

Guavirá, una nueva localidad con maderas fósiles de la Formación Tacuary (Pérmico Superior) de Paraguay

Valeria Leiva Verón, Alexandra Crisafulli

Centro de Ecología Aplicada (CECOAL- CONICET y Universidad Nacional del Nordeste). Ruta 5 km 2.5, Corrientes, Argentina.
valerialaivaveron@hotmail.com, alexandracrisafulli@hotmail.com

Rafael Herbst

Instituto Superior de Correlación Geológica (INSUGEO- CONICET). Las Piedras 201, 7°/B, 4000 San Miguel de Tucumán, Argentina.
rafa.herbst36@gmail.com

Víctor Filippi, Sonia Molina

Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Asunción (FACEN-UNA). Ruta Mariscal Estigarribia, km 11, San Lorenzo, Paraguay.
acrosinum@gmail.com.py

RESUMEN

Se describen maderas silicificadas provenientes de Guavirá, una nueva localidad de la Formación Tacuary, del Pérmico Superior de Paraguay. Los taxones identificados incluyen: Coniferales *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli comb. nov. y *Kaokoxylon rioclarense* ex Mussa, in Crisafulli & Leiva Verón (este trabajo); *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel & Dolianiti, *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh, y *Baieroxylon cicatricum*, Prasad & Lele, que se asocia generalmente a las Ginkgoales. El hallazgo de esta nueva asociación tiene interés paleoambiental y paleogeográfico ya que permite asociar por primera vez a la Formación Tacuary con otras de las secuencias gondwánicas coetáneas de Sud América portadoras de maderas con médulas solenoide, y realizar así comparaciones más precisas.

Palabras clave: anatomía, maderas, Pérmico Superior, Formación Tacuary, Paraguay.

ABSTRACT

GUAVIRÁ, A NEW LOCALITY WITH FOSSIL WOODS FROM THE UPPER PERMIAN TACUARY FORMATION OF PARAGUAY. The article describes gymnospermous fossil woods from Guavirá, a new locality exposing rocks from the Upper Permian Tacuary Formation in Paraguay. The identified taxa include the conifers *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli comb. nov. and *Kaokoxylon rioclarense* ex Mussa in Crisafulli & Leiva Verón (this paper), *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel & Dolianiti, *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh, and *Baieroxylon cicatricum*, Prasad & Lele, a species frequently associated with the Ginkgoales. The discovery of this new assemblage has paleoenvironmental and paleobiogeographic significance because this is the first record of a species with a solenoid pith in the Permian of Paraguay. Thus, it allies the Tacuary Formation to other gondwanic sequences of South America and helps to establish comparisons between their xylotaphofloras.

Keywords: wood anatomy, Upper Permian, Tacuary Formation, Paraguay.

INTRODUCCIÓN

La Formación Tacuary aflora ampliamente en los departamentos de Guairá y Caaguazú en el Paraguay Oriental. Localidades como Arroyo Vista Alegre y Arroyo Vino han brindado restos paleoflorísticos de escasas Sphenopsidae,

Lycopsideae y Carophyta (Herbst, 1972, 1975, 1981a, 1981b; Herbst y Gutiérrez, 1995) y anatómicamente bien conservadas Osmundales y Marattiales (Herbst, 1981c, 1987).

La xilotafloflora fue descripta en detalle por Crisafulli y Herbst (2009), que determinaron para esta Formación una

asociación constituida por leños gimnospermos afines a los órdenes Coniferales (*Australoxylon texeirae*, Marguerier, *Bageopitys herbstii*, Crisafulli, *Podocarpoxylon paraltifolium* Vozenin-Serra y Grant-Mackie), Ginkgoales (*Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele) y afín a Taxales (*Prototaxoxylon brasilianum*, Kräusel & Dolianiti).

Recientemente en dos nuevas localidades de esta misma unidad estratigráfica, Guavirá (aproximadamente 25° 24' 53"S y 56° 30' 60" W) y Calera Cachimbo (25° 28' 55" S y 56° 08' 08" W), ambas en el Departamento de Caaguazú (Figura 1), se hallaron numerosos ejemplares de leños fósiles. De esta última localidad, Herbst y Filippi (2011) describieron restos de *Asterotheca cf. piatnitzkyi* (Frenguelli) emend. Vieira *et al.* (2007) que resulta ser el primer hallazgo de impresiones de pteridofitas bien conservadas. En Guavirá se encontraron numerosos ejemplares con buen estado de preservación anatómica; si bien los troncos fueron hallados rodados, tanto en los arroyos de esta área como sueltos en los campos, es indudable que proceden de los sedimentos pérmicos de la Formación Tacuary, que son los únicos que existen en toda la zona. Asimismo, los taxones como tales, por comparación con los citados previamente de Uruguay, Argentina y Brasil, son inequívocamente de esta edad.

Aparte del interés que significa dar a conocer una nueva localidad y su asociación xilotaoflorística, en este caso se encontraron por primera vez en Paraguay leños con médula solenoide, rasgo anatómico que reviste interés desde el punto de vista paleoambiental y bioestratigráfico. Estos ejemplares se describen en la presente contribución.

Marco geológico

La estratigrafía y sedimentología de la Formación Tacuary ha sido descrita en diversas contribuciones (Jalín, 1986; Muff *et al.*, 1999; Filippi y Báez Presser, 2002; Báez Presser *et al.*, 2004, entre las más importantes). En todos estos trabajos, la Formación Tacuary está asignada al Pérmico Superior, edad también aceptada en los trabajos paleobotánicos previos.

En los arroyos cercanos a Guavirá, aflora una pequeña secuencia, portadora de los troncos permineralizados, que consiste en una veintena de metros de areniscas medianas a finas, predominantemente grises, relativamente duras, con

algunas venas de calcita, y unas pocas delgadas intercalaciones de limolitas oscuras. Estas sedimentitas corresponden a la porción inferior de la Formación Tacuary, y representarían parte de un "[...] sistema abierto o cerrado de lagunas estuáricas [...]" (Muff *et al.*, 1999) o bien "[...] sedimentos de áreas peri-costeras, quizás periódicamente conectadas al mar [...]" (Jalín, 1986).

Esta sección de la Formación estaría estratigráficamente por debajo de los sedimentos lacustres que contienen la bien conocida "fauna de *Pinzonella*" con moluscos, ostrácodos y carófitas (Herbst, 1981b; Herbst *et al.*, 1987).

MATERIALES Y MÉTODOS

Los materiales son todos ejemplares rodados de leños silicificados, decorti-

cados, con buena preservación de los tejidos. Para su estudio se practicaron los tres planos de cortes petrográficos, transversal, longitudinal radial y longitudinal tangencial, montados en resinas epoxi. Las observaciones y fotografías se hicieron con microscopio Leica ICC 50, lupa estereoscópica Leica M 50 y Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes). Con éste último equipo, también se observaron astillas (*chips*) de fragmentos de la madera sin tratamiento alguno. La medida de los elementos anatómicos se obtuvo con un mínimo de 20 mediciones; las cifras se citan de la siguiente forma: promedio, y entre paréntesis los valores mínimos y máximos.

La terminología utilizada corresponde al Glosario de Términos de la Asociación



Figura 1. Mapa de localización de las áreas fosilíferas y de exposición de sedimentitas de la Formación Tacuary en el Departamento de Caaguazú, destacando los afloramientos de Guavirá, aquí estudiados (círculo rojo).

Figure 1. Location map of the fossiliferous areas showing levels of the Tacuary Formation and highlighting the Guavirá outcrops studied here (red circle).

Internacional de Anatomistas de Maderas (IAWA, 2004). Los elementos anatómicos se midieron con los valores biométricos establecidos por García Esteban *et al.* (2002) y García Esteban *et al.* (2003). La clasificación supragenérica sigue las normas propuestas por Brands (1989-2005) del CIBN (<http://sn2000.taxonomy.nl>) y del *Index nominum Supragenerorum Plantarum vascularum* (Reveal, 2007). Los materiales se encuentran depositados en la colección paleobotánica de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Asunción, Paraguay, bajo la sigla facen-bot y los preparados microscópicos como facen-palino.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

División: Tracheophyta Sinnott 1935 ex Cavalier-Smith 1998

Clase: Spermatopsida Serbert & Rothwell 1995

Orden Coniferales Engler 1897

Familia *incertae sedis*

Género *Agathoxylon* Hartig 1848

Especie tipo: *Agathoxylon cordaianum* Hartig 1848

Agathoxylon semibiseriatum (Pant y Singh) Leiva Verón & Crisafulli nov. comb. (Figuras 2A-F, 3A-B y 4)

Basónimo:

Araucarioxylon semibiseriatum, Pant y Singh, 1987, *Paleontographica* B, 203:20-24. Figs. 4. A-F y 5. A-E.

Sinonimia:

2001. *Araucarioxylon semibiseriatum* Pant y Singh, in: Lutz *et al.*, *Ameghiniana* 38(1):126. Figs. 3 C-F y 6-7.

2011. *Brachyoxylon semibiseriatum* (Pant y Singh) Kurzawe y Merlotti (2010), *Pesquisas em Geociências*, 37:45.

Descripción: Fragmento de leño silicificado, de 12 cm de longitud, con un diámetro mayor de 8 cm y un diámetro menor de 7 cm. Se preserva el xilema secundario, picnoxílico, homogéneo, en muy buen estado. En sección transversal, las traqueidas del xilema secundario están

radialmente ordenadas, a veces dejando espacios intercelulares, tienen contorno poligonal a rectangular. Las dimensiones promedio de las traqueidas son de 38 μm (26-44 μm) de diámetro radial y 41 μm (21-48 μm) tangencial, respectivamente. Un promedio de 13 (18-2) traqueidas separan los radios entre sí (Figura 2A). Los anillos de crecimientos son indiferenciados. Es posible observar numerosas *shearing zones* (*sensu* Erasmus, 1976), como en la Figura 2B. El corte longitudinal radial en las paredes de las traqueidas muestra punteaduras areoladas uniseriadas, contiguas, aplastadas, y parcialmente biseriadas, subopuestas o alternas, hexagonales. En algunas traqueidas se observan punteaduras triseriadas. El poro central de las punteaduras es circular a oval. Miden 10,55 x 9,13 μm - 3,26 x 4,87 μm , siendo su coeficiente de achatamiento [$e = d$ (diámetro menor)/ D (diámetro mayor)] de 0,92 a 0,66 (Figuras 2C y 4). Los campos de cruzamientos tienen 4 (6-9) punteaduras areoladas con la apertura de la aréola circular y dispuestas en forma irregular (Figuras 2D y 4). El sistema radial es homogéneo. En corte longitudinal tangencial, los radios leñosos son uniseriados o parcialmente biseriados. La densidad de los radios es de 39 radios r/mm^2 (Figura 2E). En algunos sectores, los radios tienen un arreglo atípico, son altos y bajos e indican que han sufrido esfuerzos irregulares (Schweingruber *et al.*, 2006). En esta circunstancia también es característica la presencia de radios biseriados, como sucede con este material. Se observan cavidades esquizógenas o lisígenas. En algunos se ven substancias oscuras, tal vez resinosas (Figura 2F). Las cavidades pueden ser el resultado de la lisis celular o habrían estado rodeando a un canal secretor. La altura promedio es de 6 (1-14) capas de células, miden aproximadamente 154 μm (28-270 μm). En corte longitudinal tangencial, se observan numerosas trazas rameales-foliares de contorno ovoidal en sección transversal. Las trazas miden en promedio 1,62 mm x 0,87 mm (Figura 3A). La presencia de éstas en el leño muestra “[...] un patrón en espiral característico y

el conjunto de traqueidas y radios leñosos se curvan formando un remolino” (Bodnar y Coturel, 2012). La traza está subdividida en tres secciones (Figura 3B). Han preservado en el centro células parenquimáticas de contorno poligonal y células con contenidos oscuros que miden 29 μm x 42 μm . Se observan las traqueidas del xilema primario de contorno cuadrangular. En la parte superior, las traqueidas axiales y los radios tienen contorno sinuoso, algunos de estos se bifurcan o fusionan y se observan “*traqueidas gigantes*” (*sensu* Bodnar y Coturel, 2012) que miden en promedio 79 μm x 51 μm de diámetro radial y tangencial respectivamente (Figura 3A).

Material: facen-bot-0031; facen-palino-0001-0002-0003-0004

Comentarios: Con esta análisis se transfiere otra especie de *Araucarioxylon* Kraus (Kraus, 1870) al género *Agathoxylon* Harting (1848). El primero es considerado ilegítimo por el principio de prioridad (Art. 13) del ICBN (Philippe, 1993; ICBN, 2012), y por ello sinonimizado a *Agathoxylon* Hartig 1848 (Bamford y Philippe, 2001). Esta opinión es consecuente con la de trabajos anteriores (Crisafulli y Herbst, 2008; Gnaedinger y Herbst, 2009; Kurzawe y Merlotti, 2009; 2010) y confirmada en Philippe (2011) y Rößler *et al.* (2014). Al establecer comparaciones con otras especies de *Agathoxylon*, género de amplia distribución en todo el Gondwana, este ejemplar es determinado como *Agathoxylon semibiseriatum* por las características del xilema secundario, especialmente el número y tipo de punteaduras en los campos de cruzamiento y las características de los radios leñosos señalados más arriba. En la presente descripción, se agregan y mejoran algunos detalles anatómicos de las descripciones previas. Los materiales aquí analizados se diferencian de los ejemplares asignados a esta especie en la Formación Raniganj (Pérmico Superior) de India y en la Formación La Ternera (Triásico Superior) de Chile, en que presentan numerosas trazas con contenido medular preservado. No obstante, dado que no se cuenta con suficientes detalles

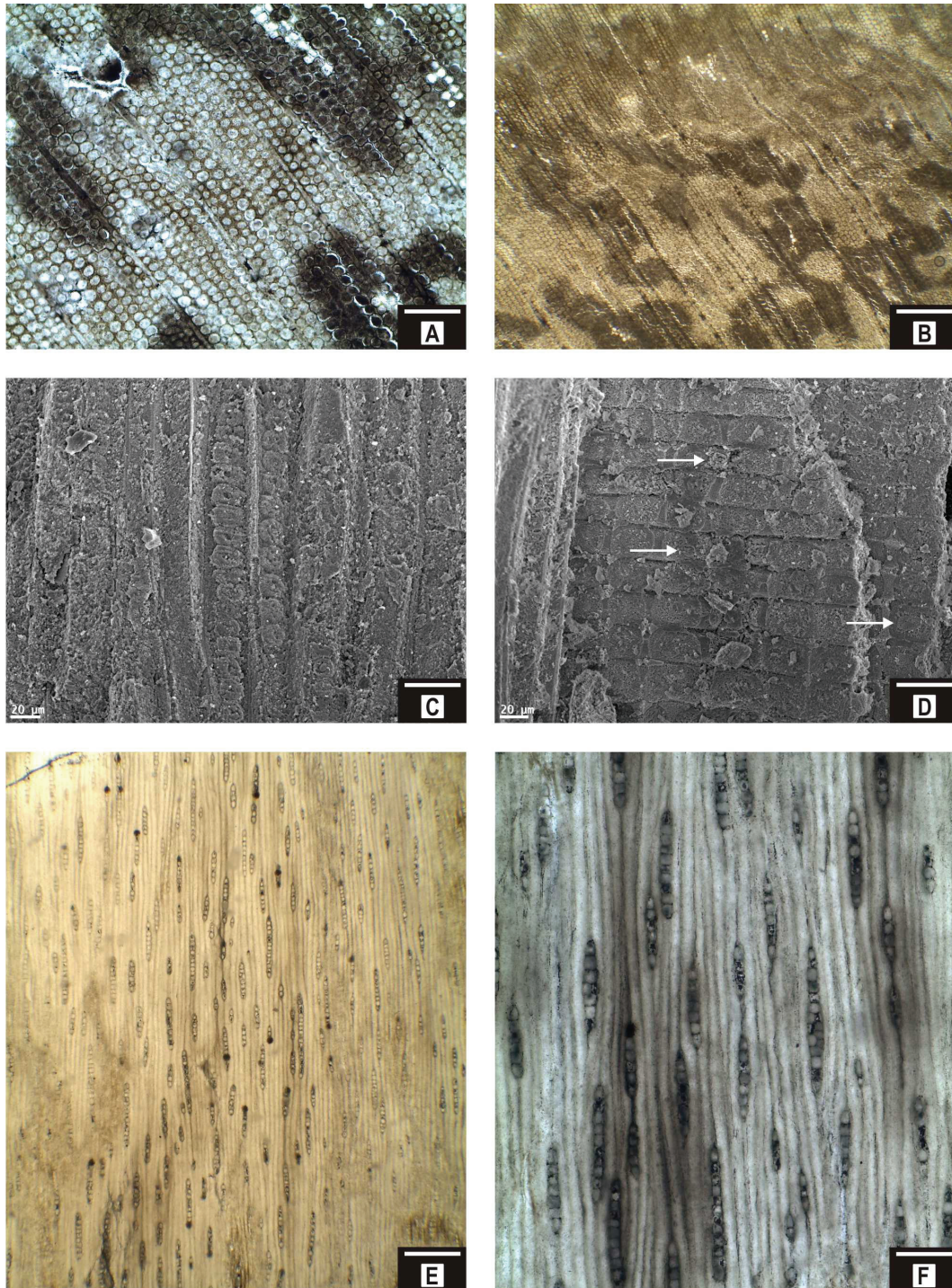


Figura 2. *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli nov. comb. (A-B, sección transversal del xilema secundario - facen-palino -0001; C-D, sección longitudinal radial - facen-palino 0002; E-F, Sección longitudinal tangencial - facen-palino 0003); A. traqueidas y radios; B. *shearing zones*; C. punteaduras uniseriadas en la paredes de las traqueidas; D. detalle de los campos de cruzamiento (la flecha indica una punteadura); E. distribución y frecuencia de los radios leñosos; F. radios leñosos uniseriados y biseriados. Nótese el contenido oscuro en algunos. Escala: A y E = 75 μ m; B y F =120 μ m; C y D = 20 μ m.

Figure 2. *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli nov. comb. (A-B, transverse section [of the secondary xylem - sample facen-palino -0001, C-D, longitudinal radial section - simple facen-palino 0002, E-F, longitudinal tangential section - simple facen-palino 0003). A. tracheids and rays. B. *shearing zones*. C. uniseriate pits on the tracheidal walls; D. detail of the cross-fields (arrow indicates a pit); E. frequency and distribution of wood rays. F. Uniseriate and biseriate rays, some with dark contents. Scale bar: A y E = 75 μ m; B y F =120 μ m; C y D = 20 μ m.

en las mismas, y tampoco caracteres medulares en el corte longitudinal radial, es prudente mantenerlo en este taxón, dado que la suma de caracteres de los tres cortes permite su asignación sin dudas a *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant y Singh) Leiva Verón y Crisafulli. Kurzawe y Merlotti (2011) ubicaron esta especie en el género *Brachyoxylon* Hollick y Jeffrey; sin embargo, este género, que se registra desde el Jurásico hasta el Cenoico (Philippe *et al.*, 2004) tiene una diagnosis diferente a la de *Agathoxylon*. Por ello, nuestro criterio es incorporar esta especie a este último género.

Género: *Chapmanoxylon* Pant & Singh 1987

Especie tipo: *Chapmanoxylon raniganjensis* Pant & Singh 1987

Chapmanoxylon jamuriense (Maheshwari) Pant & Singh 1987.
(Figura 3C-D y 4)

Basónimo:

1966 *Dadoxylon jamuriense* Maheshwari, *Paleobotanist*, 13(2):148, Lám. 1, Fig. 1-5, Lám. 2 Fig 6.

Sinonimia:

- 1972 *Damudoxylon jamuriense* (Maheshwari) Maheshwari, *Palaeontographica*, 138:11
- 1987 *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh nov. comb. *Palaeontographica*, B. 21, Tabla 3
- 2008 *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, in Crisafulli y Herbst, *Ameghiniana*, 5:739-740, Fig. 3. 1-, 4. 1-2
- 2009 *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, in Crisafulli *et al.*, *GAEA Journal of Geoscience*, 5(1):7-8, Fig. 5D-G, 6A-E
- 2012. *Chapmanoxylon jamuriense* (Maheshwari) Pant & Singh, in Crisafulli *et al.*, *Resumen XV Simposio Argentino de Paleobotánica*, 36.

Descripción: El ejemplar mide 15 cm de longitud, con un diámetro menor de 8 cm y mayor de 12 cm. Presenta una médula homogénea, compacta, no tabicada,

de contorno circular, con células parenquimáticas circulares, xilema primario endarco, con proyecciones cuneiformes y xilema secundario picnoxílico, homogéneo, con falsos anillos de crecimiento. En corte longitudinal radial, las paredes de las traqueidas del xilema secundario presentan punteaduras circulares, uniseriadas, biseriadas, contiguas y/o espaciadas. Los campos de cruzamiento presentan 1-3 punteaduras araucarioides por campo. En corte longitudinal tangencial, los radios son homogéneos uniseriados y bajos, con un promedio de 6 células (1-18) de alto.

Material: facen-bot-0032; facen-palino-0005-0006-0007-0008-0009

Comentarios: Un carácter de importancia taxonómica en este material es la presencia de una médula homogénea, que lo acerca a los siguientes morfógenos: *Bageopitys* Dohms (1976), *Abietopitys* Kräusel (Kräusel y Range, 1928) y *Phyllocladopitys* Kräusel (Kräusel y Range, 1928), *Arauspiropitys* Pant y Singh (1987), *Chapmanoxylon* Pant y Singh (1987), *Ginkgophytoxylon* Tidwell y Munzing (1995) y *Retemedulloxylon* Merlotti, (Merlotti, 1999). De los dos primeros se diferencia por no presentar en el xilema secundario radios leñosos “articulados o con cavidades”. De *Phyllocladopitys* y *Arauspiropitys* se distingue porque estos géneros tienen una sola punteadura simple en los campos de cruzamiento. *Ginkgophytoxylon* muestra un xilema secundario “tipo *Baieroxylon*” (Lepekina y Yatsenko-Khemelevsky, 1966) que lo distingue del material de Guavirá. De *Retemedulloxylon* se aparta por no presentar una médula homogénea con tabiques.

Chapmanoxylon es el taxón al que mejor se ajusta este ejemplar, por las características de la médula, xilema primario y secundario. El género está distribuido en Australia, India, Argentina, Uruguay, Brasil, Sudáfrica y Mongolia. La especie aquí asignada se encuentra en las formaciones pérmicas de Raniganj, en India (Pant y Singh, 1987), en Antártida, (Maheshwari, 1972), en Solca, Argentina (Crisafulli y Herbst, 2008), en Tres Islas, Uruguay (Crisafulli y Herbst, 2009) y

recientemente en el Triásico Superior de Faxinal do Soturno, Brasil (Crisafulli y Dutra 2012), en cuyas descripciones se detallan las características que comparte con este espécimen. Sin embargo, en los hallazgos de *Chapmanoxylon jamuriense* de Solca y de Tres Islas hay, además, punteaduras uniseriadas, biseriadas, alternas, separadas y/o contiguas, circulares y hexagonales, y la altura de las células de los radios es de 1-45. Consideramos que estas pequeñas diferencias están dentro de los límites de la especie.

Género: *Kaokoxylo* Kräusel 1956

Especie tipo: *Kaokoxylo sclerosum* Kräusel 1956

Kaokoxylo rioclarense (ex Mussa, 1982) Crisafulli & Leiva Verón
(Figuras 3E-G y 5)

Basónimo:

1982. *Kaokoxylo rioclarense* Mussa, Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, (USP). Instituto de Geociências, 291-298; Estampa 25 figs. 1-4; Estampa 26 figs.1-4; Estampa 27 figs.1-4; Estampa 28 fig. 1; text-fig. 30

Sinonimia:

2011. *Kaokoxylo rioclarense* Mussa, in Merlotti, *Pesquisas em Geociências*, 38(1):39 (fig. 5E) y 43 (fig. 7I) (*nomen nudum*, por falta de diagnosis y basónimo)

Diagnosis (traducida de Mussa, 1982, p. 297): [*Gymnospermous wood. Pith 10mm x 0,9 mm bigger and smaller diameters, parenchymatic, solid, heterocellular, with a tendency of bigger cells in the pith center. Concentration of cells in peripheric rows; pith outline almost circular marked by sclerotic nests; each nest is associated with thick-walled parenchyma cells, simple or punctuated, with small alternate areolated pits; pith cells vertically arranged in rather irregular rows, mainly close to the sclerenchyma nests and secretory ducts; sclereids almost isodiametric, lumen small, circular; secretory ducts dispersed in pith; secretory cells scattered in peripheric regions. Primary wood centrifugal, protoxylem endarch, primary*

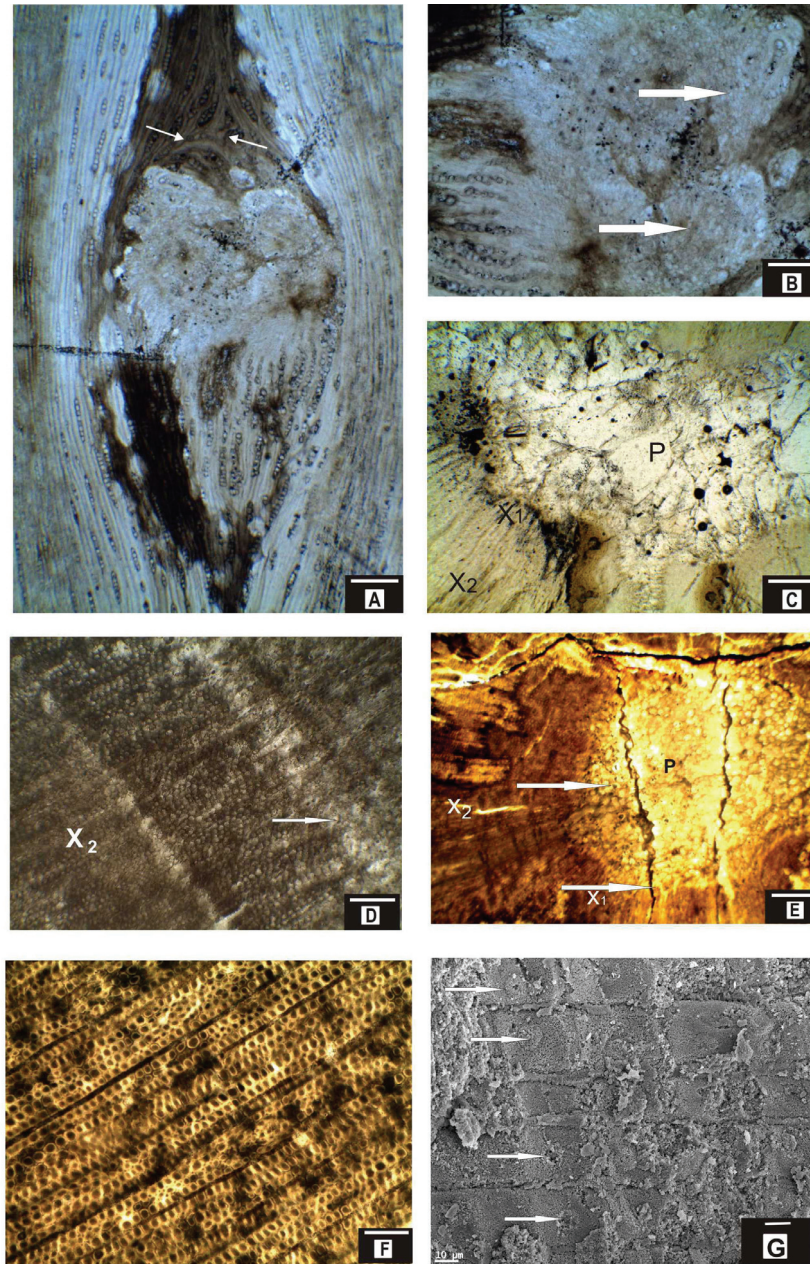


Figura 3. A-B. *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli nov. comb., sección longitudinal tangencial mostrando el detalle de una de las trazas (facen-palino 0004): A. células girantes en la sección longitudinal tangencial (flecha); B. las 3 secciones de la traza; C-D. *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh. en sección transversal del leño (facen-palino 0005): C. detalle de la médula (P) con células parenquimáticas y de las cuñas del xilema, D. xilema secundario y falso anillo de crecimiento (flecha); E-G. *Kaokoxydon rioclarense* (ex Mussa) Crisafulli & Leiva Verón (en E-F, sección transversal del leño - facen-palino-0010, en G, sección longitudinal radial - facen-palino 0011): E. médula heterogénea (flecha), cuñas del xilema primario (X₁) y parte del xilema secundario; F. detalle de las traqueidas del xilema secundario; G. detalle de los campos de cruzamiento. Escala: A y D = 150 µm; B = 200 µm; C y E = 80 µm; F = 120 µm; G = 10 µm.

Figure 3. A-B. *Agathoxylon semibiseriatum* (Pant & Singh) Leiva Verón & Crisafulli nov. comb., longitudinal tangential section showing details of a trace, sample facen-palino 0004): A. curved cells (arrow); B. three sections of the trace; C-D. *Chapmanoxylon jamuriense* Pant & Singh., transverse section of wood (facen-palino 0005): C. pith (P) with parenchymatic cells and the wedge-shaped projections of the xylem; D. secondary xylem showing false growth rings (arrow); E-F. *Kaokoxydon rioclarense* (ex Mussa) Crisafulli & Leiva Verón, transverse section of wood (facen-palino-0010): E. Heterogeneous pith (arrow), wedge-shaped projection of the primary xylem (X₁) and a portion of the secondary xylem; F. Detail of the tracheids in the secondary xylem. G. *Kaokoxydon rioclarense*, longitudinal radial section showing detail of the cross-field (facen-palino 0011). Scale bar: A y D = 150 µm; B = 200 µm; C y E = 80 µm; F = 120 µm; G = 10 µm.

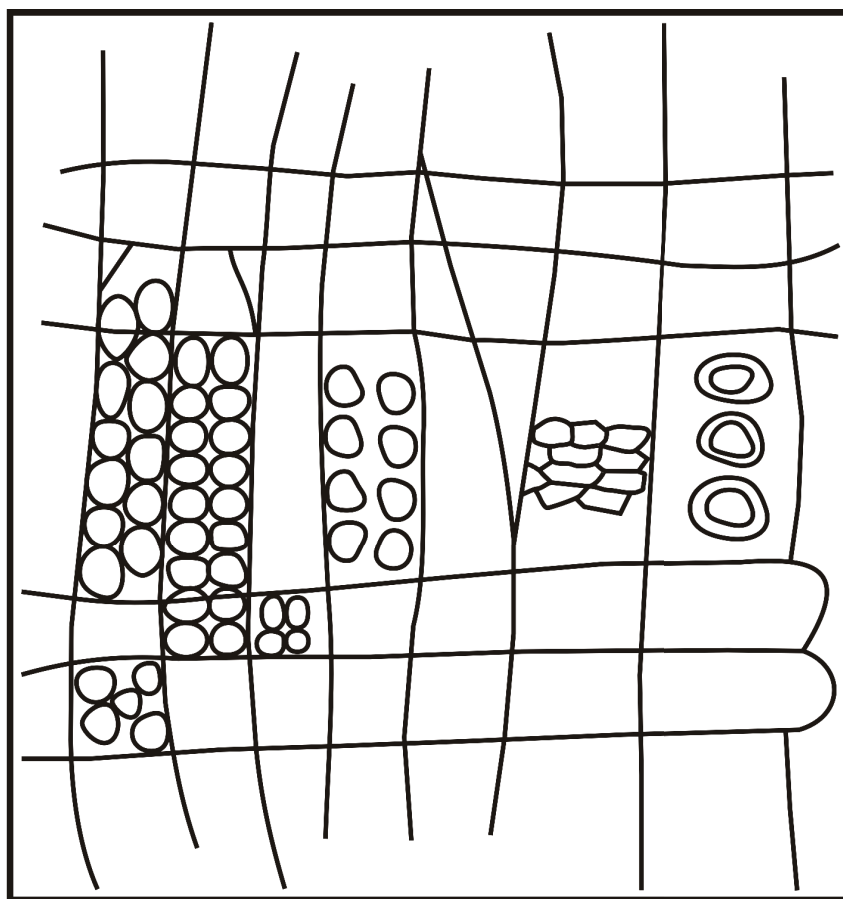


Figura 4. Esquema de la sección longitudinal radial del xilema secundario de *Agathoxylon semibiseriatum* (facen-palino 0002), y detalle de las punteaduras en las paredes de las traqueidas en los campos de cruzamiento.

Figure 4. Sketch of the longitudinal radial section of the secondary xylem of *Agathoxylon semibiseriatum* (facen-palino 0002), showing in detail the pits on the tracheid walls and cross-fields.

elements with weakly spiral thickenings, scalariform and reticulate. Secondary wood with marked growth rings; a few intercalated with the main ones without continuity; tracheids cuadrangular to rectangular in transverse section; pits in 1, 2, sometimes 3 rows, in longitudinal section; when only one row they are contiguous, not flattened, separated and sparse, circular; when in 2 (3) rows alternate or opposed in the tracheid, with a closely podocarpoid arrangement; cross-fields with 2-4(5) pits per field; areoles narrow, rounded to elliptic, the latter horizontally elongated; a few seem to include 2 smaller pits; radii uniseriate, sometimes biseriate in the medial section of the radii and associated with normal parenchymatic and resin cells; average height of radii 2-3 cell layers, a few up to 10 layers.

Holotype: (from Mussa, 1982): GP/3T 1382, col. paleontológica IG/USP
Paratype: GP/3T 1384

Locality: (from Mussa, 1982): AF/GP8, Pedreira de calcáreo Vitti, Assistência, Município Rio Claro, São Paulo, Brasil
Horizon and age: (from Mussa, 1982): Irati Formation; Upper Permian].

Para fines ilustrativos se incluye la diagnosis original de Mussa, en portugués: [Lenho do tipo gimnospermico medulado. Medula com 10 mm por 0,9 mm quanto aos diâmetros maior e menor; natureza parenquimática, maciça, heterocelular: tendência à maior dimensão das células na região central da medula; concentração de células menores nas camadas periféricas: contorno medular

quase circular realçado por ninhos de esclerênquima; a cada ninho se associam células de parênquima de paredes espessas simples e pontuadas com pequenas pontuações areoladas em arranjo alternado; arranjo vertical das células medulares em filas não muito regulares, principalmente nas proximidades dos ninhos de esclerídeos e dos dutos secretores; esclerídeos quase isodiamétricos em todas as orientações de secção; lúmen pequeno, circular ou em fenda, canaliculados; dutos secretores dispersos por todo o corpo medular; células secretoras esparsas na região periférica; corpo lenhoso primário centrífugo, protoxilema endárqueo; elementos primários com espessamentos frouxo-espiralados passando a elementos com espessamentos estreito-espiralados, escalariformes e reticulados; corpo secundário do lenho com anéis de crescimento nítidos; alguns anéis secundários, intercalados entre os principais, não têm continuidade; traqueídeos quadrados a retangulares em secção transversal; em vista radial pontuações em uma e duas fileiras, esporadicamente três fileiras; quando em uma, são contíguas sem muito se achatarem, ou separadas e esparsas, de forma circular; em duas filas (ou três) associam a alternância e a oposição no mesmo traqueídeo; arranjo próximo do tipo podocarpóide; campos de cruzamento com 2 a 4 (5) pontuações por campo; aréolas estreitas; arredondadas a elípticas; há pontuações elípticas alongadas no sentido horizontal; algumas parecem englobar até duas pontuações menores; raios unisseriados; de modo esporádico bisseriação na região mediana dos raios e associação de células resinosas e células parenquimáticas normais; altura média dos raios, 2-3 estratos celulares; escassos os raios com 10 estratos celulares de altura].

Descripción: Fragmento silicificado de 11 cm de longitud y 9 cm de diámetro mayor x 7 cm de diámetro menor. Preserva la médula, el xilema primario y el xilema secundario con anillos de crecimiento marcados (Figura 3E-F). La médula es circular, mide 3,5 cm de diámetro. Es heterogénea, compacta, no tabicada.

Las células parenquimáticas tienen contorno circular, miden en promedio 40 μm . Las células esclerenquimáticas se disponen en nidos en la periferia medular y miden en promedio 35 μm (Figura 3E). En sección longitudinal radial, algunas de ellas forman columnas a lo largo de toda la médula (Figura 5). Las células tienen contorno poligonal con paredes muy lameladas. En corte transversal, las traqueidas del xilema secundario son cuadrangulares y miden aproximadamente 30 μm de diámetro tangencial y 37 μm de diámetro radial. En corte longitudinal tangencial se observan varias trazas que también han preservado la médula con los mismos caracteres que el eje principal. Sobre las paredes longitudinales radiales de las traqueidas del xilema secundario hay punteaduras hexagonales, biseriadas, alternas y opuestas. También punteaduras circulares triseriadas, opuestas, areoladas, que miden 7,5 μm de diámetro. Los campos de cruzamiento tienen punteaduras areoladas, circulares, en número de 1 a 6, miden en promedio unos 8 μm (Figura 3G). En corte longitudinal tangencial se observan radios leñosos uniseriados y biseriados con una altura media de 9 células (7-15 células). Hay punteaduras uniseriadas y biseriadas en esta sección.

Material: facen-bot-0033; facen-palino-0010-0011-0012-0013

Comentarios: Los leños con células esclerenquimáticas en la médula son característicos del género *Kaokoxylo* Kräusel. Hay numerosas especies de este taxón diferenciadas en virtud de la variada disposición de estas células y del tipo y variedad de punteaduras en el xilema secundario (Herbst y Crisafulli, 1997; Crisafulli y Dutra, 2012; Gnaedinger y Cúneo, 2009; Gnaedinger y Zavattieri, 2012). Hasta ahora hay 10 especies conocidas cuyo biocrón se extiende desde el Pérmico hasta el Jurásico en Gondwana (Decombeix *et al.*, 2012; Kurzawe *et al.*, 2013). De todas ellas, este ejemplar es asimilable a *Kaokoxylo rioclarense* Mussa 1982, registrado en el Pérmico de la Formación Irati en el Municipio de Rio Claro (Brasil); sin embargo con aquel espécimen tiene diferencias referidas a la altura de los

radios leñosos, presentando una mayor altura en el de Brasil (9-18 células), detalles éstos que no representan ninguna diferencia significativa. Un aspecto que es importante señalar es que la especie *K. rioclarense* nunca fue validada según las normas del ICBN (2012), asunto que aquí se formaliza; el taxón era, hasta ahora, *nomina nuda* tal como se señala arriba.

Género: *Polysoleoxylo* Kräusel y Dolianiti 1958

Especie tipo: *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti 1958

Polysoleoxylo whitei (Maniero) Kräusel y Dolianiti 1958
(Figuras 6A-E y 7)

Basónimo:

1944, *Dadoxylo whitei* Maniero, Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. São Paulo, Geol., 45(1):107-112, figs. 1-5

Sinonimia:

1958. *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti, en *Palaeontographica*, 104:118-119, Lám. 17 Figs. 9-11
1961. *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti en Kräusel, Maithy & Maheshwari, *Paleobotanist*, 10(1-2): 05, text-fig. 23
1972. *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti *emend* Maheshwari, *Paleontographica B*, 138(1-4):17
1998. *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti, 1958, in Crisafulli, *Ameghiniana*, 35:136-138. Figs. 2.1-2.5
- 2010a. *Polysoleoxylo whitei* (Maniero) Kräusel y Dolianiti, 1958, in Crisafulli & Herbst, *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*, Resúmenes, 151.

Descripción: Leño silicificado, decortinado, que preserva la médula, el

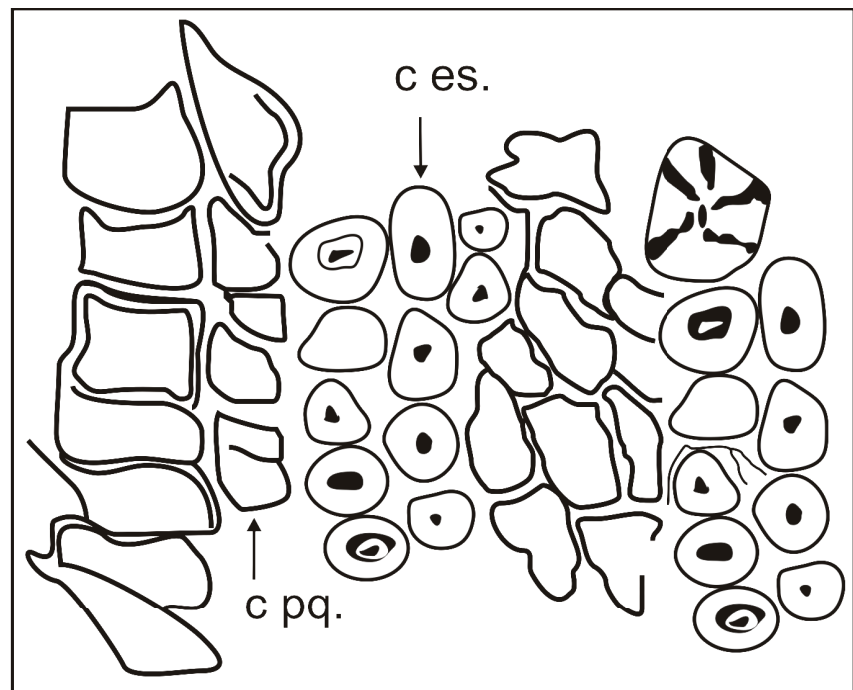


Figura 5. Esquema de la sección longitudinal radial de la médula de *Kaokoxylo rioclarense* (facen-palino 0012), mostrando las células parenquimáticas y las columnas de células esclerenquimáticas dispuestas en nidos en sección transversal (flechas). Modificado de Mussa (1982).

Figure 5. Sketch of the longitudinal radial section of *Kaokoxylo rioclarense* (sample facen-palino 0012), showing the parenchymatic cells and columns of sclerenchymatic cells arranged like nests in transversal section (arrow). Modified from Mussa (1982).

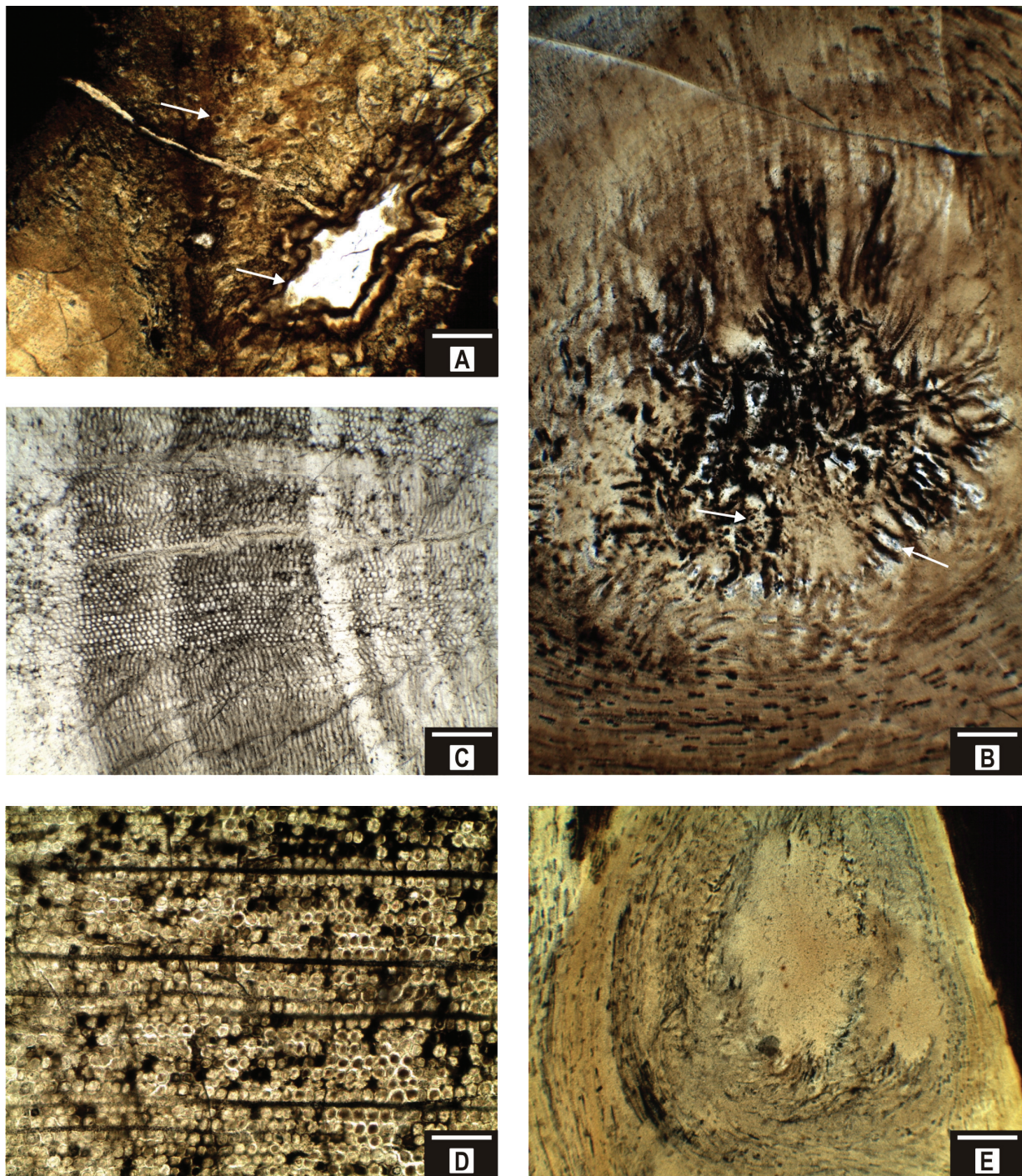


Figura 6. A-E. *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel & Dolianiti. A. Detalle de la médula en sección transversal (facen-palino-0014), con minilagunas y células secretoras (flecha); B. Detalle de la médula heterogénea solenoide en sección longitudinal tangencial (facen-palino 0016) y la posición de las minilagunas (flecha); C. Aspecto de una sección del xilema secundario en sección transversal (facen-palino 0014); D. detalle de las traqueidas y radios del xilema secundario en sección transversal (facen-palino-0015); E. sección longitudinal tangencial y detalle de una traza rodeada de radios leñosos (facen-palino 0017). Escala: A = 240 μ m; B-C y E = 250 μ m ; D =160 μ m.

Figure 6. A-E. *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel & Dolianiti. A. Transverse section showing the pith (sample facen-palino-0014) with mini-lacunae and secretory cells (arrows); B. longitudinal tangential section showing the heterogeneous solenoid pith (facen-palino 0016) and the position of mini.lacunae (arrow); C. aspect of secondary xylem in transverse section (facen-palino 0014); D. detail of the tracheids and rays of the secondary xylem in transverse section (facen-palino-0015). E. longitudinal tangential section showing a detail of a trace rounded by rays (facen-palino 0017). Scale bar: A = 240 μ m; B-C y E = 250 μ m ; D =160 μ m.

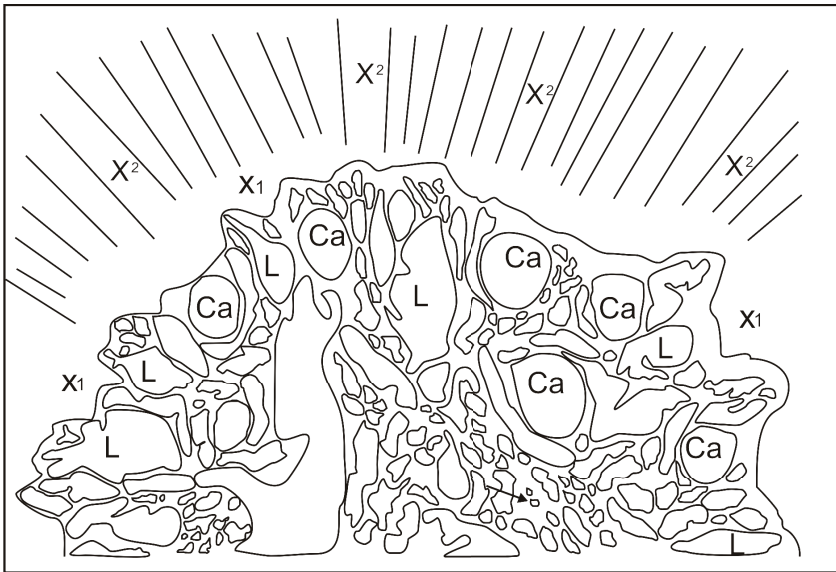


Figura 7. *Polysolenoxylon whitei* (Maniero) Kräusel & Dolianiti (facen-palino-0014). Esquema de la sección transversal de la médula mostrando los canales secretores (ca. s.), minilagunas (L) y las células parenquimáticas (c.pq). Modificado de Kräusel & Dolianiti (1958).

Figure 7. Sketch of a transverse section of the pith showing the secretory channels (ca. s.), minilacunae (L) and parenchymatic cells (c.pq). Modified from Kräusel & Dolianiti (1958).

xilema primario y el xilema secundario (Figura 6B-D). La médula es heterogénea, compacta, no tabicada, con escasas células esclerenquimáticas poligonales y numerosas células secretoras redondeadas a ovoidales, de disposición variada, agrupadas en nidos y/o aisladas. La agrupación en nidos es mayor en la periferia de la médula donde también se observan canales secretores circulares dispuestos irregularmente y algunas minilagunas (Figura 6A-B y 7). El xilema primario forma con proyecciones cuneiformes, y en corte longitudinal radial se observan engrosamientos escalariformes en las paredes traqueidales. El xilema secundario es picnoxílico, homoxílico con anillos de crecimiento marcados. Las traqueidas son poligonales en sección transversal. Un promedio de 5 (4-8) traqueidas separan los radios entre sí (Figura 6C-D). En corte longitudinal radial en las paredes de las traqueidas se observan punteaduras ovoidales, biseriadas, alternas. Unos pocos campos de cruzamiento han conservado punteaduras de tipo oculíporo (2-4). El sistema radial consiste de radios

homocelulares y bajos (1-6) vistos en sección longitudinal tangencial. En ésta, también se observan trazas de contorno ovoidal (Figura 6E).

Material: facen-bot-0034; facen-palino-0014-0015-0016-0017

Comentarios: Ejemplares con médulas solenoides (heterogéneas, con o sin lacunas, con células y canales secretores y escasas células esclerenquimáticas) son determinados como *Polysolenoxylon* Kräusel. Este género fue hallado en Uruguay, Brasil y Namibia en estratos coetáneos. En el Tabla 1 se registran las características de las 8 especies de *Polysolenoxylon* conocidas hasta ahora. Ya Lepekhina (1972) había señalado que “[...] la existencia de células secretoras y conductos son rasgos diagnósticos importantes para gimnospermas paleozoicas e implican una especialización de las mismas y una evolución filogenética a partir de elementos xilemáticos existentes en médulas primitivas”. En opinión de Mussa (1986a), Merlotti (2000, 2011) y Kurzawe y Merlotti (2009) la presencia de leños

con médulas solenoides está relacionada con un tipo de sedimentos particulares (lutitas oscuras) asociados a planicies de inundación y/o cuencas mareales. Éstos caracteres permitieron esbozar a Mussa (1986b) una *biozona difragmo solenoide* que reuniría taxones con esta clase de médulas en las secuencias gondwánicas con condiciones ambientales similares. Este tipo de maderas se ha hallado en las Formaciones Carapacha de Argentina, con el género *Schopfiacaulia* Mussa (Crisafulli *et al.*, 2000); Melo, en Uruguay, con *Polysolenoxylon* (Crisafulli, 1998); Irati, en Brasil, con los géneros *Schopfiacaulia* y *Polysolenoxylon* (Mussa, 1982, 1986a); en el Grupo Ecça, Namibia, con *Polysolenoxylon*, *Solenopitys* y *Solenoxylon* (Kräusel, 1956; Crisafulli y Herbst, 2010b) y en White Band, India, con *Polysolenoxylon* (Mussa, 1986b), en sedimentos que comparten estas características. El material aquí estudiado es, entonces, el primer registro de este tipo de médulas para el Pérmico de Paraguay, y también asociado con sedimentos lutíticos oscuros. De acuerdo con Maheshwari (1972) y Kulkarni *et al.* (1971), los “gaps” señalados por Kräusel y Dolianiti (1958) en la médula de *Polysolenoxylon* no tendrían importancia taxonómica ya que se trataría de efectos de la descomposición durante la fosilización. Mussa (1986a) señala que la presencia de médulas solenoides indicaría adaptaciones a estrés hídrico y/o mecanismos de aireación en ambientes saturados de agua, opinión compartida por Crisafulli y Lutz (2000). Este carácter deberá ser tenido en cuenta cuando se analicen más detalladamente las condiciones ambientales de la Formación Tacuary.

Orden: Ginkgoales Gorozankin 1904

Género: *Baieroxylon* Greguss 1961

Especie tipo: *Baieroxylon implexum* (Zimmermann) Greguss 1961

Baieroxylon cicatricum Prasad y Lele 1984
(Figura 8A-D)

Tabla 1. Las especies conocidas de *Polysolenoxylon*, exclusivas del Gondwana, y sus características.
Table 1. *Polysolenoxylon* species, exclusive from the Gondwana record, and their main characteristics

<i>Polysolenoxylon</i>	Trazas <i>Traces</i>	Médula heterogénea <i>Allways heterogeneous pith</i>	Xilema primario <i>Primary xylem</i>	Xilema secundário <i>Secondary xylem</i>		Distribución <i>Geographic distribution</i>	
<i>P. whitei</i> (Kräuse y Dolianiti, 1958)		2 canales secretores, verticales y marginales, sin conexiones transversales, no tabicada, con esclereidas/ <i>2 vertical and marginal secretory channels, without transversal connections and with sclereids</i>	engrosamientos espiralados (EE)/ <i>spiral tickenings (ST)</i>	Radios leñosos homogéneos – (RLH) uniseriados <i>/homogeneous rays (HR),uniseriate</i>	Campos de cruzam (CC) <i>cross-fields</i> Puntead. Araucar. (PA) <i>araucarioid pits?</i>	Anillos de crecim (AC). <i>growth rings?</i>	Brasil, Uruguay
<i>P. whitei</i> (este trabajo/ this work)	Numerosas, helicoidales, pareadas/ <i>helical, in pairs.</i>	Con canales secretores, células con contenido oscuro y esclerénquimáticas/ <i>with marginal secretory channels, sclerenchymatic cells with dark contents.</i>	proyecciones cuneiforms and EE/ <i>cuneiform projections, EE + ST</i>	RHL, uniser. y bajos/HR <i>uniseriate, and low 4 (2-12)</i>	CC - PA 2-4		Paraguay
<i>P. maniroi</i> (Mussa,1986)	2 cicatrices circulares, alternas/2 <i>rounded scars/ alternate</i> (1,3 cm diám.)	Céntrica, circular, con sinuosidades, lagunar, sistema de canales periféricos y dispersos en el centro de la médula/ <i>centric and round pith, with lacunar sinuosities, peripheric channels system, dispersal in the pith.</i>	EE, escalariformes y reticulados / <i>ST, scalariform, reticulate</i>	RLH uniseriados /HR <i>uniseriate</i>	CC - PA 1-4 (5)	AC Regulares/ <i>regular</i>	Brasil
<i>P. taguaiense</i> (Mussa,1986)	1 cicatriz foliar/ <i>one leaf scar</i> (2,5 cm diám.)	Estrellada, lacunar, lagunas alargadas hacia la periferia. Células esclerenquimáticas, canal secretor periférico y en el centro/ <i>star shaped pith, lacunar, broader to the periphery, sclerenchymatic cells, marginal secretory channels and central secretory channels.</i>	Exarco/ <i>exarch</i>	RLH uniseriados /HR <i>uniseriate</i>	CC - PA 5-8	AC, con ondulaciones/ <i>corrugate</i>	Brasil
<i>P. septosum</i> (Mussa, 1986)		Lagunar, circular, ondulada, celulas esclarenquimáticas y canales resiníferos periféricos y en el centro de la médula/ <i>rounded to waved pith, lacunar, with sclerenchymatic cells & marginal and central secretory channels</i>		RLH uniseriados /HR <i>uniseriate</i>	CC - PA 5-8		Brasil
<i>P. bortoluzzii</i> (Guerra, 1975)		Sistema de canales, un central, no continuo y periféricos menores/ <i>discontinous channel system, one central and others, peripheric and small.</i>			CC – PA 1		Brasil
<i>P.kräuselii</i> (Surange y Maithy) Maheshwari, 1966		Descentrada, lagunar. Células esclerenquimáticas, secretoras y canales abundantes/ <i>off-center lacunar pith, secretory and sclerenchymatic cells/many channels</i>	EE/ST	RLH uniseriados y bajos/ <i>uniseriate and low.</i>	CC – PA 1-2 y cupresoides.		Brasil
<i>P. bageense</i> (Guerra Sommer, 1975)		Lagunar, Células esclerenquimáticas y canals secretores con paredes gruesas, verticales/ <i>lacunar, sclerenchymatic cells & vertical secretory channels with, thick walls.</i>	Proyec. cuneiformes/ <i>cuneiform projections</i>	RLH, uniseriados, raros biser./ <i>unis., rarely biseriate</i>	CC – PA 10		India/South Africa/ Brasil/ Uruguay

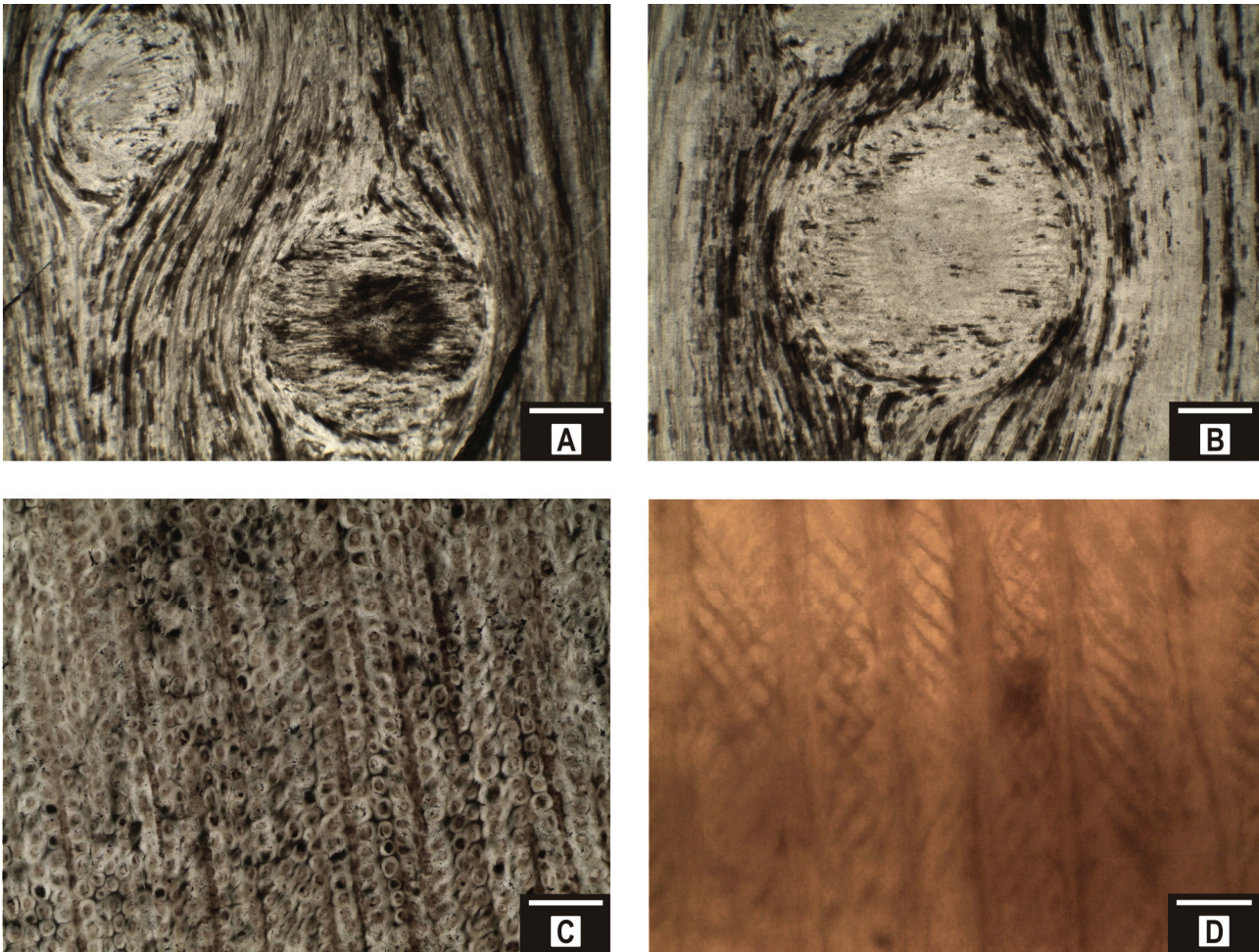


Figura 8. *Baieroxylon cicatricum* Prasad & Lele. A-B. sección longitudinal tangencial mostrando las trazas dispuestas helicoidalmente de a pares (A. facen-palino 0018 ; B. facen-palino 0019); C. sección transversal del leño secundario mostrando la disposición irregular de las traqueidas (facen-palino-0017); D. sección longitudinal radial mostrando finos engrosamientos en las paredes de las traqueidas (facen-palino 0020). Escala: A-B = 0,1 mm, C = 200 μ m, D = 57 μ m.

Figure 8. *Baieroxylon cicatricum* Prasad & Lele. A-B. longitudinal tangential section showing helicoidal traces arranged in pairs (A. sample facen-palino 0018; B. sample facen-palino 0019). C. transverse section of the secondary xylem showing the irregular disposition of tracheids (facen-palino-0017); D. longitudinal radial section showing slight thickenings on the tracheidal walls (facen-palino 0020). Scale bar: A-B = 0,1 mm, C = 200 μ m, D = 57 μ m.

Basónimo:

1984. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in *Review of Palaeobotany and Palynology*, 40:389-397. Lám. 1, Figs.1-5. Lám. 2, Figs. 1-4, Texts Fig. 2 y Tabla 1.

Sinonimia:

1986. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in Muralidhar-Rao, G. & Ramanujan, K., *Proc. Spl. Ind. Geo. Con. Poona*, 119-122
2001. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in Crisafulli, *Ameghiniana*, 38:62, Fig. 2 A-G, Fig. 4 a-c

2009. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in Crisafulli & Herbst, *Palaeobiology and Palaeoenvironmental*, 89:104-106, Fig.5 h; 6 a-e

2009. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in Bardola *et al.*, *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12(2):139-148

2010b. *Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele, in Crisafulli & Herbst, *X Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*. Resúmenes, 151.

Descripción: Leño secundario pinoxílico, con anillos de crecimiento marcados. Externamente presenta nu-

merosas cicatrices rameales con forma de ojo (“eye shaped” *sensu* Prasad y Lele, 1984) dispuestas de a pares en forma helicoidal y que se observan también en corte longitudinal tangencial (Figura 8A-B). En corte transversal, las traqueidas del xilema secundario son redondeadas a poligonales, con numerosos meatos de tamaño irregular (Figura 8C). El diámetro tangencial promedio de las mismas es de 75 μ m y el radial es de 82 μ m. Un promedio de 4 traqueidas separan los radios entre sí. En corte longitudinal radial,

las paredes de las traqueidas presentan punteaduras uniseriadas, parcialmente biseriadas. En esta sección y en la sección longitudinal tangencial se ven finos engrosamientos helicoidales (Figura 8D). En esta última sección, los radios son homocelulares, uniseriados y bajos, con una altura promedio de 2 a 7 células. En las paredes tangenciales se observan punteaduras uniseriadas.

Material: facen-bot-0034;0035;0036;facen-palino-0017-0018-0019-0020-0021-0022.

Comentarios: *Baieroxylon* es un morfógeno afín a las Ginkgoales (Greguss, 1961; Lepekina y Yatsenko-Khemelevsky, 1966; Tidwell y Munzing, 1995 y Gnaedinger, 2012). *B. cicatricum* está presente en el Pérmico Superior, en la Formación Tacuary en A° Vño (Paraguay) según Crisafulli y Herbst (2009), en las Formaciones Yaguarí en Uruguay (Crisafulli, 2001), y en el Grupo Ecça en Namibia (África, Crisafulli y Herbst, 2010a). Asimismo, en el Triásico Superior en la Formación Tiki en India (Prasad y Lele, 1984), en sedimentos triásicos de Río Grande do Sul, Brasil (Bardola *et al.*, 2009), y también se registró en el Cretácico de Gangapur (Muralidhar-Rao y Ramanujan, 1986). De acuerdo con Greguss (1961), las Ginkgoales son maderas que presentan traqueidas con espacios o meatos entre las células que, además, son irregulares, desorganizadas, con punteaduras uniseriadas y

finos engrosamientos espiralados en el xilema secundario, caracteres éstos que comparte con la actual *Ginkgo biloba* L., características presentes en *Baieroxylon*. La pertenencia a las Ginkgoales, según Prasad y Lele (1984), estaría avalada por la asociación con hojas de *Baiera* sp. También Kiecksee *et al.* (2012) lo asimilan a este Orden.

CONCLUSIONES

En la presente contribución se describen 4 nuevos taxones de leños, no previamente conocidos del Pérmico de Paraguay, lo que lleva el total a 10 especies de gimnospermas para este período (Tabla 2).

De esto, las siguientes observaciones y conclusiones pueden ser aportadas:

- (i) De las xilofloras del ámbito sudamericano (“cono sur”), las 10 especies de Paraguay tienen las mayores afinidades con las del Pérmico de Brasil (6 especies comunes), y en segundo lugar con Uruguay (5 especies comunes), todas localidades pertenecientes a la Cuenca de Paraná; a su vez tienen estrecha semejanza y especies comunes con otras xilofloras del ámbito gondwánico (Tabla 2);
- (ii) por la primera vez que se describe un taxón con médula solenoide, *Polysolenoxylon whitei* Kräusel & Dolianiti, en Paraguay. Este carácter indicaría adaptaciones a estrés hídrico y/o

mecanismos de aireación en ambientes saturados de agua, como fue propuesto por Mussa (1986a) y Crisafulli y Lutz (2000);

- (iii) los leños previamente conocidos del Pérmico de Paraguay, en A° Vño, localidad cercana a Guavirá (Crisafulli y Herbst, 2009), indicarían condiciones higromesofíticas a mesoxerofíticas, y, además, los taxones presentes en aquella localidad señalarían un clima favorable, cálido y húmedo. A este argumento puede agregarse en esta flora la presencia de helechos arborescentes (Crisafulli y Herbst, 2009). Las especies de Guavirá conciden perfectamente con estos datos;
- (iv) de las cinco maderas aquí descritas, tres de ellas preservan la médula y tienen xilema primario con proyecciones cuneiformes (*wedge-shaped projections*, *sensu* Kräusel y Dolianiti, 1958), que es frecuente en gimnospermas del Paleozoico Superior (Bodnar, 2012);
- (v) *Baieroxylon*, un género adjudicado a las Ginkgoales, está ampliamente difundido en el Pérmico de Gondwana (Crisafulli, 2001; Artabe *et al.*, 2003). La especie *B. cicatricum* es la más frecuentemente en el Pérmico y Triásico, aunque también se registró hasta el Cretácico de India;
- (vi) la edad pérmica tardía de la Formación Tacuary asignada por distintos

Tabla 2. Distribución de las especies halladas en la Formación Tacuary. Abreviaturas: P = Pérmico; Tr = Triásico; K= Cretácico.

Table 2. Species distribution in the fossil record of Tacuary Formation. Abbreviations: P = Permian; Tr = Triassic; K= Cretaceous.

Taxones de la Fm. Tacuary (conifers woods identified in the Tacuary Formation)	Paraguay		Argentina	Uruguay		Brasil	Chile	India	Antártica	Namibia	N. Zelanda
	Guavirá	Ao. Vño		Tres Islas	Yaguarí						
<i>Chapmanoxylon jamuriense</i>	P		P	P		Tr/J?		P	P		
<i>Polysolenoxylon whitei</i>	P			P		P				P	
<i>Baieroxylon cicatricum</i>	P	P			P	P	Tr	Tr/ K		P	
<i>Kaokoxydon rioclarensis</i>	P					P					
<i>Australoxylon teixeirae</i>		P			P	P					
<i>Bageopitys herbstii</i>		P			P						
<i>Protophyllocladoxylon dolianitii</i>		P	P			P					
<i>Prototaxoxylon brasilianum</i>		P	P			P					
<i>Podocarpoxylon parlatifolium</i>		P									Tr
<i>Agathoxylon semibiseriatum</i>	P						Tr	P			

autores (Jalín, 1986; Muff *et al.*, 1999; Crisafulli & Herbst, 2009), entre otros, no se ve modificada por las adiciones de esta xiloflora.

AGRADECIMIENTOS

La Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Asunción (Paraguay) financió los viajes de recolección de los leños en el marco del subsidio CONACYT-INV 53. La Dra. Silvia Gnaedinger (CONICET-Corrientes) aportó importante bibliografía y diversos comentarios que enriquecieron el trabajo. Los esquemas fueron realizados por María Laura Sánchez Negrete (Corrientes). Los revisores del trabajo aportaron interesantes sugerencias.

REFERENCIAS

- ARTABE, A.; MOREL, E.; SPALETTI, L. 2003. Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana extratropical. *Ameghiniana*, **40**(3):387-405.
- BÁEZ PRESSER, J.; BUONGERMINI, E.; FILIPPI, V.; CROSA, V.; ALMADA, A.; LIMA, P.; MIGONE, O. 2004. Algunos antecedentes paleontológicos del Paraguay. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Paraguay*, **15**:95-110.
- BAMFORD, M.; PHILIPPE, M. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: A nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review Paleobotany Palynology*, **113**:287-297.
- [http://dx.doi.org/10.1016/S0034-6667\(00\)00065-8](http://dx.doi.org/10.1016/S0034-6667(00)00065-8)
- BARDOLA, P.T.; DEGANI SCHMIDT, I.; GUERRA SOMMER, M.; SCHULTZ, C. 2009. Lenhos de Ginkgophyta em florestas petrificadas no Triássico Superior Sul-Rio-Grandense, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **12**(2):139-148.
- <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2009.2.04>
- BRANDS, S. 1989-2005 (comp.). *Systema Nature 2000*. Amsterdam, The Netherlands. Disponible en: <http://sn2000.taxonomy.nl>. Accesado el: 15/10/2013.
- BODNAR, J. 2012. Estudios evolutivos del desarrollo en tallos fósiles de Corystospermaceae (Corystospermales, Spermatopsida). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales (nueva serie)*, **14**(1):149-166.
- BODNAR, J.; COTUREL, E. 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.
- CRISAFULLI, A. 1998. Leños gimnospermi- cos de la Formación Melo (Pérmico inferior) Uruguay. Parte 2. *Stiloxylon*, *Polysolenoxylon* y *Bageopitys*. *Ameghiniana*, **35**:133-140.
- CRISAFULLI, A. 2001. Leños gimnospermi- cos de la Formación Yaguari, Pérmico Superior (Uruguay). *Ameghiniana*, **36**:61-72.
- CRISAFULLI, A.; DUTRA, T. 2012. New taxa of fossil wood from the Triassic of São Pedro do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil. *In: Simposio Argentino de Paleobotánica Palinología*, 15, Corrientes, Argentina. *Resúmenes...* p. 36.
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2008. Maderas gimnospermi- cas de la Formación Solca (Pérmico Inferior), Provincia de la Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **45**:737-751.
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2009. Gymnospermous wood (Coniferales, Taxales and Ginkgoales) from the Upper Permian Tacuary Formation, Eastern Paraguay. *Paleobiodiversity and Palaeoenvironment*, **89**:95-109.
- <http://dx.doi.org/10.1007/s12549-009-0005-5>
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2010a. Revisión de algunas lignofloras pérmicas de Namibia, África. *In: X Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía y VII Congreso Latinoamericano de Paleontología*, La Plata, Argentina. *Resúmenes...* p. 151.
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2010b. Leños gimnospermi- cos de la Formación Llanes, (Triásico Superior), provincia de Mendoza, Argentina. *GAEA Journal of Geoscience*, **6**(1):14-20.
- <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2010.61.03>
- CRISAFULLI, A.; LUTZ, A. 2000. Xiloflora de la Formación Melo (Pérmico Inferior), Uruguay. *Ameghiniana*, **37**:73-80.
- CRISAFULLI, A.; LUTZ, A.; MELCHOR, R. 2000. Maderas gimnospermi- cas de la Formación Carapacha (Pérmico) provincia de La Pampa Argentina. *Ameghiniana*, **37**:181-191.
- CRISAFULLI, A.; HERBST, R.; MANZA STORITI, L. 2009. Maderas gimnospermi- cas de la Formación Tres Islas (Pérmico Inferior) de Uruguay. *GAEA Journal of Geoscience*, **5**(1):1-14.
- <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2009.51.01>
- DECOMBEIX, A.L.; TAYLOR, E.; TAYLOR, T. 2012. Gymnosperms trees from the Permian of Antarctica: An anatomically preserved trunk of *Kaokoxylen*. *Comptes Rendus Palevol*, **11**:21-29.
- <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2011.10.002>
- DOHMS, M. 1976. Nova madeira de gimnosperma do Permiano do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Geociências*, **6**:164-181.
- ERASMUS, T. 1976. On the anatomy of *Dadoxylon arberi* Seward, with some remarks on the phylogenetical tendencies of its tracheid pits. *Palaentologia Africana*, **19**:127-133.
- FILIPPI, V.; BÁEZ PRESSER, J. 2002. Correlación de sedimentos de relleno de rift de Asunción en el valle de Acabay. *Boletín del Museo de Historia Natural del Paraguay*, **14**:98-105.
- GARCÍA ESTEBAN, L.; DE PALACIOS DE PALACIOS, P.; GUINDEO CASASÚS, A.; GARCÍA ESTEBAN, L.; LÁZARO DURÁN, I.; GONZÁLEZ FERNÁNDEZ, L.; RODRÍGUEZ SALVADOR Y FERNÁNDEZ GARCÍA, S.; BOBADILLA MALDONADO, I.; CAMACHO ATALAYA, A. 2002. *Anatomía e identificación de maderas de coníferas a nivel de especies*. Madrid, Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar, Ediciones Mundi-Prensa, 421 p.
- GARCÍA ESTEBAN, L.; GUINDEO CASASÚS, A.; PEREZA ORAMAS, C.; DE PALACIOS DE PALACIOS, P. 2003. *La madera y su anatomía*. Madrid, Coedición Fundación Conde del Valle de Salazar, Ediciones Mundi-Prensa, 327 p.
- GNAEDINGER, S. 2012. Ginkgoalean woods from the Jurassic of Argentina: Taxonomic considerations and palaeogeographical distribution. *GEOBIOS*, **55**:1-12.
- GNAEDINGER, S.; CÚNEO, R. 2009. Maderas gimnospermas de la Formación Cañadón Asfalto, Chubut, Argentina. *In: Simposio Argentino de Paleobotánica y Palinología*, 14, Mar del Plata, 2009. *Resúmenes...* Mar del Plata. Disponible en: <http://www.xivsapp.com.ar>.
- GNAEDINGER, S.; HERBST, R. 2009. Primer registro de maderas gimnospermi- cas de la Formación Roca Blanca (Jurásico Inferior), provincia de Santa Cruz, Argentina. *Ameghiniana*, **46**(1):59-71.
- GNAEDINGER, S.; ZAVATTIERI, A. 2012. Maderas gimnospermi- cas de la Formación El Freno (Jurásico Inferior) provincia de Mendoza, Argentina. *In: Simposio Argentino de Paleobotánica Palinología*, 15, Corrientes. *Resúmenes...* p. 54.
- GREGUSS, P. 1961. Permische fossile Hölzer aus Ungarn. *Palaentographica*, **109**:131-145.
- HARTIG, A. 1848. Beiträge zur Geschichte der Pflanzen und zur Kenntnis der norddeutschen Braunkohlen-Flora. *Botanische Zeitung*, **6**:185-190.
- HERBST, R. 1972. Nota sobre la presencia de Lycopsidea arborescentes en el Pérmico (Serie Independencia) del Paraguay. *Ameghiniana*, **9**:258-164.
- HERBST, R. 1975. Consideraciones sobre las Dipteridaceae (Filices) del Gondwana. *In: Congreso Argentino de Paleontología y Biostratigrafía*, 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. *Guaireia 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. 1987. 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.; CRISAFULLI, A. 1997. *Kaokoxylen zaleskyi* (Sahn) Maheshwari (Coniferopsida), en el Pérmico del cerro Colorado de la Antigua, La Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, **34**:447-451.
- HERBST, R.; FILIPPI, V. 2011. *Asterotheca* en la Formación Tacuary (Pérmico Superior) del Paraguay Oriental. *GAEA Journal of Geoscience*, **7**(2):117-122.
- <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2011.72.05>

- HERBST, R.; GUTIÉRREZ, P. 1995. *Cyclodendron andrésii* nov. sp. (Lycopodiaceae, Lycopphyta) del Pérmico Superior de Uruguay. *EACEN A*, 7:67-86.
- HERBST, R.; MORTON, L.S.; FERRANDO, L. 1987. Los pelecípodos dulceacuicolas de Paraguay y Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 18(2):107-122.
- IAWA Committee (Richter H.G., Grosser D., Heinz L., Gasson P.E.). 2004. List of microscopic feature for softwood identification. *IAWA (International Association of Wood Anatomists) Journal*, 25:1-70.
- ICBN. 2012. *International Code of Botanical Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants (Melbourne Code), adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia*. Koeltz Scientific Books, vol. 30, 240 p. Disponible en: http://www.iapt-taxon.org/index_layer.php?page=s_ICBN. Acceso el: 22/04/2013.
- 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.
- KIECKSEE, A.; SEYFULLAH, L.; DÖRFELT, H.; HEINRICHS, J.; SÜSS, H.; SCHMIDT, A. 2012. Pre-Cretaceous Agaricomycetes yet to be discovered: reinvestigation of putative Triassic bracket fungus from Southern Germany. *Fossil Record*, 15(2):85-89.
- <http://dx.doi.org/10.1002/mmng.201200006>
- KRAUS, G. 1870. Bois fossiles de conifères, Pt. 2, 363-385. In: W.P. SCHIMPER (ed.), *Traité de Paléontologie Végétale*. Strasbourg, J.B. Baillière et fils, vol. 2.
- KRÄUSEL, R. 1956. Der “Versteinerte Wald” in Kaokoveld, Südwest-Afrika. *Senckenbergiana Lethaea*, 37:411-445.
- KRÄUSEL, R.; RANGE, E. 1928. Beiträge zur Kenntnis der Karformation Deutsch-Süd-West-Afrika. *Beitr. Geol. Erforsch. Dtsch. Schutzgeb.*, 20:1-54.
- KRÄUSEL, R.; DOLIANITI, E. 1958. Gymnosperm Hölzer aus dem Paläozoikum Brasiliens. *Palaeontographica B*, 104:115-137.
- KRÄUSEL, R.; MAITHY, P.; MAHESHWARI, H. 1961. Gymnospermous woods with primary structures from Gondwana rocks – a review. *The Paleobotanist*, 10(1-2):97-107.
- KULKARNI, S.; MAITHY, P.; SURANGE, K. 1971. On *Barakaroxylon jhariense*. *The Paleobotanist*, 18:305-308.
- KURZAWA, F.; MERLOTTI, S. 2009. O complexo *Dadoxylon-Araucarioxylon*, Carbonífero e Permiano do Gondwana: estudo taxonômico do gênero *Dadoxylon*. *Pesquisas em Geociências*, 36(2):223-232.
- KURZAWA, F.; MERLOTTI, S. 2010. O complexo *Dadoxylon-Araucarioxylon*, Carbonífero e Permiano do Gondwana: estudo taxonômico do gênero *Araucarioxylon*. *Pesquisas em Geociências*, 37(1):41-50.
- KURZAWA, F.; MERLOTTI, S. 2011. Lenhos permianos da Bacia do Paraná, Brasil: síntese e revisão taxonômica. *GAEA Journal of Geoscience*, 7(1):19-33.
- <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2011.71.02>
- KURZAWA, F.; IANNUZZI, R.; MERLOTTI, S.; ROHN, R. 2013. New gymnospermous woods from the Permian of the Parnaíba Basin, northeastern Brazil. Part II. *Damudoxylon*, *Kaokoxylon* and *Taeniopitys*. *Review Palaeobotany and Palynology*, 195:50-64.
- <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2012.12.005>
- LEPEKHINA, V.G. 1972. Woods of Palaeozoic pinoxylic gymnosperms with special reference to North Eurasia representatives. *Palaeontographica B*, 138:44-106.
- LEPEKHINA, V.G.; YATSENKO-KHEMELEVSKY, A. 1966. Classification and nomenclature of woods of Palaeozoic pinoxylic plants. *Taxon*, 15:66-70.
- <http://dx.doi.org/10.2307/1217590>
- LUTZ, A.; CRISAFULLI, A.; HERBST, R. 2001. Contribución al estudio xiloflorístico de la Formación La Ternerera, Triásico Superior (Chile). *Ameghiniana*, 38(1):119-127.
- MAHESHWARI, H. 1966. Studies in the *Glossopteris* flora of India: On some fossil woods from the Raniganj Stage of the Raniganj Coalfield, Bengal. *The Palaeobotanist*, 13:148-152.
- MAHESHWARI, H. 1972. Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica B*, 203:1-82.
- MERLOTTI, S. 1999. Contramolde modular em conexão orgânica com fragmentos lenhosos de *Retemedulloxylon* da Formação Rio Bonito (Eopermiano da Bacia do Paraná), Santa Catarina, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 26(2):73-78.
- MERLOTTI, S. 2000. Dois novos taxa lenhosos da Formação Serra Alta (Permiano superior, Bacia do Paraná), Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista da Universidade de Guarulhos, Geociências*, 7(6):05-14.
- MERLOTTI, S. 2011. Método de estudo paleoanatómico aplicado a taxonomia de lenhos gimnospermicos gondwânicos (Paleozoico Superior). *Pesquisas em Geociências*, 38(1):29-53.
- MUFF, R.; GONZALEZ, M.; VERGEL, M.; HERBST, R.; FASOLO, Z. 1999. Palynological investigations and biostratigraphic correlations of Permian sedimentary rocks from Eastern Paraguay. *Newsletter Stratigraphy*, 37:21-25.
- MURALIDHAR RAO, G.; RAMANUJAN, K. 1986. Fossil gymnospermous wood with spiral thickening from Gangapur Formation of Andhra Pradesh. In: The Indian Geological Congress, Poona, 1986. *Proceedings...* Poona, p. 119-122.
- MUSSA, D. 1982. *Lignitifloras permianas da Bacia do Paraná (estados de São Paulo e Santa Catarina)*. São Paulo, SP. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, 445 p.
- MUSSA, D. 1986a. As formas gondwânicas do Grupo solenoide e sua distribuição estratigráfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58(1):61-88.
- MUSSA, D. 1986b. Eustelos gondwânicos de medulas diafragmadas e sua posição estratigráfica. *Boletim IG-USP*, 17:11-26.
- <http://dx.doi.org/10.11606/issn.2316-8986.v17i0p11-24>
- PANT, D.; SINGH, V. 1987. Xylotomy of some woods from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica B*, 203:1-82.
- PHILIPPE, M. 1993. Nomenclature générique des tracheidoxyles mesozoïques à champs araucarides. *Taxon*, 40:74-82.
- <http://dx.doi.org/10.2307/1223305>
- PHILIPPE, M. 2011. How many species of *Araucarioxylon*? *Comptes Rendus Palevol*, 10:201-208.
- <http://dx.doi.org/10.1016/j.crpv.2010.10.010>
- PHILIPPE, M.; BAMFORD, M.; McLOUGHLIN, S.; DA ROSA ALVES, L. S.; FALCON LANG, H.; GNAEDINGER, S.; OTTONE, G.E.; POLE, M.; RAJANIKANTH, A.; SHOE-MAKER, R.K.; TORRES, T.; ZAMUNER, A. 2004. Biogeographic analysis of Jurassic-Early Cretaceous wood assemblages from Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129:1-173.
- <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2004.01.005>
- PRASAD, M.; LELE, K. 1984. Triassic ginkgoean wood from the South Rewa Gondwana basin, India. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 40:387-397.
- [http://dx.doi.org/10.1016/0034-6667\(84\)90018-6](http://dx.doi.org/10.1016/0034-6667(84)90018-6)
- REVEAL, J.L. 2007. *Indices Nominum Supragenericorum Plantarum Vascularium. Alphabetical Listing by Genera of Validly Published Suprageneric Names*. Disponible en: <http://www.plantsystematics.org/reveal/pbio/fam/allspgnames.html>. Acceso el: 23/04/2013.
- RÖBLER, R.; PHILIPPE, M.; VAN KONIJNENBURG-VAN CITTERT, J.; McLOUGHLIN, S.; SAKALA, J.; ZIJLSTRA, G.; BAMFORD, M.; BOOI, M.; BREA, M.; CRISAFULLI, A.; DECOMBEIX, A.-L.; DOLEZYCH, M.; DUTRA, T.; ESTEBAN, L.; FALASCHI, P.; FENG, Z.; GNAEDINGER, S.; GUERRA SOMMER, M.; HARLAND, M.; HERBST, R. (y más 21 autores). 2014. Which name(s) should be used for Araucaria-like fossil wood? – Results of a poll. *Taxon*, 63(1):177-184.
- SCHWEINGRUBER, F.H.; BÖRNER, A.; SCHULZE, E. 2006. *Atlas of woody plant stems: Evolutions, structure and environmental modifications*. Heidelberg, Springer, 228 p.
- TIDWELL, W.; MUNZING, G. 1995. Gymnospermous woods from the Lower Permian, Huaco Formation of South Central, New Mexico: Early Permian footprints and facies. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 6:91-100.
- VIEIRA, C.; IANNUZZI, R.; GUERRA-SOMMER, M. 2007. Revisão de Pecopterídeas polimórficas do Neopaleozoico da América do Sul. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10:107-116.
- <http://dx.doi.org/10.4072/rbp.2007.2.04>

Submitted on May 15, 2013
Accepted on January 5, 2014