina y Yatsenko, 1966): punteaduras radiales de tipo araucarioide. Campos de cruzamiento con numerosas y pequeñas punteaduras simples. Engrosamientos helicoidales ausentes. Paredes horizontales y tangenciales sin punteaduras. (Figura 12. E)





Figuras 12 A-E: Tipos de leños secundarios paleozoicos (tomado de Crisafulli, 2004).

5)- Tipos de anillos de crecimiento en maderas gimnospermas: se utiliza la clasificación propuesta por Creber y Chaloner (1984) en Brison *et al.* (2001), donde se tiene en cuenta el registro de las variaciones de los diámetros radiales de las traqueidas a través del anillo anual de crecimiento; determinando así 6 tipos de anillos que indican diferentes condiciones ambientales plausibles de ser utilizados en maderas paleozoicas (Figura 13).

- ❖ Anillo tipo A. Son aquellos en los cuales las transiciones entre los límites del leño temprano y tardío son marcadas. Este tipo de anillos se da cuando hay una abrupta escasez de agua durante la estación de crecimiento. Estos anillos necesitan un buen suministro de agua para su formación.
- ❖ Anillo tipo B. La transición hacia el leño tardío es más gradual y una amplia banda de leño tardío indica una larga estación de crecimiento con un adecuado suministro de agua.
- ❖ Anillo tipo C. Son encontrados en menor medida. Indican un crecimiento en un ambiente con un solo cambio muy gradual durante la estación de crecimiento.
- ❖ Anillos tipos D y E. Son esencialmente similares. Ambos indican estaciones de crecimiento relativamente uniformes pero cada uno tiene un evento terminal representando un cese o retardo de la actividad cambial. En D, el límite del anillo es más marcado, mientras que en E es tan débil que algunas veces no se percibe.

- ❖ Anillo tipo O. Resultan de una situación en la cual todos los requerimientos para el crecimiento xilológico están presentes. Con el conocimiento de las posibilidades de la variación genética que existe en los árboles es posible que algunos de ellos no exhiban anillos de crecimiento.

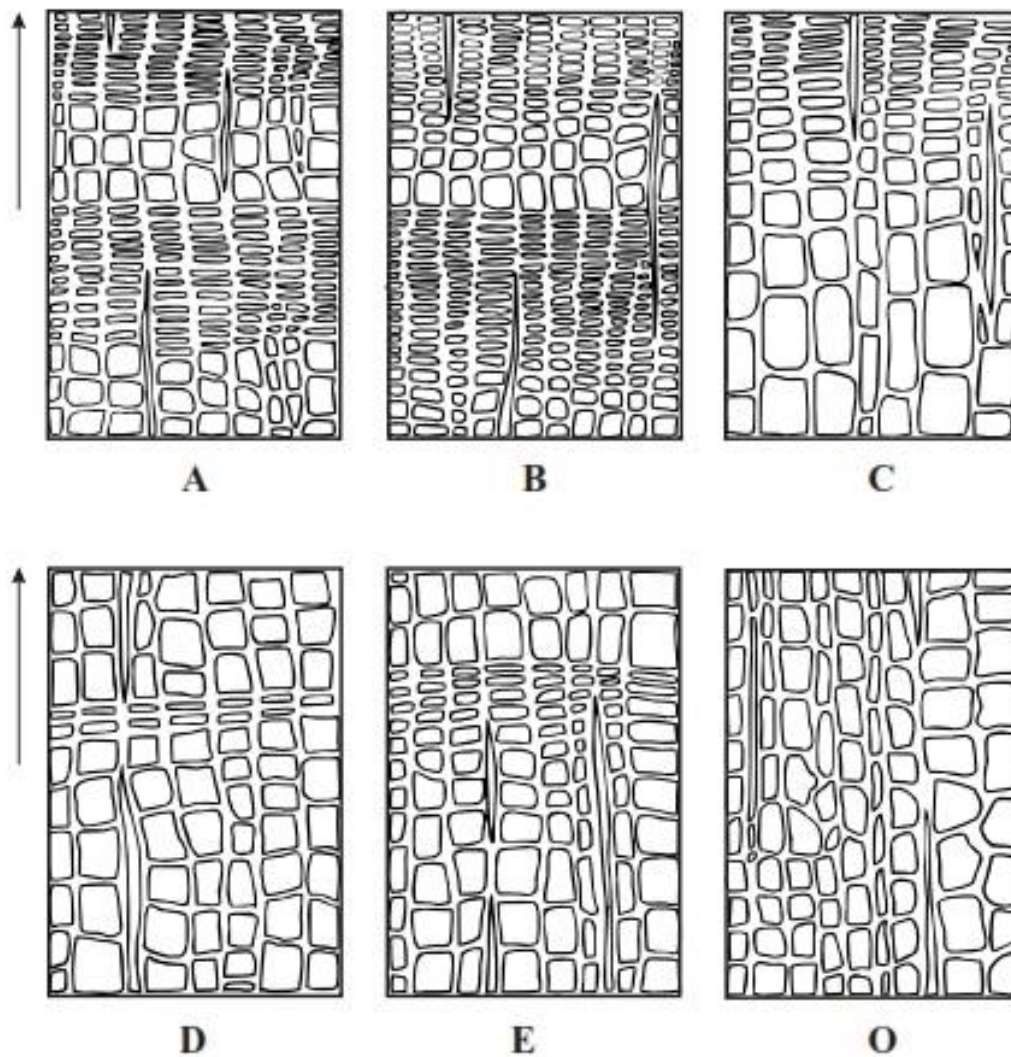


Figura 13: Tipos de anillos de crecimiento por Creber y Chaloner (1984) visto en Brison *et al.* (2001) (Tomado de Crisafulli, 2004).

7. RESULTADOS

Para la xilotaflora analizada en Siraty se determinaron un helecho arborescente de la familia Psaroniaceae y tres especies de leños gimnosperámicos afines a las Pinales (=Coniferales), pertenecientes a las familias *Incertae sedis*, Araucariaceae y Podocarpaceae (Cole *et al.*, 2017).

7. A. PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

TRAQUEOPHYTA Sinnott 1935 en Cavalier-Smith, 1998

EUPHYLLOPHYTA Kenrick y Crane, 1997

MONILOPHYTA Kenrick y Crane en 1997

Clase **FILICOPSIDA** Engler 1924

Orden **MARATTIALES** Oliver y Scott, 1904

Familia **Psaroniaceae** (Unger) Herbst, 1986

Género ***Tuvichapteris*** Herbst, 1987

Caracteres diagnósticos. Estípite de gran tamaño, contorno en forma oval-circular, con 6 aurículas correspondientes a áreas interpeciolares. Especímenes conocidos de hasta 35 x 30 cm de diámetro. El tallo está limitado por unos anillos esclerenquimáticos continuos, sólo interrumpido en las áreas de emisión de trazas foliares. Externamente está rodeado por un grueso y denso manto radicular (Herbst 1987).

Tuvichapteris solmsi Herbst, 1987

Figuras 14 (A-G) y 15 (A-F)

Especie tipo. *Tuvichapteris solmsi* Herbst, 1987

1987. *Tuvichapteris solmsi* Herbst. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología, Bolivia: 267-282, Figura 1-6 y placa I.

Material estudiado. CTES-PB 6038 y CTES-PMP 3551-3552-3553.

Descripción. Fragmento de estípite silicificado de 11 cm de diámetro mayor y 6 cm de diámetro menor, de color marrón oscuro, mostrando en corte transversal una porción caulinar y una porción del manto radicular en los bordes. De contorno oval, ha preservado una aurícula que corresponde a una de las protuberancias longitudinales. Bordeando internamente la aurícula se presenta una gruesa banda de esclerénquima que rodea al parénquima con meristelas caulinares en distintos estadios de desarrollo. No hay una organización cíclica aparente de las mismas (Figura 14. A-B).

Las meristelas caulinares/foliares son de forma ovalada (Figura 14.C) o en forma de C y de tamaño variado (Figura 14. D). Cada una de ellas también está rodeada de bandas de esclerénquima (Figura 14. E).

En esta misma sección, hacia la periferia del estípite se observan las meristelas del manto radicular. Las mismas son protóstelas actinostelicas ya que tienen una forma ligeramente estrellada. (Figura 14.F-G.)

En la muestra CTES-PMP 3551 se contaron 8 meristelas estrelladas, sin ninguna organización cíclica aparente. En general presentan de 5 a 10 puntas. El metaxilema se ubica en el centro y en los ápices de cada brazo se localizan pequeños grupos de protoxilema dispuestos en el parénquima homogéneo radical y rodeados por gruesas bandas esclerenquimáticas continuas (Figura 15. A-B). Las células metaxilemáticas de las meristelas son más o menos isodiamétricas, con un diámetro promedio de 162 x 158 μm , siendo más grandes que las células del parénquima. Las células del protoxilema son más pequeñas, con paredes más delgadas y con un diámetro de 48 x 47 μm . No se distingue ni el periciclo ni la endodermis. El parénquima se presenta como un tejido homogéneo y uniforme. Sus células son generalmente isodiamétricas, de tamaño variable con un diámetro promedio de 70 a 65 μm . Las células esclerenquimáticas de las bandas son isodiamétricas, con un promedio de 60 x 34 μm de diámetro y con paredes engrosadas (Figura 15. C-D).

En sección longitudinal las células del parénquima son rectangulares a ovoidales, con un tamaño promedio de 84 x 125 μm . Se observan en las paredes de las traqueidas espesamientos escalariformes. Hay sectores que muestran restos de oxidación por el tipo de preservación (Figura 15. E-F).

Comentarios. La estructura general en meristelas, rodeadas cada una por una banda de esclerénquima, la presencia de raíces y un manto radical de estructura poliarca son características que permiten asignar este material a las Psaroniaceae. En esta familia están incluidos los géneros *Psaronius* Cotta 1832, *Tietea* (Solms-Laubach) Herbst 1987a y *Tuvichapteris* Herbst 1987b.

Los dos primeros presentan una estructura de las meristelas en ciclos. *Psaronius* con una organización cíclica perfecta y *Tietea* una organización cíclica menos definida. En cambio *Tuvichapteris* no presenta una organización en ciclos definidos. Esta característica es visible en el material estudiado asignado a este género. Aunque solamente se preservó una parte del tronco y consiguiente porción del manto radicular, la constitución y distribución de las meristelas caulinares como radicales son similares a las descritas para la especie tipo *Tuvichapteris solmsi* Herbst 1987. Sin embargo, no se observan en el material el floema y periciclo como sí describe Herbst en el holotipo.

Tuvichapteris Herbst es exclusivamente gondwánico y endémico en la cuenca de Paraná. Ha sido hallado en otras localidades de Paraguay además de Siraty como en la zona Cantera Cachimbo y Arroyo Tacuara (Formación Tacuary). También en el departamento de Cerro Largo en Uruguay (Formación Yaguarí) todos en el Pérmico Superior. Por la particularidad del nombre genérico se refiere a Tuvichá ("grande" en guaraní), y pteris ("helecho" en griego), que simbolizaría "helecho grande". La especie fue asignada por Herbst en memoria de Hermann Count zu Solms-Laubach, un eminente paleobotánico alemán.

Clase **SPERMATOPSIDA** Serbet y Rothwell, 1995

GIMNOSPERMAE Lindley, 1830

Orden **PINALES (=CONIFERALES)** Gorozhankin, 1904

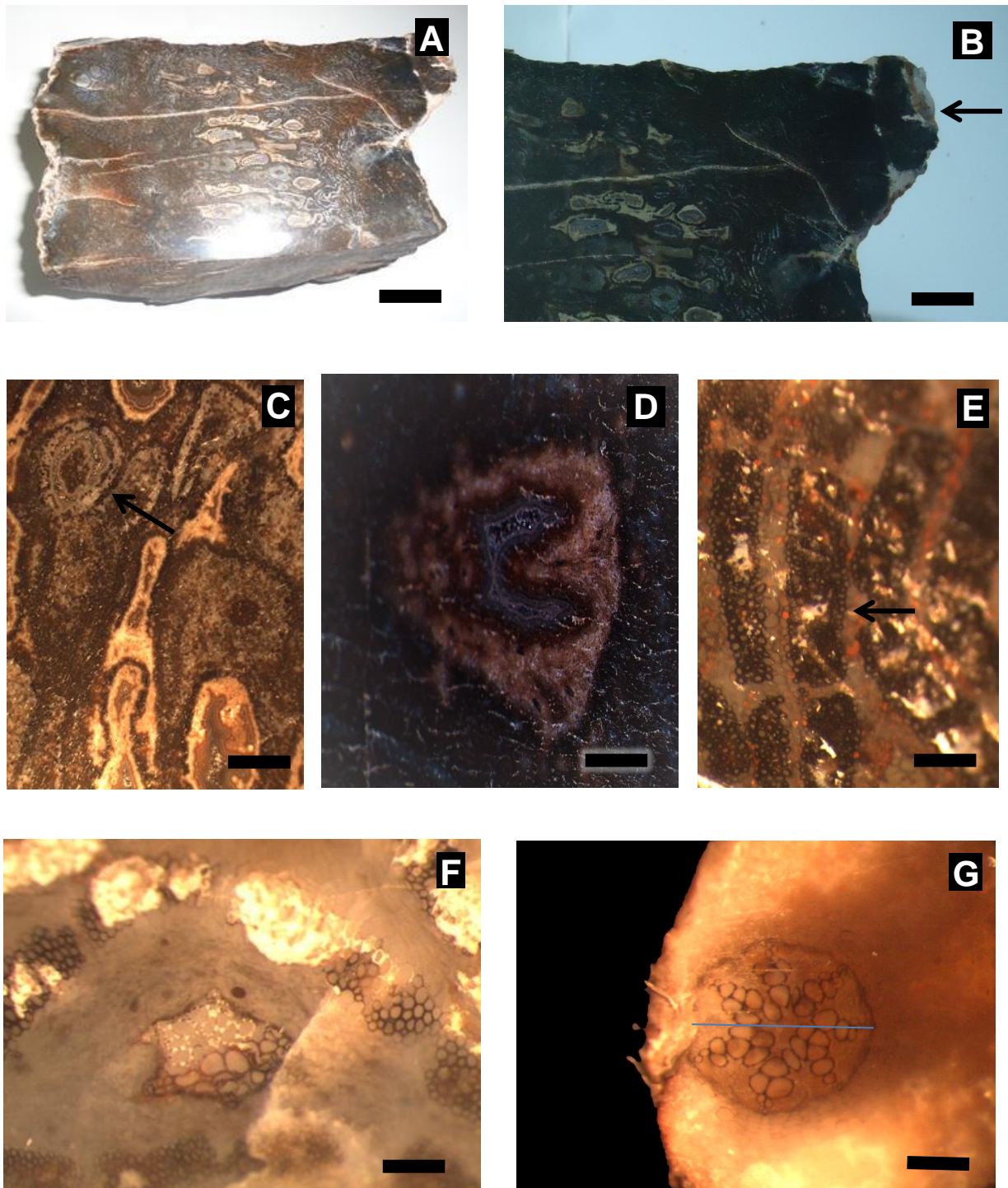


Figura 14. A-G. *Tuvichapteris solmsi* Herbst CTES-PB N° 6038. A-G. Sección transversal del fragmento de estípite. A. Aspecto general del fragmento. B. Detalle de la aurícula. C-D. Detalle de meristelas en C. E. Detalle de bandas esclerenquimáticas que rodean meristelas. F. Meristela del manto radicular en formación. G. Meristela poliarca de 7 puntas. Escala: A-B: 0,8 cm; C-D: 0,5 cm; E: 0,1 cm; F-G: 0,2 cm.

De acuerdo al análisis de Mussa (1982a) pertenecen al orden Pinales (=Coniferales) las maderas de tipo anatómico araucarioide “*sensu strictu*” afín al tipo estructural de *Araucaria*. Éste es el tipo más característico en las maderas Pérmicas del Gondwana.

Presenta 1-2 hileras de punteaduras radiales, alternas, contiguas, de formato casi siempre hexagonal, algunas de 3 hileras; campos de cruzamiento de 2-4 (8-10) puntuaciones areoladas, menores, radios estrictamente uniseriados y trazas simples.

Familia ***Incertae sedis***

Género ***Zalesskioxylon*** Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky, 1966

Especie tipo. *Zalesskioxylon hallei* (Halle) Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky, 1966

Zalesskioxylon uniseriatum Pant y Singh, 1987

Figuras 15 (G-H) y 16 (A-G)

1987 *Zalesskioxylon uniseriatum* Pant y Singh: Pl. 6, Figuras 46-53; Figuras 8 A-H, pag. 28. 30,32.

2002 *Zalesskioxylon uniseriatum* Pant y Singh en Crisafulli: 48-50, Figuras 2 (E-H) y 3 (B)

Material estudiado. CTES-PB 4975 y CTES-PMP 3545-3546-3547.

Descripción. Fragmento silicificado, decorticado, de color marrón claro que ha preservado el leño secundario picnoxílico, sin anillos de crecimiento marcados. Su diámetro mayor es de 10 cm y su diámetro menor es de 7 cm.

En sección transversal, se observan sectores distorsionados, razón por la cual las traqueidas tienden a una disposición en zig-zag (“*S-shaped linear rows*”) *sensu* Maheshwari (1972) (Figura 15. G). Las traqueidas del xilema secundario tienen contorno cuadrangular-ovoidal. Tienen un diámetro radial promedio de 82,31 μm (50,09 μm - 129,25 μm) y tangencial de 65,41 μm (47,68 μm - 90,05 μm). El espesor de la pared es de 24,54 μm .

En sección longitudinal radial se observan en las paredes de las traqueidas punteaduras areoladas, circulares, uniseriadas y biseriadas, contiguas y alternas (Figuras 15. H, 16. A-B.); Las punteaduras miden en promedio de 16 μm de ancho por 14 μm de largo. Los campos de cruzamiento presentan 1 a 4 punteaduras araucarioides dispuestas en dos hileras, sin embargo la aréola no está bien preservada (Figura 16. C).

En corte longitudinal tangencial el sistema radial es homogéneo. Los radios son homocelulares, uniseriados y bajos. La altura promedio de los radios es de 1 célula (40%), de 2 (20%), 3 (20%), 4 (15%) y de 5 (5%). Los radios altos se componen de células elípticas en los extremos (miden 27 μm de alto x 16 μm de ancho) y células ovales-circulares centrales (Figura 16. D-E). Cada célula mide en promedio 29 μm de alto y 18 μm de ancho. La longitud total de estos radios es de 77 μm en valor promedio (27 μm - 127 μm). La densidad de los radios es de 4 por 0,02 mm^2 . En esta sección se han conservado trazas que han preservado en el centro células parenquimáticas de contorno poligonal. A causa de la posición de

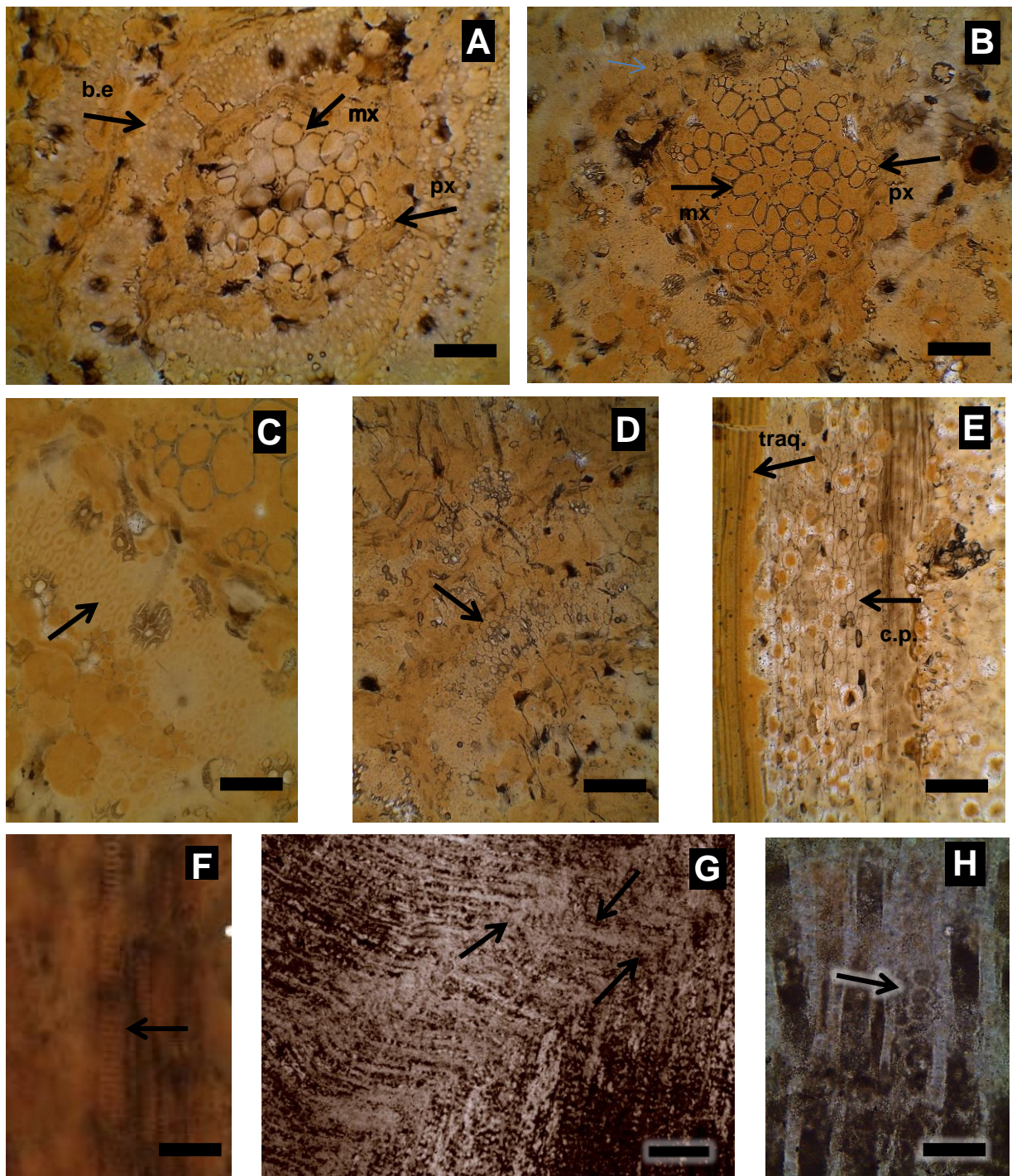


Figura 15. A-F. *Tuvichapteris solsmsi* Herbst. CTES-PB 6038 CTES-PMP 3551. A-D. Sección transversal). A-B. Meristelas actinostelicas rodeada por una banda esclerenquimatica; **px: protoxilema; **mx**: metaxilema; **b.e**: banda esclerenquimatica. C-D. Detalle de celulas esclerenquimaticas. E- F. CTES-PMP 3552. Sección longitudinal radial. E. Traqueidas del xilema primario y células parenquimáticas; **traq.**: traqueidas; **c.p.**: células parenquimaticas. F. Engrosamientos escalariformes en las traqueidas del xilema. G-H. *Zaleskioxylon uniseriatum* Pant y Singh. CTES-PMP N° 3545. G. Sección transversal del xilema secundario en zig-zag. H. CTES-PMP N° 3546. Sección longitudinal radial. Punteaduras uniseriadas en las paredes de las traqueidas del xilema. **Escalas**: A-B: 300 μ m; C-E: 150 μ m; D: 450 μ m; F: 250 μ m; G: 400 μ m; H: 40 μ m.**

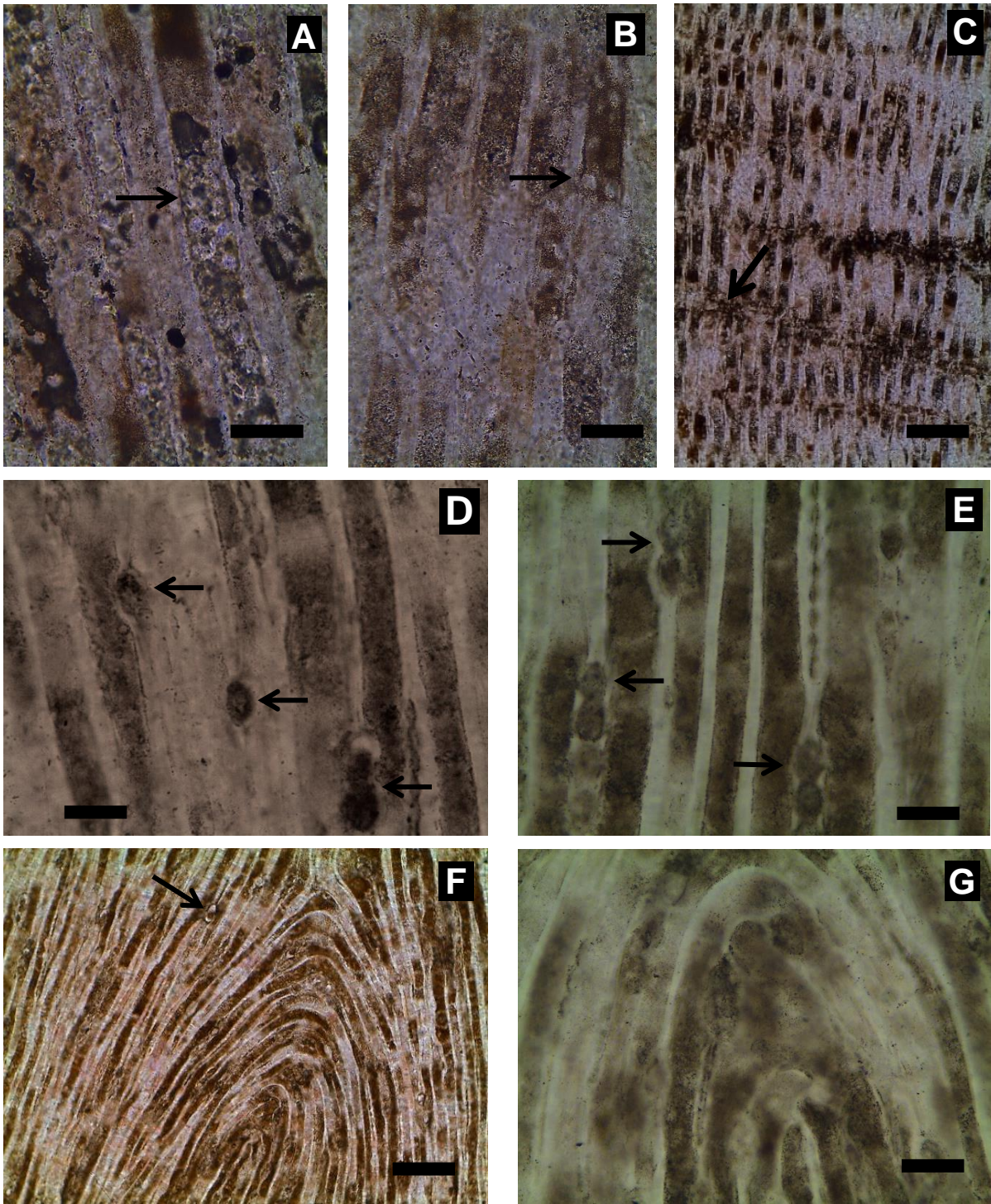


Figura 16. A-G. *Zaleskioxylon uniseriatum* Pant y Singh. A-C. CTES PMP 3546. Sección longitudinal radial. A-B. Detalle de punteaduras areoladas biseriadas. C. Campos de cruzamiento. D-G. CTES PMP 3547. Sección longitudinal tangencial. D-E. Radios uniseriados y bajos (flechas). F. Radios (flecha) y contorno de la traza foliar. G. Detalle de la traza. Escalas: A-B: 70 μm ; C: 140 μm ; D-E: 60 μm ; F: 300 μm ; G: 60 μm .

las mismas en la parte superior, las traqueidas axiales y los radios tienen contorno sinuoso, algunos de estos se bifurcan o fusionan (Figura 16. F-G). Se observan algunas punteaduras uniseriadas en las paredes de las traqueidas.

Comentarios. De acuerdo a los caracteres planteados por Lepekhina y Yatsenko-Khmelevsky (1966), se justifica la asignación del material estudiado a *Zallesskioxylon*. Este taxón se caracteriza principalmente por el tipo de punteaduras araucariodes, uniseriadas y biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, el tipo de campos de cruzamientos y la presencia de radios uniseriados muy bajos, de una célula de altura (40 %) y punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas. Estos caracteres lo identifican como *Zallesskioxylon uniseriatum* Pant y Singh 1987, registrado por primera vez para la Formación Tacuary en la localidad Siraty.

Zallesskioxylon se encuentra distribuido en el Pérmico de Gondwana (como India, Pakistán, Sudamérica, Antártida, Islas Malvinas) y está constituido por 22 especies. La especie analizada ha sido registrada en la Formación Raniganj del Pérmico Superior de India y en la Formación Yaguarí del Pérmico Superior de Uruguay (Crisafulli, 2002). *Z. sahani* Lepekhina 1972 es otra especie que también se encontró en el Pérmico Superior de Uruguay pero se diferencia de *Z. uniseriatum* por poseer punteaduras uni a tetraseriadas en las paredes radiales y radios con 4 células de altura en mayor proporción.

Feng *et al.* (2008) realizaron un exhaustivo trabajo de detalle de las especies de *Zallesskioxylon* adicionando las del Pérmico de China. La particularidad es que poseen anillos de crecimiento no marcados lo que indica, en opinión de estos autores, que vivieron en latitudes bajas y en condiciones climáticas uniformes; tal cual sucede con la especie de Siraty.

Familia **Araucariaceae** Henkel y Hochstetter 1865

Género **Agathoxylon** Hartig 1848 *sensu* Philippe 1995

Especie Tipo. *Agathoxylon cordaianum* Hartig 1848

Hasta el 2001, a los leños petrificados cuyo biocrón comprendía desde el Carbonífero al Mesozoico con anillos de crecimiento; ausencia de parénquima leñoso, traqueidas con punteaduras areoladas, subcirculares o poligonales, uni o multiseriadas y alternas en las paredes radiales; falta de engrosamientos espiralados, poros en los campos de cruzamiento grandes y numerosos, subcirculares, hasta poligonales eran albergados en el morfogénero *Araucarioxylon* Kraus, 1870 (en Archangelsky, 1970).

Sin embargo, Bamford y Phillippe (2001) realizaron una revisión nomenclatural de géneros fósiles de gimnospermas del Jurásico y Cretácico del Gondwana y concluyen que siguiendo el Código Internacional de Nomenclatura Botánica *Dadoxylon* y *Araucarioxylon* son inválidos y que muchas especies de estos géneros deberían ser transferidos a *Agathoxylon* Hartig 1848, anterior a *Araucarioxylon* (Withan) Kraus, 1870. *Agathoxylon* puede usarse legítimamente y es el nombre más apropiado para estos leños. Su diagnóstico original se amplía para incluir las maderas sin parénquima

axial (Rößler *et al.*, 2014). *Agathoxylon* tiene similares características que *Araucarioxylon* en sus diagnósis, pero algunas especies poseen parénquima vertical (Crisafulli, 2004).

Agathoxylon ningahense (Maheshwari) Crisafulli y Herbst, 2008

Figuras 17 (A-G)

Basónimo. 1964. *Dadoxylon ningahense* Maheshwari Lámina II, Figuras 7-12.

1972 *Araucarioxylon* cf. *ningahense* Maheshwari Lámina II, Figuras 2-6; Lámina III, Figuras 4; Text Figura 8.

1982. *Australoxylon ningahense* (Maheshwari) Prasad, 142.

1997 *Araucarioxylon ningahense* (Maheshwari) Crisafulli y Lutz, 34: 437-445, Lámina 2, Figuras 1-5, Figura 2.

2008 *Agathoxylon ningahense* (Maheshwari) Crisafulli y Herbst, 45: 737-751. Figuras 6.6, 8.1-3, 9.

Material estudiado. CTES-PB 4965 y CTES-PMP 3548-3549-3550.

Descripción. Fragmento de madera silicificada de 15 cm de longitud, por 10 cm de diámetro mayor y 8 cm de diámetro menor. Leño picnoxílico homogéneo, con anillos de crecimiento no marcados y “*shearing zones*” *sensu* Erasmus (1976).

En corte transversal, se observan algunos sectores del xilema secundario comprimidos formando falsos anillos de crecimiento y “*shearing zones*” (Figuras 17. A). Las traqueidas son de contorno circular-hexagonales, de paredes engrosadas con lumen ovoidal-circular (Figura 17. B). Su diámetro radial promedio es de 39 μm (30-42 μm) y el tangencial de 37 μm (32-52 μm), respectivamente. Los radios son discontinuos y un promedio de 6 traqueidas separan los radios entre sí (Figura 17. C).

En corte longitudinal radial, las traqueidas poseen punteaduras areoladas circulares, uniseriadas, biseriadas y unas pocas triseriadas y mixtas. (Figuras 17. D). Las punteaduras uniseriadas son contiguas o espaciadas, circulares o aplastadas, con un poro central circular (Figura 17. E). Miden en promedio de 17 μm de ancho por 15 μm de largo, siendo su coeficiente de achatamiento: $e=d E$ (diámetro menor)/ D (diámetro mayor) 0,88.

Las punteaduras biseriadas son circulares a hexagonales, espaciadas o contiguas, alternas o subpuestas y con tendencia a abietinoides (punteaduras espaciadas). Miden un promedio de 16 μm de ancho por 17 μm de largo (Figura 17. F-G).

Menos frecuentemente se observan punteaduras triseriadas, hexagonales y contiguas, típicamente araucariodes y algunas punteaduras mixtas. Los campos de cruzamientos tienen punteaduras araucariodes, de tipo oculíporo araucariode. El número de punteaduras varía de 1 a 3, con un promedio de 2 punteaduras, dispuestas por lo general en forma uniseriada. Las punteaduras miden 7,5 μm .

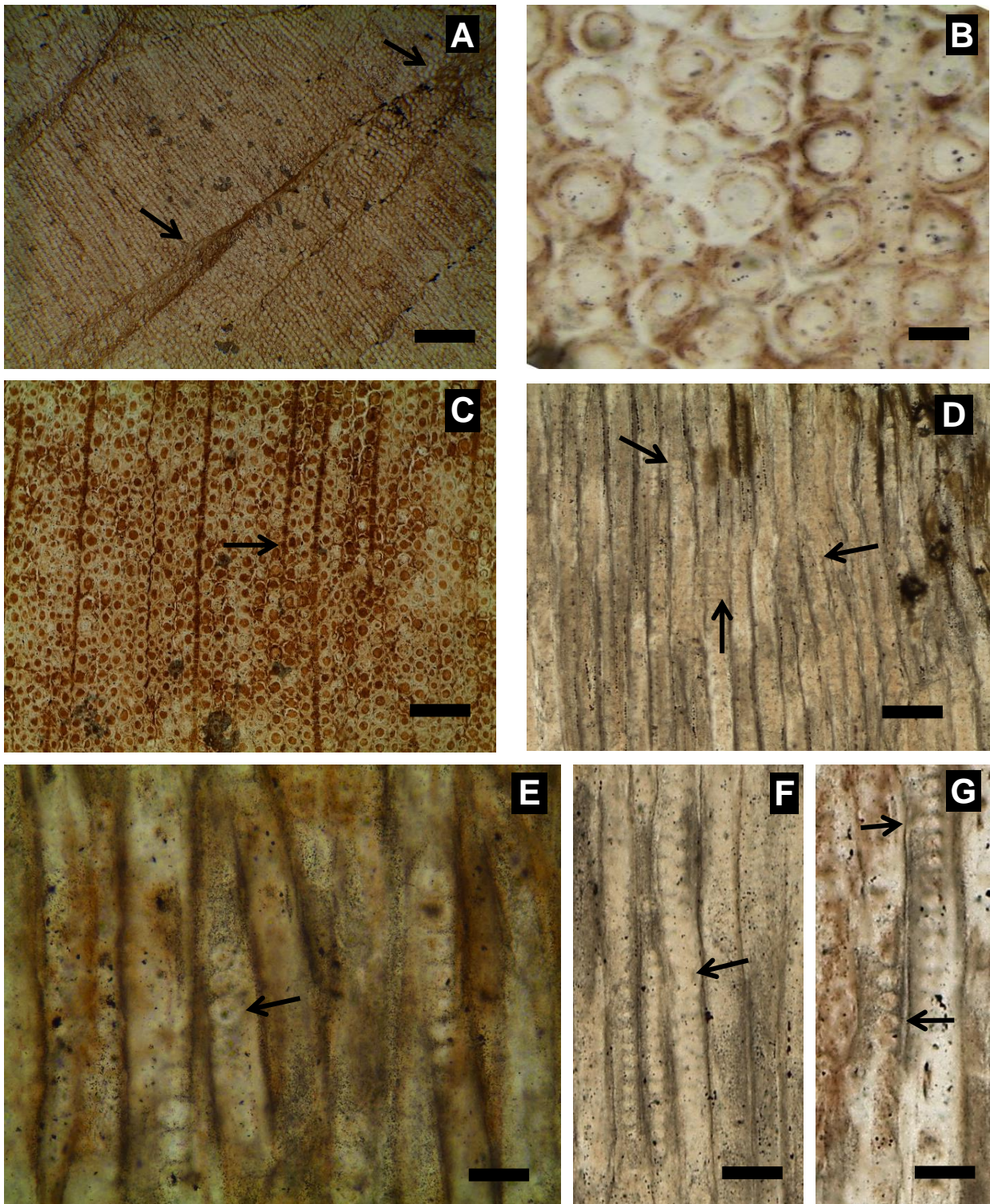


Figura 17 A-G. *Agathoxylon ningahense* (Maheshwari) Crisafulli y Herbst. A-C. CTES PMP 3548 Sección transversal del leño secundario. A. Falsos anillos de crecimiento y “shearing zones”. B. Detalle de las traqueidas. C. Radios discontinuos. D-G. CTES PMP 3549. Sección longitudinal radial. D. Detalle de las punteaduras en los campos de cruzamiento y punteaduras uniseriadas y biseriadas. E. Punteaduras uniseriadas. F. Punteaduras mixtas. G. Punteaduras uniseriadas y biseriadas. Escalas. A: 500 μ m; B: 50 μ m; C: 200 μ m; D: 100 μ m; E: 40 μ m; F-G: 60 μ m.

En corte tangencial se observan los radios homocelulares, uniseriados y bajos (1-14 células) manifestándose con mayor frecuencia los de 5 células de altura. Las células centrales de los radios son ovales y elípticas las de ambos extremos, con punteaduras uniseriadas.

Comentarios. Este material ha sido identificado como *Agathoxylon ningahense* de acuerdo a los caracteres señalados en Crisafulli y Herbst (2008).

Presenta el leño secundario tipo *Araucarioxylon* Lepekhina y Yatsenko (1966), con punteaduras de tipo araucariode y/o mixtas en las paredes radiales de las traqueidas y campos de cruzamiento con punteaduras araucariodes-cupresoides. Aquí se apoya el criterio de Bajpai y Singh (1986) de dejar en Araucariaceae antes que Protopinaceae a *A. ningahense*. Esta especie, *A. kumarpurensis* y *A. bengalense* (Roberts *et al.*, 1997) poseen punteaduras mixtas en las paredes traqueidales pero su porcentaje es menor que las araucarioides por ello no se las incluye en las Protopinaceae mesozoicas.

La observación de un falso anillo de crecimiento podría marcar alguna condición de stress hídrico o de sequía (Gourlay, 1995b).

Esta especie tiene otros registros en la flora gondwánica. El primero: *Dadoxylon ningahense* Maheshwari (1964) fue descrito para la Formación Raniganj (India), en la Formación Monte *Glossopteris*, de Antártida como *Araucarioxylon cf. ningahense* Maheshwari (1972). También se halló en estratos sudamericanos en la Formación Melo (Pérmico Inferior) de Uruguay (Crisafulli y Lutz, 1997) y en la Formación Solca (Pérmico Inferior) de La Rioja (Crisafulli y Herbst, 2008). Los ejemplares de la Formación Solca y éste de Siraty difieren principalmente de la Formación Melo, en que las punteaduras uniseriadas no son tan espaciadas. Éste es el primer registro para el Pérmico de Paraguay de esta especie.

Familia **Podocarpaceae** Page 1990

Género ***Podocarpoxyton*** Gothan, 1905

Especie tipo. *Podocarpoxyton juniperoides* Gothan en Gagel, 1906.

Caracteres diagnósticos. Leño tipo podocarpoide caracterizado por el tipo de punteaduras radiales alternas en las traqueidas y punteaduras de tipo araucarioides-podocarpoides en campos de cruzamiento (Mussa, 1982a).

En este trabajo se sigue el criterio de seguir usando el nombre de *Podocarpoxyton* Gothan (1904) para las maderas que presenten las características señaladas por su autor. Empero, concordamos con Philippe y Bamford (2007) señalando que los campos de cruzamiento de *Podocarpoxyton* no son podocarpoides en el sentido enunciado por Gothan (1904) sino cupresoides.

Podocarpoxyton indicum (Bhardwaj) Bose y Maheshwari, 1974

Figuras 18 (A-G)

1953. *Mesembrioxylon indicum* Bhardwaj, 59-70, Lámina 1, Figuras 1-6.

1974. *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari, 212- 223.

1997. *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari en Roberts, Bamford y Millstead, 157-168, Figuras. 9 (A-D).

2008. *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari en Crisafulli y Herbst, p. 746, Figuras. 8.4–6, 10.1–2 y Figura 11.

2009. *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari en Gnaedinger y Cúneo. p. 49.

2010. *Podocarpoxyton indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari en Crisafulli y Herbst. p. 8, Figuras 4.3–4.

Material. CTES- PB 4976 y CTES-PMP 3548-3549-3550.

Descripción. Fragmento de leño secundario picnoxílico, silicificado, de 11 cm de longitud, 10 cm de diámetro de mayor y 7 cm de diámetro menor, que ha sufrido una compresión de los tejidos.

En sección transversal, las traqueidas tienen contorno circular a cuadrangular con las paredes engrosadas. El diámetro promedio radial es de 42 μm (31 - 60 μm) y el diámetro promedio tangencial es de 40 μm (35 - 45 μm). Un promedio de 4 traqueidas (2-14) separan los radios entre sí (Figura 18. A-B). Se observaron un falso anillo de crecimiento (Figura 18 B).

En sección longitudinal radial las traqueidas tienen punteaduras uniseriadas, circulares, areoladas, espaciadas y contiguas (Figura 18. C y D). Las punteaduras biseriadas son circulares contiguas o espaciadas, alternas o subopuestas y con tendencia abietinoide (Figura 18. E). Miden en promedio de 12 μm de ancho por 12 μm de largo. En los campos de cruzamiento se observan punteaduras de tipo cupresoides en número de 2-3 formando un círculo (Figuras 18. F-G). Las traqueidas son angostas y algunas con extremos aguzados.

En sección longitudinal tangencial el sistema radial es homogéneo. Los radios son homocelulares, uniseriados; sólo unos pocos, parcialmente biseriados. Las células de los extremos de los radios se ven triangulares y cuadrangulares las centrales. Son bajos, la altura promedio de los mismos es de 7 células (2-10 células). Se observa una estructura similar a una traza foliar.

Comentarios. La disposición de las punteaduras areoladas, circulares, uniseriadas, espaciadas en las paredes de las traqueidas y el detalle los campos de cruzamiento cupresoides permiten asimilar este ejemplar a *Podocarpoxyton* Gothan (1905), que fuera objeto de cuestionamientos sistemáticos ya que ese nombre lo relaciona con las Podocarpaceae. De las numerosas especies de *Podocarpoxyton*, el material de Siraty presenta más afinidades con *P. indicum*.

Esta taxón fue registrado en estratos pérmicos-triásicos de Springfontein en Sud África (Roberts *et al.*, 1997) y para la Formación Solca en La Rioja, Argentina (Crisafulli y Herbst, 2008). También fue citada para el Triásico de la Formación Laguna Colorada en Santa Cruz (Crisafulli y Herbst, 2011) y para el Jurásico de la Formación Cañadón Asfalto de Chubut, (Gnaedinger y Cúneo, 2009). Su biocrón se extiende hasta el Cretácico Inferior de Rajmahall Hill en India, (Bose y Maheshwari, 1974).

En Siraty se da el primer registro para el Pérmico de Paraguay, compartiendo su nicho ecológico con *P. paralatifolium* Vozenin-Serra y Grant Mackie 1996, visto en Crisafulli y Herbst (2008).

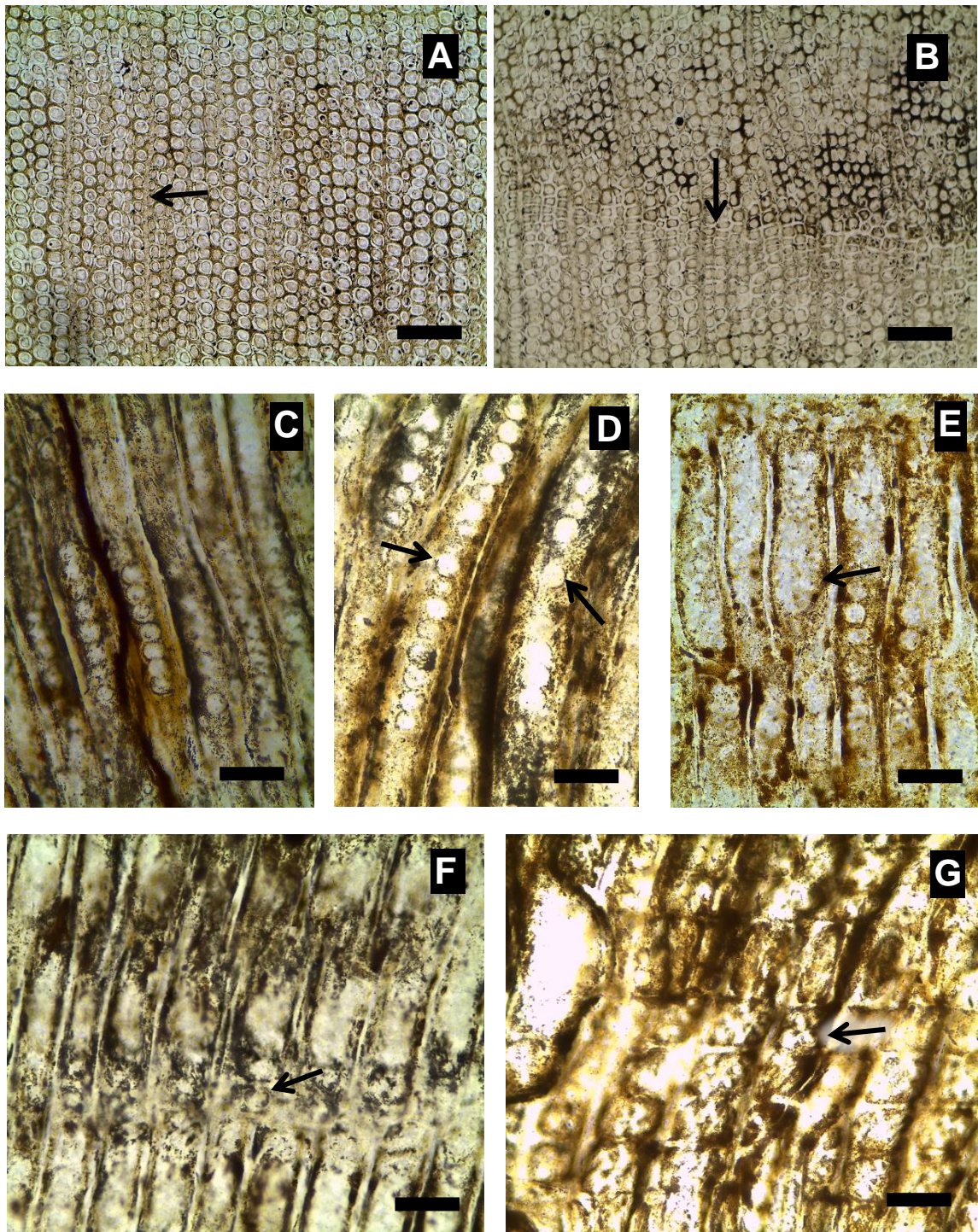


Figura 18 A-G. *Podocarpoxylon indicum* (Bhardwaj) Bose y Maheshwari, CTES PMP 3548. **A-B.** Sección transversal mostrando las traqueidas y radios del xilema secundario. **B.** Falso anillo de crecimiento. **C-G.** CTES PMP 3549. Sección longitudinal radial. **C-D.** Punteaduras uniseriadas contiguas y espaciadas en las paredes traqueidales. **E.** Punteaduras uniseriadas espaciadas y biseriadas alternas. **F-G.** Campos de cruzamientos mostrando la distribución y tipo de punteaduras cupresoides. **Escala**s A-B: 200 μ m; C-D: 30 μ m; E- F: 40 μ m; G: 30 μ m.

7. B. Análisis de la xilotaoflora estudiada:

La asociación de maderas aquí analizada permite realizar las consideraciones paleobotánicas paleoambientales, paleocológicas y evolutivas que versan a continuación:

En el cuadro 1, se muestran las características anatómicas de la xilotaoflora hallada en Siraty, compuesta por una especie de Marattiales y tres de Pinales. Éstas posiblemente fueron miembros del estrato arbóreo de un bosque **mesofítico a mesoxerofítico** semejante al de otras formaciones donde están citados estos taxones que crecieron en este tipo de ambiente (Crisafulli y Lutz, 2000). Dichas formaciones son Yaguarí, Tacuary (localidades Arroyo Tacuara y Calera Cachimbo), Monte Glossopteris, Melo, Laguna Colorada, Springfontein, Raniganj (cuadro 2). Los helechos son plantas de ambientes húmedos y las Gimnospermas crecen hasta en lugares más alejados de la costa ya que no necesitan altos porcentajes de humedad. Este bosque podría haber estado cerca de cuerpos de aguas lacustres o en planicies de inundación en virtud de las sedimentitas arenosas-limolíticas de la ganga original que acompaña a las maderas. Esta consideración ambiental está sustentada por los datos sedimentológicos aportados por Jalín (1986) y Muff *et al.* (1999) quienes detallan la presencia de areniscas calcáreas, lutitas y calizas oolíticas que permiten inferir un paleoambiente de una laguna costera conectada al mar como posible ambiente de depositación (Figura 19).

En cuanto a los anillos de crecimiento, los leños analizados corresponden al “tipo 0”, que de acuerdo a Creber y Chaloner (1984), significaría que atravesaron un periodo de crecimiento con todos los requerimientos suficientes para el desarrollo. Por lo tanto, se infiere un clima tropical cálido y húmedo, sin variaciones estacionales pronunciadas. No obstante, los falsos anillos de crecimiento observados en *Agathoxylon ningahense* y en *Podocarpoxylon indicum* podrían marcar una condición de sequía o stress hídrico estacional (Gourlay, 1995b).

Desde el punto de vista evolutivo, las características anatómicas que presentan estas maderas confirman la edad Pérmica asignada a la Formación Tacuary. La mayoría de las especies identificadas en la localidad de Siraty, presentan radios leñosos bajos (orden de 1 a 7 células de altura). Según Giraud (1991) esto supone una disminución con respecto al Carbonífero y a algunas Pinales mesozoicas y actuales donde los radios son muy altos en comparación (45 células).

Asimismo, el análisis anatómico de los leños estudiados refleja características típicamente araucarioides, particularmente en el diámetro de las punteaduras. En la clasificación de Vogellehner (1968) éstas pertenecen al tipo 1, condición primitiva, típica del Pérmico; de manera similar con las punteaduras en grupos, que son igualmente propias de este período, e incluso del Permo-Triásico, en el Gondwana.

Por otro lado, las punteaduras de tipo araucariode-abietinoide son características de coníferas mesozoicas, indicando una etapa intermedia entre las formas más primitivas del Paleozoico y las más avanzadas del Mesozoico. La disminución en la seriación de punteaduras tendería a un menor número de conexiones citoplasmáticas pero más especializadas con aréolas más grandes en las punteaduras para mejorar la circulación del agua y minerales. Estos caracteres evolutivos confirmarían la edad Pérmico Superior. Consecuentemente, el cuadro 3 ilustra el contenido xilológico de la Formación

Tacuary cuyas maderas, la mayoría registradas en otras formaciones gondwánicas del Pérmico, presentan los rasgos anatómicos anteriormente mencionados.

Vergel (1993) y Pérez Loinaze *et al.* (2010) también anunciaron esta edad por la presencia en la Formación Tacuary de la microflora señalada en el cuadro 4 que corresponde a la palinozona de *Striatites*.

| Leños de Siraty | Médula | Trazas-Xilema 1º | Xilema 2º | Campos de cruzamientos | Anillos de Crecimiento |
|----------------------------------|--------|---|--|--|------------------------|
| <i>Tuvichapteris solmsi</i> | ----- | Meristelas actinostelicas (células metaxilematicas en el centro y protoxilematicas en los ápices) | ----- | ----- | No marcados |
| <i>Zaleskioxylon uniseriatum</i> | ----- | Trazas ovoidales, simples. | Xilema Picnoxílico. Punteaduras araucarioides circulares uniseriadas, biseriadas. Radios uniseriados y bajos. | Con punteaduras araucarioides de pequeñas dimensiones. | No marcados |
| <i>Agathoxylon ningahense</i> | ----- | ----- | Xilema Picnoxílico. Leño picnoxílico con “ <i>shearing zones</i> ”. Punteaduras areoladas uniseriadas, contiguos y espaciados, y punteaduras mixtas. Radios uniseriados y bajos. | Con punteaduras araucarioides. | No marcados |
| <i>Podocarpoxyylon indicum</i> | ----- | Trazas ovoidales, simples. | Xilema picnoxílico. Punteaduras araucarioides y cupresoides, uni-biseriadas. Radios uniseriados y bajos. | Con 2-3 punteaduras de tipo cupresoides. | No marcados |

Cuadro 1. Contenido xilotaoflorístico de la Formación Tacuary en la localidad de Siraty y principales características anatómicas de los taxones.

| Leños de Siraty | Formación | Edad | Procedencia | Referencia |
|---|--------------------|------------------|-----------------------------|------------------------------|
| <i>Tuvichapteris solmsi</i> Herbst | Tacuary | Pérmico sup. | Cantera Cachimbo (Paraguay) | Herbst (1987) |
| | Tacuary | Pérmico sup. | A° Tacuara (Paraguay) | Herbst (1987) |
| | Yaguarí | Pérmico sup. | Cerro Largo (Uruguay) | Herbst (1987) |
| <i>Zalesskioxylon uniseriatum</i> Pant y Singh | Raniganj | Pérmico inf. | India | Pant y Singh (1987) |
| | Yaguarí | Pérmico sup. | Cerro Largo (Uruguay) | Crisafulli (2002) |
| <i>Agathoxylon ningahense</i> Crisafulli y Herbst | Monte Glossopteris | Pérmico. | Antártida | Maheshwari (1972) |
| | Melo | Pérmico inf. | Uruguay | Crisafulli y Lutz (1997) |
| | Solca | Pérmico inf. | La Rioja (Argentina) | Crisafulli y Herbst (2008) |
| | Raniganj | Pérmico sup. | India | Maheshwari (1964) |
| <i>Podocarpoxyylon indicum</i> Bose y Maheshwari | Solca | Pérmico inf. | La Rioja (Argentina) | Crisafulli y Herbst (2008) |
| | Springfontein | Pérmico/Triásico | Sudáfrica | Roberts <i>et al.</i> (1997) |
| | Laguna Colorada | Triásico | Santa Cruz (Argentina) | Crisafulli y Herbst (2011) |
| | Cañadón Asfalto | Jurásico | Chubut (Argentina) | Gnaedinger y Cúneo (2009) |
| | Rajmahal Hills | Cretácico Inf. | India | Bose y Maheshwari (1974) |

Cuadro 2. Biocrón y distribución de las especies halladas en Siraty.

| Leños de la Fm Tacuary | Paraguay | | | | | Argentina | Uruguay | | | Brasil | Chile | India | Antártida | Namibia | N. Zelanda | África |
|--|----------|-------------|---------|---------|------|-----------|------------|---------|------------|--------|-------|-------|-----------|---------|------------|--------|
| | Siraty | C. Cachimbo | Guavirá | A° Vino | Otro | | Tres Islas | Fm Melo | Fm Yaguari | | | | | | | |
| <i>Osmundacaulis carneri</i> | | | | | P | | | | P | | | | | | | |
| <i>Guairea milleri</i> | | | | | P | | | | P | | | | | | | |
| <i>Tuvichapteris solmsi</i> | P | P | | | P | | | P | | | | | | | | |
| <i>Zalesskioxylon uniseriatum</i> | P | | | | | | | P | | | P | | | | | |
| <i>Bageopitys herbstii</i> | | | | P | | | P | P | | | | | | | | |
| <i>Austraxylon teixerae</i> | | | | P | | | | P | | | P | | | | | P |
| <i>Protophyllocladoxylon dolianiti</i> | | | | P | | | | | P | | | P | | | | |
| <i>Baieroxylon cicatricum</i> | | | P | P | | | | P | | | Tr/K | | P | | | |
| <i>Prototaxoxylon brasilianum</i> | | | | P | | | | | P | | | | | | | |
| <i>Kaokoxylon rioclarense</i> | | | P | | | | | | P | | | | | | | |
| <i>Polysolenoxylon whitei</i> | | | P | | | P | | P | | | P | | | P | | |
| <i>Chapmanoxylon jamuriense</i> | | | P | | | P | P | | Tr | | P | P | | | | |
| <i>Agathoxylon semibiseriatum</i> | | | P | | | | | | | Tr | P | | | | | |
| <i>Agathoxylon ningahense</i> | P | | | | | P | | P | | | P | P | | | | |
| <i>Podocarpoxyylon parlatifolium</i> | | | | P | | | | | | | | | | Tr | | |
| <i>Podocarpoxyylon indicum</i> | P | | | | | P/Tr/J | | | | | K | | | | | P/Tr |

Cuadro 3. Distribución de las especies halladas en la Formación Tacuary. Abreviaturas: P= Pérmico; T=Triásico; J=Jurásico; K=Cretácico.

| | |
|--|--|
| Asociación microflorística. (Vergel, 1993; Muff <i>et al.</i> , 1999; Perez-Loinaze <i>et al.</i> , 2010). | <i>Calasmopora microrugosa</i> , <i>Verrucosisporites sp</i> , <i>Chordasporites sp</i> , <i>Alisporites australis</i> , <i>Protohaploxypinus amplus</i> , <i>Lunasporites variesectus</i> , <i>Vittatina fasciolata</i> , <i>Cycadnopites nevesi</i> , <i>Striatites sp</i> . |
| Paleoambiente. (Jalfin, 1986; Muff <i>et al.</i> , 1999) | Sistema abierto o cerrado de lagunas estuáricas. Lagos que periódicamente estarían conectados al mar |
| Paleoclima (Leiva Verón <i>et al.</i> , 2012) | Cálido y húmedo. Con diferencias estacionales no muy marcadas. |
| Asociación de maderas y anillos de crecimiento. (Creber y Chaloner, 1984). | Anillos de crecimiento tipo O, B y E. |
| Bioestratigrafía. (Herbst y Leguizamón, 1982-84; Holz <i>et al.</i> , 2010) | Correlacionable con las Formaciones Estrada Nova, Serra Alta/Terezinha (ambas de Brasil) y Yaguarí (Uruguay). |

Cuadro 4. Caracterización sintética de los fósiles, paleoecología y bioestratigrafía de la Formación Tacuary (Pérmico Superior).

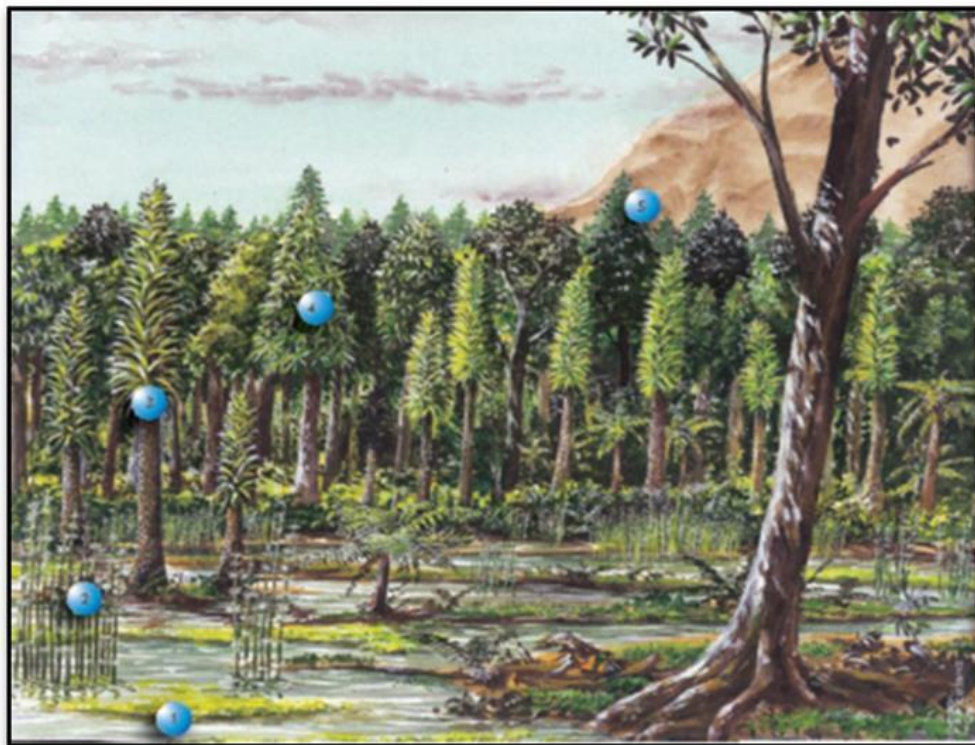


Figura 19: Imagen de la carátula (Tomado de Cazzulo-Klepig *et al.*, 2005): Reconstrucción de un paisaje en el Pérmico de Gondwana. La imagen representa un bosque mesofítico, con llanuras de inundación de lagunas costeras conectadas posiblemente a ambientes marinos, semejante al bosque descrito para los taxones de Siraty. Referencias: 1. Elementos algales y acritarcos; 2. Plantas herbáceas y/o arbustivas: Lycophyta, Monilophyta; 3. Lycophyta arborescentes; 4. Cordaitales arborescentes y Glossopteridales; 5. Pinales arborescentes.

CONCLUSIONES

Los estudios xilológicos realizados en este trabajo permitieron la consecución de los objetivos planteados:

1. Por primera vez se registran taxones afines de Monilophyta (Marattiales) y Gimnospermophyta (Pinales) para la localidad de Siraty, Formación Tacuary, perteneciente al Grupo Independencia. Este registro sería el más septentrional del Pérmico Superior de Paraguay, conocido hasta el presente. Tres de las especies citadas aquí, son nuevos hallazgos para Paraguay: *Zaleskioxylon uniseriatum*, *Agathoxylon ningahense* y *Podocarpoxyton indicum*, no así *Tuvichapteris solmsi*, citada para la misma formación, en otras localidades: Cantera Cachimbo (Depto. de Caaguazú) y Arroyo Tacuara (Depto. Guairá).

2. La asociación de leños aquí identificada contribuye a aumentar el conocimiento paleobotánico de la Formación Tacuary, compuesta de las ya citadas tafoflora de *Asterotheca*, y maderas afines a otras Monilophyta, Cordaitales, Pinales y Ginkgoales (Herbst y Filippi, 2012; Crisafulli y Herbst, 2009, Leiva Verón *et al.*, 2012).

3. La descripción de las características anatómicas permitieron identificar sistemáticamente a estas maderas como pertenecientes a las Monilophyta y Gimnospermae que crecieron en un bosque mesofítico–mesoxerofítico, cuyo paleoambiente quedó confirmado por las características sedimentológicas ya señaladas.

4. De acuerdo con el análisis, las maderas de Siraty con anillos de crecimiento “tipo 0”, no atravesaron periodos con estacionalidad climática marcada como no sucedió con las maderas de Guavirá, Arroyo Vino y Colonia Independencia, de la misma formación, con anillos de crecimiento tipo B y E que indican estacionalidad climática. Merece citarse al respecto que en la Formación Tacuary se encontró una asociación de maderas afines a las familias de Pinales como Araucariaceae, Taxaceae y Podocarpaceae que indicarían un clima cálido y húmedo durante el período Pérmico en que crecieron en el Gondwana (Agashe y Prasad, 1989).

5. El cuadro 2 ilustra la presencia de los taxones registrados en Siraty y su distribución en otras xilotafofloras gondwánicas pérmicas, cuyas características anatómicas, por ejemplo la identificación de radios leñosos bajos y punteaduras de tipo mixtas, con tendencia abietinoides, desde el punto de vista evolutivo, confirman esa edad.

6. Asimismo, todos los taxones que alberga la Formación Tacuary consignados en el cuadro 3 y demás detalles aportados en este trabajo permiten confirmar la hipótesis de una correlación sistemática, paleoambiental y temporal con las xilofloras gondwánicas del Cono sur de Sudamérica extensiva a algunas formaciones de India y Sudáfrica.

BIBLIOGRAFÍA

Agashe S.N. y K.R. Prasad. 1989. Studies in fossil gymnospermous woods, part VII: 6 new species of Lower Gondwana (Permian) gymnospermous woods from Chandrapur district, Maharashtra state, India. *Palaeontographica*, B: 71-102.

Archangelsky, S. 1970. Fundamentos de Paleobotánica. Serie Técnica y Didáctica 11. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata. La Plata, Argentina.

Báez Presser J.L.; E. Buongermini; V.O. Filippi Amábile; V. Fernández Crossa; A.B. Baéz Almada; P.R. Zarza Lima y O. Oporto Migone. 2004. Algunos antecedentes paleontológicos del Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Paraguay* 15 (1-2): 95-110.

Bajpai, U. y V. Singh. 1986. *Araucarioxylon kumarpurensis*, a new gymnospermous wood from the Upper Permian of West Bengal. *The Palaeobotanist*, 35: 53-56.

Bamford M. y M. Philippe. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxyloous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology* 113: 287-297.

Boureau, E. 1956. Anatomie Vegetale. P.U.F. Paris. 3T., 752 pp.

Bose M. y H. Mahaeshwari. 1974. Mesozoic conifers. En: K. Surange, R.N. Lakhanpal y D.Bhardwaj (Eds.), *Aspects and Appraisal of Indian Palaeobotany*, Birbal Sahni Institute of Palaeobotany, Lucknow, p. 212-223.

Brison, A.L.; M. Philippe y F. Thevenard. 2001. Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology*, 27: 531-538.

Cavalier-Smith, T. 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.* 73: 203-266.

Cazzulo-Klepzig, M.; R. Menegat y M. Guerra-Sommer. 2005. Palynology and palaeobotany in the reconstruction of landscape units from the Candiota Coalfield, Permian of Paraná Basin, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8 (1):83-98.

Cole T.; J. Bachelier; H. Hilger y D. Medan. 2017. Filogenia de las Traqueófitas- Plantas Vasculares- Sistemáticas y características. Spanish versión of the Tracheophyte- Phylogeny- Poster. Vers 2017. *ResearchGate*.

Cotta B., 1832. Die Dendrolithen in Bezug auf ihren inneren Bau. *Arnoldische Buchhandlung*, Dresden.

Creber, G. y W. Chaloner. 1984. Influence of environmental factor of the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review*, 50: 358-448.

Crisafulli, A. 2001. Leños gimnospérmicos de la Formación Yaguarí. Pérmico Superior (Uruguay). *Ameghiniana* 36: 61–72.

Crisafulli, A. 2002. Contribución a la paleoxiloflora de la Formación Yaguarí, Pérmico Superior de Uruguay. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.* 4 (1): 45-54. Buenos Aires.

Crisafulli, A. 2004. “Estudios xilotaflorísticos en el Pérmico de Argentina, Paraguay y Uruguay, con consideraciones paleoclimáticas y paleogeográficas”. *Tesis inédita*. FACENA-UNNE: 280 pp.

Crisafulli, A. y A. Lutz. 1997. Leños gimnospérmicos de la Formación Melo (Pérmico Inferior), Uruguay. Parte I: *Barakaroxylon* Surange y Maithy, 1961 y *Araucarioxylon* Kraus, 1870. *Ameghiniana* 34: 437– 445.

Crisafulli, A. y A. Lutz. 2000. Xiloflora de la Formación Melo (Pérmico Inferior), Uruguay. *Ameghiniana* 37: 73-80.

Crisafulli, A. y R. Herbst. 2008. Maderas Gimnospérmicas de la Formación Solca (Pérmico Inferior) La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 45 (4): 737-751.

Crisafulli, A. y R. Herbst. 2009. Gymnospermous wood (Coniferales, Taxales and Ginkgoales) from de Upper Permian Tacuary Formation, Eastern Paraguay. *Paleobiodiversity and Palaeoenvironment*, 89: 95-109.

Crisafulli, A. y Herbst, R. 2011. La flora Triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia): Leños Fósiles. *Ameghiniana* 48 (3). 275-288.

Crisafulli, A.; A. Lutz y R. Melchor. 2000. Maderas Gimnospérmicas de la Formación Carapacha (Pérmico) provincia de La Pampa, Argentina. *Ameghiniana*, 37 (2): 181-191.

Crisafulli, A.; V. Leiva Verón y R. Herbst, R. 2011a. Xilotaflología de la Formación Tacuarí, Pérmico Superior de Paraguay. *Jornadas Argentinas de Botánica*: 251. Posadas.

Crisafulli, A.; R. Herbst; V. Leiva Verón y A. Blanco. 2011b. Comparación entre las Xilotafloras Pérmicas de los países del Cono Sur de Sudamérica. *XXII Congreso Brasileiro de Paleontología*: 230, Natal.

Crisafulli, A.; R. Herbst; P. Maiza y V. Leiva Verón. 2013. La silicificación en maderas pérmicas de Paraguay. *VI Simposio Argentino del Paleozoico Superior*: 11. Buenos Aires.

Crisafulli, A.; R. Herbst; V. Leiva Verón; N. Gómez. 2015. “La xilotaflora de *Australoxylon* de América del Sur”. *XVI Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*: 20. La Plata.

Cubas, N.; A. Garcete; K.D. Meinhold; J.C. Benítez; L. Figueredo; M.E. González; K.P. Burgaht y A. Höhndorf. 1997. Mapa Geológico de la República del Paraguay. Escala 1: 100.000, Hoja Villa Florida, MOPC. 71 p. Asunción.

Eckel, E. 1959. Geology and mineral resources of Paraguay. A reconnaissance. *Professional Papers of the Geological Survey*, 327: 1-110.

Engler, A. 1924. Heliotropismus und Geotropismus der Bäume und deren waldbauliche Bedeutung. *Mitteilungen des Schweizerischen Amtes für Versuchswesen* 13 (1), 226–333.

Erasmus, T. 1976. On the anatomy of *Dadoxylon arberi* Seward, with some remarks on the phylogenetical tendencies of its tracheids pits. *Palaeontologia Africana* 19: 127–133.

Filippi, V.A. 2001. Los Mesosauros (Chordata: Reptilia) encontrados en el Paraguay. *Bol. Mus. Nac. Hist. Parag.* 13: 68-69.

Filipi Amábile V.O. y J.L. Báez Presser. 2002. Correlación de sedimentos de relleno del rift de Asunción en el valle de Acahay. *Bol. Mus. Hist. Nat. Paraguay*, 14(1-2): 98.105.

Feng Z.; J. Wang y G. Shen. 2008. *Zalesskioxylon xiaheyanense* sp. nov., a gymnospermous wood of the Stephanian (Late Pennsylvanian) from Ningxia, northwestern China. *ScienceDirect*, 33: 219–228.

Fulfaro, V. 1996, Geología del Paraguay Oriental, Magmatismo Alcalino en Paraguay Central-Oriental Relaciones con Magmatismo Coeval en Brasil. Comin-Chiaramonti, P. & Gomes, C.B. Edusp/Fapesp, Sao Paulo, 17-29.

Gagel, C. 1906. Über einige Bohrergergebnisse und ein neues pflanzenführendes Interglazial aus der Gegend von Elmshorn. *Jahrb. Keoniglich Preubischen Geol. Landesanst. Bergakad. Berl.* 1904 (25), 246 e 281.

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 y A. Camacho Atalaya. 2002. Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especies. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid. 421 p.

García Esteban, L.; A. Guindeo Casasús; C. Perez Oramas; P. de Palacios de Palacios. 2003. La madera y su anatomía. Madrid. Ediciones Mundi-Prensa, 327 p <http://dx.doi.org/10.2307/1930415>.

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.

Gnaedinger, S. y N. Cúneo. 2009. Maderas gimnospermas de la Formación Cañadón Asfalto, Jurásico Medio (Chubut) Argentina. *14º Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología, Resúmenes*, p. 49.

González, M.E.; R. Muff; M. de M Vergel; R. Herbst y Z. Fasolo. 1995. Nuevas investigaciones en la sección inferior del Grupo Independencia (Pérmico, Paraguay Oriental). *Geopar*, 1: 38-49.

Gorozhankin, I.N. 1904. Leksii po morfologii i sistematike archegonialnykh rastenij. II, Pteridophyta, I, Archispermae. Moscú. A.I. Mamontov 73-93.

Gothan, W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermenhölzer. En: Gagel, H. 1904. Über einige Bohrungsergebnisse und ein neues pflanzenführendes Interglazial aus der gegend von Elmshorn. *Jahrbuch der Königlich Preussischen geologischen Landesanstalt und Bergakademie zu Berlin* 25: 246–281.

Gourlay, I. D. 1995b. Growth ring characteristics of some African *Acacia* species. *J. Trop. Ecol.* 11: 121-140.

Greguss, P. 1961. Permische fossile Hölzer aus Ungarn. *Palaeontographica*, 109: 131-145.

Hartig, T. 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Bot. Zeitung (Berlin)* 6, 122-128, 137-141, 166-172 and 185-190.

Hass, H. y N. Rowe. 1999. Thin sections and wafering. En: T.P. Jones & N.P. Rowe (ed.), *Fossil plants and spores: modern techniques*, Geological Society, pp. 76-81. London.

Henkel, J.B. y W. Hochstetter. 1865. *Synopsis der Nadelhölzer*. Stuttgart: Verlag der J.G. Cotta'schen Buchhandlung.

Herbst, R. 1972. Nota sobre la presencia de Lycopsidae arborescentes en el Pérmico (Serie Independencia) del Paraguay. *Ameghiniana*, 9: 258-164.

Herbst, R. 1975. Consideraciones sobre las Dipteridaceae (Fílices) del Gondwana. *In: Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, 1, San Miguel de Tucumán. *Actas*, vol. 1, p. 525-535.

Herbst, R. 1981a. Impresiones de megaesporas y otros restos plantíferos del Pérmico Superior de Paraguay. *FACENA*, 4: 31-43.

Herbst, R. 1981b. Sobre la presencia de girogonites de *Leonardosia langei* Sommer (Charales, Porocharaceae) en el Pérmico Superior de Paraguay y Brasil. *In: Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 2, Porto Alegre. *Actas* 1: 249-255.

Herbst, R. 1981c. *Guairea milleri* nov. gen et sp. y Guaireaceae, nueva familia de las Osmundales (sensu lato) del Pérmico Superior de Paraguay. *Ameghiniana*. 18: 35–50.

Herbst, R., 1986a. Studies on Psaroniaceae. I. the family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solmsi-Laubach, from the Permian of Brazil. *Actas IV Congr. Arg. Paleont. Y Bioestratigr.*, 1: 163-171, lám. I-V.

Herbst, R. 1986b. *Cyclodendron cf. leslii* (Sew.) (Lycopodiaceae, Lycopodiidae) del Pérmico de Paraguay y Uruguay. *FACENA* 6:33–43.

Herbst, R., 1987a. Studies on Psaroniaceae. 1. The Family Psaroniaceae (Marattiales) and a redescription of *Tietea singularis* Solms-Laubach, from the Permian of Brazil. *Actas IV Congr. Arg. Paleont. y Bioestratigr.*, 1: 163-171. (Mendoza, 1986).

Herbst, R. 1987b. Studies on Psaroniaceae II. *Tuvichapteris solmsi* nov. gen et sp. from the Permian of Paraguay and Uruguay. *In: Congreso Latinoamericano de Paleontología*, 4, Bolivia, *Actas* 1: 267-287.

Herbst, R. y R. Leguizamón. 1982-1984. La Formación Independencia (Pérmico Superior) del Paraguay: caracteres litológicos y paleontológicos. *FACENA* 5: 71-87.

Herbst, R. y P. Gutiérrez. 1995. *Cyclodendron andreisii* nov. sp. (Lycopodiaceae, Lycophyta) del Pérmico Superior de Uruguay. *FACENA*, 7: 67-86.

Herbst, R. y V. Filippi Amábili. 2012. *Asterotheca* en la Formación Tacuary (Pérmico Superior) del Paraguay Oriental. *GAEA Journal of Geoscience*, 7 (2): 117- 122.

Herbst, R.; S. Morton y L. Ferrando. 1987. Los pelecípodos dulceacuícolas del Pérmico Superior de Paraguay y Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 18 (2): 107-122.

Holz, M.; A. Franca; P. Alves Souza; R. Iannuzzi y R. Rohn. 2010. A stratigraphic chart of the Late Carboniferous / Permian sucesion of the Eastern border of the Paraná Basin, Brazil, South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 29: 381-399.

IAWA. 2004. List of microscopic features for softwood identification. *In: H. Richter; D. Grosser; I. Heinz; P. Gasson (eds.), International Association Wood Anatomist Journal*, 25: 1-70.

Jalfin, G. 1986. Evolución paleoambiental del Grupo Independencia, Pérmico Superior del Paraguay oriental. *In: Late Paleozoic and South America, Project 211 International Union Of Geological Sciences – UNESCO, Annual Meeting Working Group, Córdoba, Abstracts*, p. 79-80.

Kenrick P. y P. Crane. 1997. The origin and early diversification of land plants: a cladistic study. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

Kraus, G. 1870. Bois fossiles de conifères. En: W.P. Schimper, *Traité de Paléontologie végétale ou la Flore du monde primitif dans ses rapports avec les formations géologiques et la flore du monde actuel, Tome deuxième*. J.B. Bailliere et Fils, Paris, p. 363-385.

Kräusel, R., 1939. Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Aegyptens. IV. Die fossilen Flora Aegyptens. *Abhandlungen der Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematisch- naturwissenschaftliche Abteilung (Neue Folge)* 47: 1–140.

Kräusel, R. y E. Dolianiti, 1958. Gymnospermholzerans dem Paläozoikum Brasiliens. *Palaeontographica*, 104 B: 115-137.

Leiva Verón, V.; A. Crisafulli; R. Herbst; V. Fillippi Amábile y S. Molinas. 2012. Guavirá, una nueva localidad con maderas fósiles de la Formación Tacuary (Pérmico Superior) de Paraguay. *GAEA Journal of Geoscience* 8 (2): 67-81.

Lepekhina, V.1972. Woods of Palaeozoic pycnoxilic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives. *Palaeontographica* 138: 44-106.

Lepekhina, V. y A. Yatsenko, 1966. Clasification and nomenclature of woods of Palaeozoic pycnoxylic Plants. *Taxon*, 15: 66–70.

Lindley, J., 1830. An Introduction to the Natural System in Botany. London: Longman, Rees, Orme, Brown and Green.

Maheshwari, H. 1964. Studies in the *Glossopteris* flora of India. 24. On two new species of fossil wood from the Raniganj stage of Raniganj Coaldfield, Bengal. *The Palaeobotanist* 13: 148 - 154.

Maheshwari, H. 1972. Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica*, B-203: 1– 82.

Marguerier J (1973) Paléoxylogologie du Gondwana Africain: etude et affinites du genre Australoxylon. *Paleontol Africana* 16:37–58. (estados de São Paulo e Santa Catarina). São Paulo, SP. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 445 p.

Muff, R.; M. E. González; M. Del M. Vergel; R. Herbst, R. y Z. Fasolo. 1999. Palynological investigations and biostratigraphic correlations of Permian sedimentary rocks from Eastern Paraguay. *Newsletters of Stratigraphy*, 37 (1/2): 21-35.

Mussa, D. 1958. Conifera fósil do Carbonifero Superior de Santa Catarina. *Servicio Grafico do Instituto Brasileiro de Geografia e Estadística. Boletim* No 182: 1-22.

Mussa, D. 1982. Lignitafloras permianas da bacia do Paraná, Brasil. (Estados da Sao Paulo e Santa Catarina). Tese de Doutorado. Universidade de Sao Paulo. Instituto de Geociencias.

Mussa, D. 1986. As formas gondwânicas do Grupo solenoide e sua distribuição estratigráfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **58** (1): 61-88.

Oliver, F.W. y D.H. Scott. 1904. On the structure of the Palaeozoic seed *Lagenostoma lomaxi*, with a statement of the evidence upon which it is referred to *Lyginodendron*. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 197B : 193 - 247 . (13,14,23).

Page, P.C.N. 1990. Pinatae. En K. Kubitzki (Ed.), *The families and genera of vascular plants*. Springer Verlag, Berlin, p. 290–319.

Pant, D. y V. Sing, 1987. Xylotomy of some woods from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica Abteilung B*, 203: 1-82.

Perez-Loinaze, V.; S. Césari; O. López Gamundí y L. Buatois. 2010. Palynology of the Permian San Miguel Formation (Western Paraná Basin, Paraguay): Gondwanan biostratigraphic correlations. *Acta Geológica*, 8 (4): 483-493.

Philippe, M. 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comt_e (nord-est de la France): systematique et biogeographie. *Palaeontographica Abteilung B-Stuttgart*- 236, 45e103.

Phillippe, M. y M. Bamford. 2007. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 123: 273-289.

Prasad M. y Lele, K. 1984. Triassic ginkgoean wood from the South Rewa Gondwana basin, India. *Review of Palaeobotany and Palynology* 40: 387- 397.

PROYECTO PAR 83/005 (1986) Mapa geológico del Paraguay. Comisión Nacional de Desarrollo Regional – Ministerio de Defensa Nacional, Asunción, 270p.

Rapalini, A.E.; S. Fazzito y D. Orue. 2006. A new Late Permian paleomagnetic pole for stable South America: the Independencia Group, Eastern Paraguay. *Earth, Planets and Space*, 58, 1247-1253.

Roberts, D.; M. Bamford y B. Millstead. 1997. Permo-Triassic macro-plant fossils in the Fort Grey silcrete, East London South African. *Journal Geology*, 100: 157-168.

Rößler, R.; M. Philippe; J. H.A. Van Konijnenburg-Van Cittert; S. MCLOUGHLIN; J. SAKALA y G. ZIJLSTRA. 2014. Which name(s) should be used for Araucaria-like fossil wood? – Results of a poll. *Taxon*, 63 (1): 177-184.

Serbet, R. y G.W. Rothwell. 1995. Functional morphology and homologies of gymnospermous ovules: evidence from a new species of *Stephanospermum* (Medullosales). *Can. J. Bot* 73: 650— 661.

Vergel, M. 1993. Palinoestratigrafía de la Secuencia Neopaleozoica de la Cuenca Chacoparanaense Argentina. *12º Internacional Congress on the Carboniferous- Permian (Buenos Aires, 1991) Compte Rendu*: 1: 201-212. Buenos Aires.

Vieira, C. y R. Iannuzzi. 2000. Presença de *Asterotheca* sp. no Permiano Superior da Bacia do Paraná (Membro Serrinha, Formação Rio do Rasto). *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências*, 5: 33-36.

Vogellehner, D., 1968. Zur Anatomie und Phylogenie de Mesozoischer Gymnospermenhölzer, 7: Prodrömus zu einer Monographie de Protopinaceae. II. Die Protopinoiden Hölzer des Jura. *Palaeontographica* Abt. B, 124, (4 -6), s.125-162, Stuttgart.

Vozenin-Serra C, Grant-Mackie J (1996) Les bois noriens des terrains Murihiku-Nouvell Zélande. *Palaeontographica* 241: 999–125.

Wiens, F. 1982. Mapa geológico de la región oriental, República del Paraguay, escala 1:500.000. *In: Simposio de Ciencias Naturales del Paraguay, 1, Asunción, Annales*, p.1-8.

Zeiller, R. 1895. Note sur la flore fossile des gisements houillers de Rio Grande do Sul (Brasil meridional). *Soc. Geol. France, Bull. Ser. 3*: 601-629.

<http://www.geologiadelparaguay.com/Canteras.htm>

ANEXO

Información complementaria

TESINISTA. Vallejos Leiz, Laura Soledad

DIRECTOR. Dra. Alexandra Crisafulli

CO-Director: Dr Rafael Herbst

TITULO: "Estudio anatómico de maderas del Grupo Independencia (Pérmico) de Paraguay"

1-Evaluación del Director

La Srita. Laura Vallejos Leiz desarrolló actitudes positivas en la elaboración de este trabajo.

Se desempeñó con iniciativa y reflexión crítica en el análisis de los temas tratados.

Realizó trabajos de campo y un curso organizado por la FaCENA para complementar su formación disciplinar en el manejo digital de material óptico.

De acuerdo al criterio del Co-director Dr. Rafael Herbst (en su momento) y en el mío propio, el trabajo de la postulante reúne las condiciones apropiadas para su presentación en el marco de los requisitos de un Trabajo Final de Graduación de la carrera Licenciatura en Ciencias Biológicas.

Por lo señalado sintéticamente presto mi conformidad sobre todo lo actuado señalando la dedicada labor de la tesista enmarcada en el entusiasmo y esfuerzo que volcó en su trabajo

Dra. Alexandra Crisafulli
Directora

Nota: el título de este **Trabajo Final de Graduación:** “ESTUDIO ANATÓMICO DE MADERAS DEL GRUPO INDEPENDENCIA (PÉRMICO) DE PARAGUAY”, está cambiado con respecto al aprobado por el Comité Evaluador del Plan que era: “ESTUDIO ANATÓMICO DE MADERAS GIMNOSPÉRMICAS DEL GRUPO INDEPENDENCIA (PÉRMICO) DE PARAGUAY”, ya que además de maderas gimnospérmicas se identificaron maderas de Pteridophyta.

2- Exposición sintética de la labor desarrollada

Las actividades realizadas durante el desarrollo del presente Trabajo Final de Graduación incluyen:

1. Revisión bibliográfica general y específica de las características anatómicas de las maderas fósiles del Gondwana para identificar sus rasgos diagnósticos
2. Selección de maderas de la localidad Siraty (Formación Tacuary) Pérmico Superior de Paraguay que se encuentran depositadas en la Colección Paleontológica de la UNNE “Dr. Rafael Herbst”, Sección Paleobotánica (CTES-PB y CTES-PMP)
3. Realización de cortes petrográficos a los leños en las tres secciones correspondientes: corte transversal, corte longitudinal radial y corte longitudinal tangencial.
4. Pulido de los materiales hasta un espesor de 40 μm para ser observado en microscopio y lupa binocular.
5. Descripción de los materiales, obtención de imágenes y comparación con maderas de otros yacimientos coetáneos.
6. Determinación sistemática de los ejemplares.
7. Conclusiones de la paleoxilotaoflora estudiada.
8. Elaboración del Trabajo Final de Graduación de Licenciatura.