

Estudio sistemático y paleodendrológico del leño de una Cupressaceae triásica de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina



Josefina BODNAR¹ y Analía E. ARTABE¹

Abstract. SYSTEMATIC AND PALAEODENDROLOGICAL STUDY OF A TRIASSIC CUPRESSACEAE WOOD FROM THE ISCHIGUALASTO FORMATION, SAN JUAN PROVINCE, ARGENTINA. A silicified wood collected from the Ischigualasto Formation, San Juan Province, Argentina and assigned to *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* is revised. This conifer wood was previously assigned either to Cupressaceae or "Protopinaceae". The presence of axial parenchyma with resin contents found in *P. ischigualastense* plus the occurrence of cupressoid cross-fields, bead-like thickenings in the ray cells and ray tracheids allow the convalidation of Cupressaceae assignation. Consequently, *P. ischigualastense* represents the earliest record of the family in Argentina. Quantitative growth ring anatomy analysis leads to the conclusion that the trees were evergreen gymnosperms. The cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the mean of the radial diameters was calculated for each growth ring increment and plotted as a zero-trending curve (CSDM curve). This Cupressaceae species exhibits right-skewed CSDM curves as typical of evergreen conifers. Furthermore, latewood percentage, cellular diminution percentage and ring markedness index were calculated. *P. ischigualastense* quantitative growth ring parameters are similar to those of extant conifers with moderate-to-high leaf longevity.

Resumen. Se revisa un leño silicificado recolectado en la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina y se asigna a *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* Previamente, este leño coniferoides fue asignado tanto a las Cupressaceae como a las "Protopinaceae". El hallazgo de parénquima axial con contenidos resinosos en *P. ischigualastense*, sumado a la presencia de campos de cruzamiento de tipo cupresoides, engrosamientos arrosariados en las células de los radios y traqueidas radiales, sustenta la revalidación de la asignación a las Cupressaceae. En consecuencia, *P. ischigualastense* constituye el registro más antiguo de la familia en la Argentina. El análisis anatómico-cuantitativo de los anillos de crecimiento permite concluir que los árboles eran gimnospermas de hábito siempreverde. La suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de los diámetros promedios respecto del promedio total de los diámetros fue calculada para cada incremento de anillo y graficada como una curva tendiente a cero (curva CSDM). Esta especie de Cupressaceae exhibe curvas CSDM sesgadas hacia la derecha, tal como ocurre en las coníferas perennifolias. Además, fueron calculados el porcentaje de leño tardío, el porcentaje de disminución celular y el índice de marcado de anillo. Los parámetros cuantitativos de los anillos de crecimiento de *P. ischigualastense* son similares a los que presentan las coníferas actuales con moderada a alta retención foliar.

Key words. Fossil wood. Argentina. Triassic. Ischigualasto Formation. Cupressaceae. Growth rings.

Palabras clave. Leño fósil. Argentina. Triásico. Formación Ischigualasto. Cupressaceae. Anillos de crecimiento.

Introducción

La familia Cupressaceae (*sensu stricto*) del orden Coniferales posee alrededor de 20 géneros y 125 especies distribuidas en las regiones cálidas y templado-frías de ambos hemisferios (Page, 1990; Covas, 1995). De los veinte géneros reconocidos, diez son monotípicos y endémicos: *Austrocedrus* Florin y Bouletje, *Diselma* Hooker, *Fitzroya* Hooker ex Lindley,

Fokienia Henry y Thomas, *Microbiota* Komarov, *Neocallitropsis* Florin, *Pilgerodendron* Florin, *Platycladus* Spach, *Tetraclinis* Masters y *Thujopsis* Siebold y Zuccarini (Page, 1990). Los géneros restantes tienen más de una especie y su distribución es más amplia: *Actinostrobus* Miquel ex Lehmann, *Calocedrus* Kurz, *Callitris* Ventenat, *Cupressus* Linnaeus, *Chamaecyparis* Spach, *Juniperus* Linnaeus, *Libocedrus* Endlicher, *Papuacedrus* Li, *Thuja* Linnaeus y *Widdringtonia* Endlicher. El análisis cladístico realizado por Gadek *et al.* (2000) basado en datos moleculares, bioquímicos y morfoanatómicos combinados, permite reconocer a la familia Cupressaceae (*s.s.*) como un grupo monofilético, que se incluye en un clado más amplio (Cupressaceae *s.l.*) el cual comprende también a las

¹División Paleobotánica, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Paseo del Bosque S/N, 1900 La Plata, Argentina y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

jbodnar@fcnym.unlp.edu.ar, aartabe@fcnym.unlp.edu.ar

Taxodiaceae. En este mismo estudio, dichos autores reconocen en la familia Cupressaceae dos subclados: Callitroideae (distribuido en el Hemisferio Sur) y Cupressoideae (salvo *Tetraclinis*, distribuido en el Hemisferio Norte).

Las Cupressaceae corresponden a árboles o arbustos siempreverdes (monoicos o dioicos), con hojas opuestas, decusadas o en verticilos trímeros o tetrameros, y dimórficas (jóvenes lineares y adultas escuamiformes) (Greguss, 1955; Page, 1990; Covas, 1995; Fu *et al.*, 1999). Dentro de la familia se reconoce una gran diversidad intraespecífica en la fisonomía de la copa, distinguiéndose tres formas en función de la silueta o porte general del árbol: piramidal (árboles con porte columnar y ramas muy enderezadas), horizontal (árboles de porte abierto con ramas largas y horizontales) e intermedia (ejemplares con ramas horizontales que se enderezan secundariamente) (Callen, 1976; Gaussen, 1968; Hames, 1980; Welch, 1991; Grosfeld, 2000). En el aspecto dendrológico, las Cupressaceae pueden desarrollar anillos de crecimiento definidos o difícilmente discernibles, con transición al leño tardío gradual o abrupta (Greguss, 1955; Boureau, 1956); asimismo las maderas de esta familia son ampliamente utilizadas en estudios dendrocronológicos debido a la gran longevidad de los individuos de muchos géneros (Grissino-Mayer, 1993).

Las Cupressaceae crecen en gran variedad de ambientes, pero en general son plantas xerofíticas -con adaptaciones xeromórficas- que pueden vivir en ambientes áridos o semiáridos o en suelos oligotróficos (Scagel, 1987).

Los registros más antiguos de Cupressaceae están constituidos por conos femeninos, pequeñas ramas con hojas y troncos del Triásico Superior de Francia (Lemoigne, 1967) y Estados Unidos (Bock, 1969). Sin embargo, existe gran dificultad para determinar si realmente estos restos pertenecen a esta familia o a las Taxodiaceae (Thomas y Spicer, 1987). De acuerdo con Stewart y Rothwell (1993), la familia habría comenzado a diferenciarse en el Jurásico, y la emergencia de los géneros modernos no habría ocurrido hasta el Cretácico Superior y el Paleógeno.

En cuanto a los leños fósiles citados para el Triásico, las asignaciones a Cupressaceae se consideran dudosas, debido fundamentalmente a que están basadas en descripciones incompletas y/o en caracteres de afinidad discutible. Así, por ejemplo, los leños asignados a "*Cupressinoxylon*" y "*Juniperoxylon*" del Triásico Superior de Francia muestran características cupresoides (Lemoigne, 1967), aunque las descripciones realizadas son insuficientes para certificar la determinación. En otros leños triásicos atribuidos a las Cupressaceae, como *Protojuniperoxylon ischigualastensis* [Argentina, cuando fue descrito por primera vez por Bonetti (1966)] y *Protochamaecyparixylon*

klitzschii Giraud in Giraud y Hankel 1985 (Tanzania y Chile; Lutz *et al.*, 1999), las traqueidas presentan punteaduras mixtas en las paredes radiales, carácter transicional que los relaciona con la familia "Protopinaceae".

En la Argentina, la primera cita de leños fósiles asignados a las cupresáceas, de acuerdo a Lutz y Herbst (1986), fue realizada por Conwentz en 1884, quien describió como *Cupressinoxylon patagonicum* a maderas petrificadas del Oligoceno de la provincia de Río Negro. Sin embargo, esta forma fue considerada dudosa por Kräusel (1949). Posteriormente, Jaworski (1915, 1926a, 1926b) mencionó un fragmento de madera del Jurásico Inferior a Medio (Torres y Philippe, 2002) proveniente de Chacay Melehue (Neuquén, Argentina) asignada por Gothan al género *Cupressinoxylon*. De la misma localidad, Eckhold (1922) renombró a *Cupressinoxylon krauselii*. La atribución genérica de esta madera ha sido puesta en duda por la mayoría de los autores que la han citado, debido a su mala preservación y a su diagnosis imprecisa (Kräusel, 1949; Vaudois y Privé, 1971). En 1949, Kräusel describió la especie *Cupressinoxylon hallei*, sobre la base de restos hallados en la Patagonia y de edad incierta (Cretácica o "Terciaria"). Posteriormente, Bonetti (1966) adjudicó su especie *Protojuniperoxylon ischigualastensis*, del Neotriásico temprano de Ischigualasto a la familia Cupressaceae. Recientemente, Gnaedinger (2003) citó la especie *Protelicoxylon feriziense* (Fahkr y Marguerier) Philippe, en la Formación La Matilde (Jurásico Medio alto) del Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz. De acuerdo a la autora, esta especie pertenece probablemente a un leño de cupresácea. Con todo lo dicho, el registro mesozoico de leños de la familia Cupressaceae de nuestro país parece escaso y las asignaciones, precarias.

Cuando Bonetti (1966) creó la especie que es objeto de este trabajo (*Protojuniperoxylon ischigualastense*) consideró que reunía suficientes características para ubicarla dentro de la familia Cupressaceae: campos de cruzamiento con punteaduras cupresoides, presencia de traqueidas en los radios y frecuentes nódulos juniperoides. La autora encontró dos diferencias fundamentales entre su especie y los leños típicos de Cupressaceae: traqueidas con punteaduras mixtas y ausencia de parénquima axial.

El género *Protojuniperoxylon* fue fundado por Eckhold (1922) para leños fósiles que reunían todos los caracteres de *Juniperoxylon* Houlbert in Lecointre *emend.* Kräusel, pero con punteaduras mixtas en las paredes radiales de las traqueidas. Este último autor, siguiendo el criterio de Kräusel (1917, 1919), asignó el género a la familia "Protopinaceae", dentro de la tribu "Protocupressinae", demostrando la estrecha vinculación de *Protojuniperoxylon* con la familia Cupressaceae.

La familia "Protopinaceae" fue instituida por Kräusel (1917, 1919, 1949) para aquellos leños gimnospermi- cos mesozoicos que poseen punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas de tipo araucarioide (primitivas) o "protopinoide" (transicionales), al mismo tiempo que características de coníferas modernas (derivadas). Las punteaduras "protopinoi- des", más conocidas como mixtas, son aquellas que reúnen propiedades de las del tipo araucarioide (al- ternas y contiguas) junto con las del tipo abietinoide (opuestas y espaciadas) (Boureau, 1956). Posterior- mente, Vogellehner (1967, 1968) -en la revisión de los géneros triásicos de gimnospermas- reconoció la existencia de la familia "Protopinaceae", mientras que Bailey (1933) y Grambast (1952, 1954) considera- ron a este taxón como artificial basándose en el hallazgo de punteaduras mixtas y abietinoides en un mismo árbol, tanto en diferentes órganos (ramas, tronco, raíz) como en diferentes zonas de un mismo órgano (interna o periférica). Aunque de hecho las "Protopinaceae" no corresponden a un grupo natural (está basada sólo en leños fósiles), esta familia ha sido comúnmente utilizada en la literatura paleobotá- nica (Giraud y Hankel, 1985; Stewart y Rothwell, 1993; Lutz *et al.*, 1999) para incluir leños con caracte- res intermedios diferentes de los presentes en géne- ros actuales.

En los años subsiguientes, Vaudois y Privé (1971), en su revisión de los leños fósiles de Cupressaceae, añadieron algunos taxones cuyas descripciones de- notaban el carácter mixto de las punteaduras radia- les. Sin embargo, no incluyeron en su análisis a *Pro- tojuniperoxylon*. Reconocieron como géneros de leños fósiles de Cupressaceae a: *Cupressinoxylon* Göppert *emend.* Gothan; *Juniperoxylon* Houlbert *in* Lecointre *emend.* Kräusel; *Tetraclinoxylon* Grambast; *Palaeocalli- troxylon* Greguss; *Callitrixylon* Privé y Boureau; *Libocedroxylon* Penny; *Chamaecyparixylon* Chudajber- dyev *in* Vakhrameev, Radchenko y Takhtajan; *Wid- dringtonoxylon* Penny y *Thujoxylon* Penny. En la déca- da siguiente, Giraud (en Giraud y Hankel, 1985) creó un nuevo género, *Protochamaecyparixylon*, el cual asignó a la familia Cupressaceae, a pesar de que po- seía punteaduras mixtas, en su mayoría araucarioi- des. Müller-Stoll y Schultze-Motel (1990a), por su parte, se refirieron a la posible presencia de parén- quima axial en *P. ischigualastense*, pero no asumieron una postura acerca si ese carácter era determinante para asignar la especie a las Cupressaceae o no. Philip- pe *et al.* (1999) evaluaron el estatus nomenclatural de algunos de los géneros de leños homoxilícos fósiles, entre los cuales se encontraban muchos de los gé- neros asignados a Cupressaceae. En particular, consi- deraron a *Palaeocallitroxylon* como un probable sín- onimo taxonómico de *Juniperoxylon*. Más reciente- mente, Zamuner *et al.* (2001) refirieron cuatro especies del

Triásico de la Argentina a la familia "Protopinaceae": *Protocircoporoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Voge- llehner (Formación Cortaderita) recientemente atri- buida a las Corystospermaceae (Bodnar, 2006), *P. ma- rianaense* Zamuner y Artabe (Formación Paso Flores), *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* (Formación Ischigualasto) y una nueva especie de *Araucarioxylon* (Zamuner, 1992). Zamuner *et al.* (2001) indicaron que probablemente estos géneros repre- senten formas precursoras de las Podocarpaceae, Cupressaceae, Araucariaceae y Taxaceae.

En la presente contribución se realiza la revisión de *Protojuniperoxylon ischigualastense* -utilizando los materiales sobre los que Bonetti en 1966 había basa- do la diagnosis original y material adicional- con el propósito de esclarecer su asignación sistemática. En segundo lugar, se analizan cuantitativamente los ani- llos de crecimiento para inferir el hábito de la planta.

Materiales y métodos

Los materiales estudiados corresponden al mate- rial tipo y a dos ejemplares adicionales de *P. ischigua- lastense* Bonetti 1966; los troncos están silicificados y fueron hallados por Archangelsky (Bonetti, 1966; Archangelsky, 1968) en la Hoyada de Ischigualasto, en lentes de areniscas de la sección superior de la Formación Ischigualasto, provincia de San Juan (figu- ra 1). La Formación Ischigualasto está caracterizada por areniscas medianas a gruesas y conglomerados en cuerpos lenticulares, entrecruzados y ondulíticos, y li- molitas con estratificación paralela, atribuidos a un ambiente fluvial meandroso de moderada a alta si- nuosidad con planicies de inundación extensas y bien drenadas (Zamuner, 1992; Bellosi *et al.*, 2001). El nivel fosilífero (NF IV), de donde proviene el material estu- diado (figura 2), está constituido por troncos permi- neralizados asignados a corystospermas (*Rhexoxylon piatnitzkyi* Archangelsky y Brett *emend.* Brett) y coní- feras (*Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.*) (Archangelsky, 1968; Brett, 1968; Zamuner, 1992). El nivel plantífero de esta sección estratigráfica fue adjudicado por Spalletti *et al.* (1999) a la Biozona de *Yabeiella brackebuschiana* (Kurtz) Oishi, *Scyto- phyllum neuburgianum* Dobruskina, *Rhexoxylon piat- nitzkyi* Archangelsky y Brett *emend.* Brett (BNP) asig- nada al Mesotriásico Tardío-Neotriásico Temprano. La edad reconocida para esta formación coincide con las dataciones realizadas por el método Ar^{40}/Ar^{39} ($228,5 \pm 0,3$ M.a.) sobre material tobáceo (Rogers *et al.*, 1993).

El material -megascópico y microscópico- estu- diado de *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* está depositado en la colección de la División Paleobotánica del Museo de La Plata, bajo las siglas

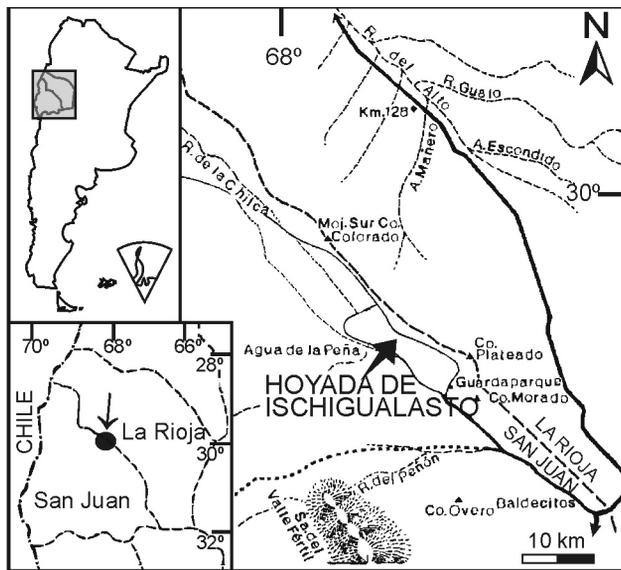


Figura 1. Mapa de ubicación geográfica de la localidad fosilífera Hoyada de Ischigualasto. Adaptado de Zamuner (1992) / location map of Hoyada de Ischigualasto fossiliferous locality. Adapted from Zamuner (1992).

LPPB y LPPm. Los preparados se estudiaron con microscopio óptico Leitz Wetzlar Ortholux y fotografiados con sistema Leica DC 150 y cámara digital Canon Powershot S40. La terminología empleada para el estudio xilológico fue tomada de los glosarios de términos en anatomía de maderas (Boureau, 1956; Fahn, 1990; IAWA, 2004), y el atlas de anatomía de maderas de Greguss (1955). Los criterios sistemáticos fueron tomados de Greguss (1955), Page (1990) y Gadek *et al.* (2000). Los anillos de crecimiento se analizaron sobre la base de los métodos desarrollados por Creber y Chaloner (1984) y Falcon-Lang (2000a, 2000b). Las secciones estudiadas corresponden a ejes maduros de diámetro considerable, como lo indica el hecho de que los límites de los anillos de crecimiento son rectos en corte transversal. En este trabajo, se utiliza el término "límite de anillo" para la discontinuidad entre las células del leño tardío de un anillo y las células del leño temprano del anillo siguiente, y el término "incremento de anillo" para la región entre dos límites de anillos adyacentes (Falcon-Lang, 2000a). Sólo fueron medidos los incrementos de anillo de leños formados bajo condiciones continuas de crecimiento; habiendo sido excluidos aquellos con falsos anillos u otras anomalías. Además, sólo fueron examinados los incrementos de anillo mayores a 30 células de amplitud.

Para este análisis se examinaron, en corte transversal, siete incrementos de anillo, provenientes de los tres diferentes ejemplares. Es necesario evaluar por lo menos cinco incrementos de anillo para las inferencias sobre el hábito de la planta, ya que se ha comprobado que la desviación estándar de los parámetros

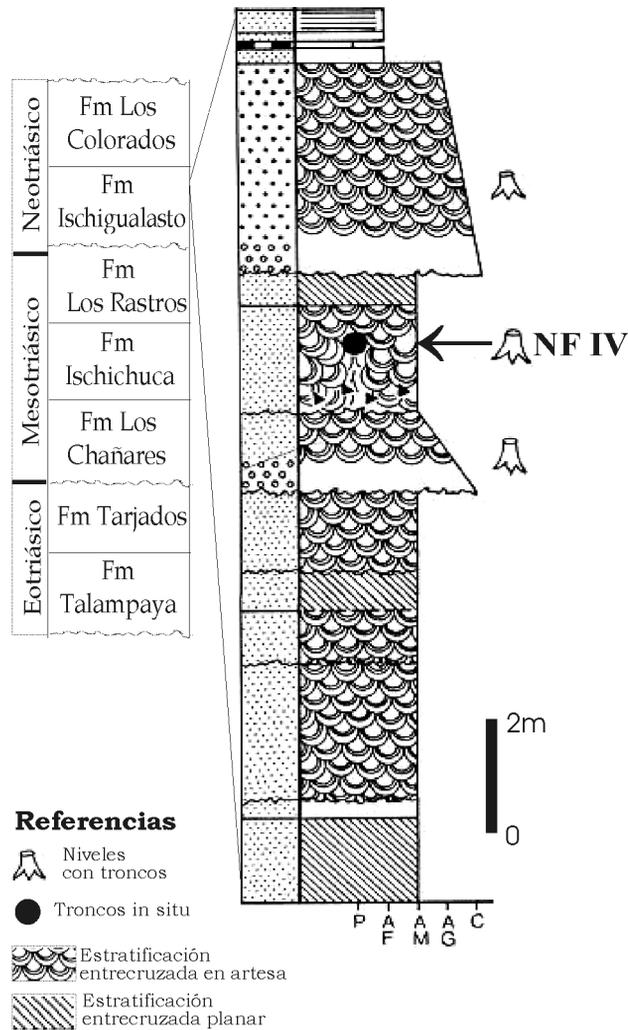


Figura 2. Columna estratigráfica de la Hoyada de Ischigualasto y perfil sedimentológico del nivel fosilífero IV en la sección superior de la Formación Ischigualasto. Adaptado de Zamuner (1992) y Spalletti *et al.* (1999) / stratigraphic column of Hoyada de Ischigualasto and sedimentary log of fossiliferous level IV within Ischigualasto Formation upper section. Adapted from Zamuner (1992) and Spalletti *et al.* (1999).

metros considerados se estabiliza en un valor mínimo luego de cinco mediciones (Falcon-Lang, 2005a). La amplitud de los incrementos de anillo variaba entre 48 y 191 células. A lo largo de cada incremento, se midieron los diámetros radiales de las traqueidas sucesivas, de cinco filas radiales vecinas. Se obtuvieron los valores medios de los diámetros de cada fila tangencial, los que fueron volcados en una curva. Estos valores fueron utilizados para calcular la suma algebraica acumulativa de la desviación de la media de los diámetros promedios de cada fila tangencial respecto del promedio total de los diámetros del incremento de anillo considerado, que fue graficada como una curva tendiente a cero (curva CSDM = cumulative algebraic sum of each cell's deviation from the

mean) (Creber y Chaloner, 1984; Falcon-Lang, 2000a, 2000b). De estos datos se calcularon cuatro parámetros: 1) porcentaje de desviación de la curva, 2) porcentaje de leño tardío, 3) porcentaje de disminución (el porcentaje de reducción en el diámetro celular a lo largo del incremento de anillo) y 4) índice de marcado de anillo. El porcentaje de desviación fue determinado de acuerdo al método de Falcon-Lang (2000b). El porcentaje de leño tardío fue calculado usando el método desarrollado por Creber y Chaloner (1984). Se consideró la posición del límite leño temprano/ leño tardío en el punto en que la curva CSDM tiende por última vez a cero. El porcentaje de disminución fue derivado del cálculo de la diferencia entre el diámetro celular radial máximo y el mínimo en cada incremento de anillo, y la división de ésta por el diámetro celular máximo (Falcon-Lang, 2000a). El índice de marcado de anillo fue establecido como el producto porcentual entre el porcentaje de leño tardío y el porcentaje de disminución (Falcon-Lang, 2000a).

Paleontología sistemática

División TRACHEOPHYTA Stewart y Rothwell 1993

Clase CONIFEROPSIDA Gifford y Foster 1989

Orden CONIFERALES *sensu* Stewart y Rothwell 1993

Familia CUPRESSACEAE Bartling 1830

Género *Protojuniperoxylon* Eckhold 1922

Especie tipo. *Protojuniperoxylon maidstonense* (Stopes) Eckhold 1922.

Protojuniperoxylon ischigualastense Bonetti 1966 *emend.*

Holotipo. LPPB 4375 y preparaciones microscópicas LPPm 367, 368 y 369.

Diagnosis enmendada. Leño secundario homoxílico picnoxílico con anillos de crecimiento definidos y variables en su ancho (1,5 - 4,1 mm). Transición gradual entre leño temprano y tardío, capa de leño tardío con 16 - 79 células de espesor. Punteaduras en las paredes radiales de las traqueidas predominantemente biseriadas, alternas u opuestas. Parénquima axial difuso. Campos de cruzamiento con 2-4 punteaduras cupresoides, en una o dos hileras. Radios heterocelulares, mayormente uniseriados, biseriados a triseriados en parte y de 1-45 células de altura. Traqueidas radiales presentes. Paredes terminales de las células de los radios dentadas y nodulares. Paredes horizontales de las células del radio, punteadas.

Emended diagnosis. *Pycnoxylic homoxylic secondary wood with distinct growth rings of variable width (1.5-4.1 mm). Gradual transition from earlywood to latewood; latewood 16-79 cells wide. Tracheid pitting in radial walls predominantly biseriolate, opposite or alternate. Axial parenchyma diffuse. Cross-fields with 2-4 cupressoid pits in one or two rows. Heterocellular, mainly uniseriate, biseriolate to triseriate in part and 1-45 cells high rays. Ray tracheids present. Nodular and indented end walls of ray cells. Distinctly pitted horizontal walls of ray cells.*

Nuevo material estudiado. LPPB 4377 y 4579 y preparaciones microscópicas LPPm 370, 371, 372, 373, 374, 1759, 1760 y 1761.

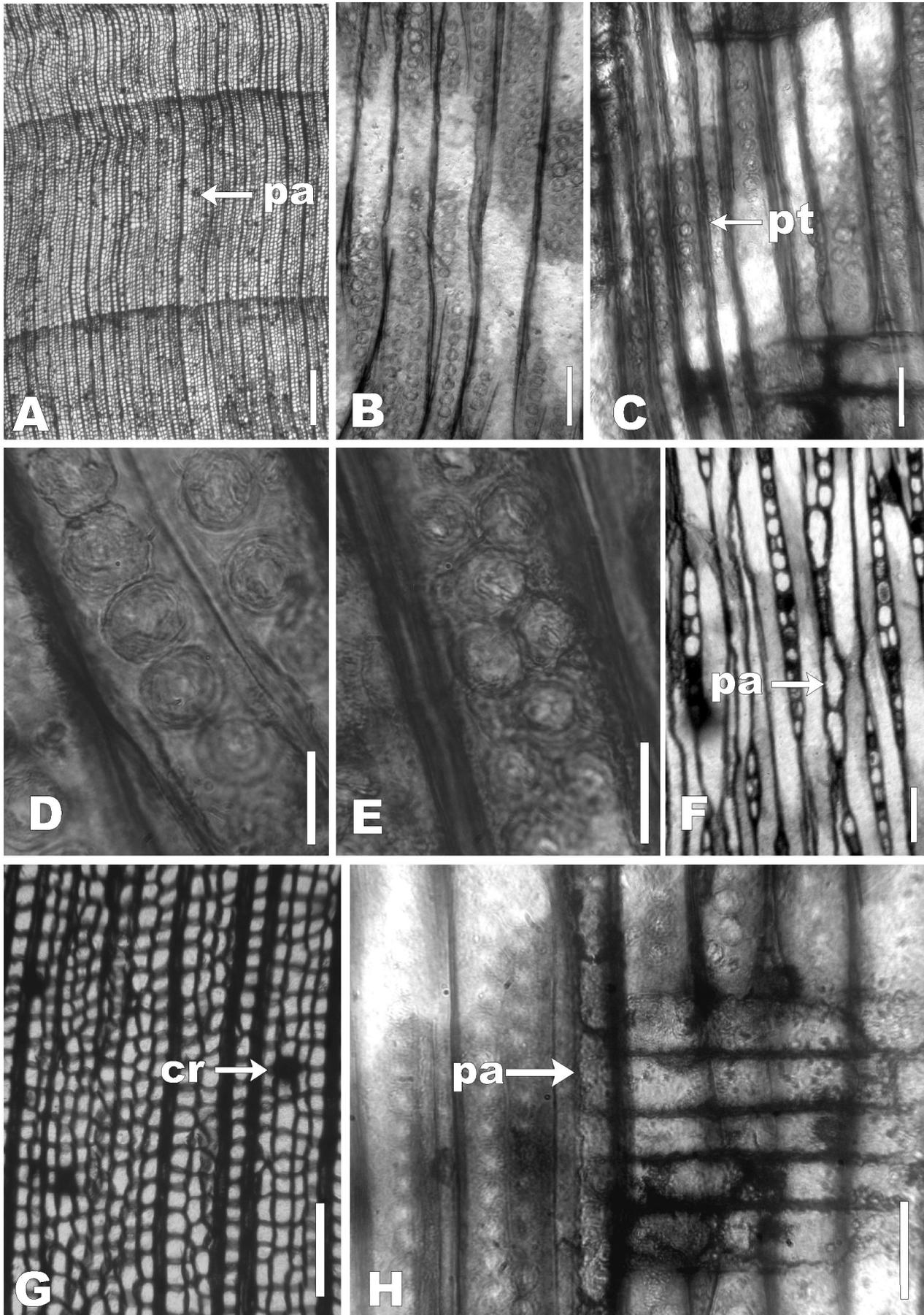
Localidad tipo. Hoyada de Ischigualasto, provincia de San Juan, Argentina (Bonetti, 1966).

Nivel estratigráfico y edad. Sección Superior de la Formación Ischigualasto (Nivel Fosilífero IV), Neotriásico temprano (Bonetti, 1966; Zamuner, 1992; Spalletti *et al.*, 1999).

Descripción. Leño picnoxílico, homoxílico, representado exclusivamente por xilema secundario de tipo coniferoide. Presenta anillos de crecimiento definidos, de ancho variable (50-200 células). Espesor de la capa de leño tardío alcanza entre 16 y 79 células (en promedio 36), con transición gradual entre el leño temprano y el leño tardío. Los anillos presentan un espesor que fluctúa entre 1,5 y 4,1 mm.

Las traqueidas tienen una sección transversal cuadrangular algo irregular y tienden a comprimirse en sentido radial en el leño tardío (figura 3.A). El diámetro radial de las traqueidas del leño temprano oscila entre 14 y 63 μm , con un promedio de 28 μm ; mientras que el diámetro tangencial varía entre 16 y 41 μm , promedio 28,51 μm . El espesor de la doble pared varía en un rango de 3,3 a 8,25 μm con un promedio de 6 μm . En el leño tardío las traqueidas presentan un diámetro radial de 4 a 33 μm , en promedio 19,21 μm ; el diámetro tangencial varía entre 16 y 32 μm con un promedio de 24 μm . El espesor de la doble pared varía entre 3,3 a 13,2 μm , en promedio 8,34 μm .

Las punteaduras de las paredes radiales de las traqueidas son areoladas, predominantemente biseriadas, (ocasionalmente triseriadas) en el leño temprano, y uniseriadas en el leño tardío. Son contiguas y circulares o levemente achatadas cuando están en contacto, a veces, cuando son biseriadas, de contorno suavemente hexagonal (figuras 3.D, E). Presentan una transición desde alternas, subalternas a opuestas, pero predominan las alternas (figuras 3.B, C). Las mismas miden entre 10,4 μm de alto x 11,4 μm de ancho y 18,72 μm de alto x 15,6 μm de ancho (en promedio 12,87 μm x 13,32 μm). Las paredes tangenciales de las traqueidas no presentan punteaduras. El parénquima axial es difuso (figura 3.A). En corte



transversal se observan contenidos resinosos en el lumen de sus células (figura 3.G). En corte longitudinal tangencial, sus paredes han sido deterioradas durante la realización de los cortes o más probablemente durante el proceso de fosilización, por lo que no se puede determinar si son lisas o no (figura 3.F). En corte longitudinal radial, las paredes del parénquima axial están mejor preservadas y parecen ser nodulares (figura 3.H).

Los campos de cruzamiento presentan 2 a 4 punteaduras cupresoides (*sensu* IAWA, 2004) dispuestas en una a dos hileras. Las punteaduras de los campos miden entre 6,24 μm x 4,16 μm y 11,44 x 9,36 μm (en promedio 8,78 μm x 6,47 μm) (figuras 4.A, B).

Los radios leñosos son heterocelulares, predominantemente uniseriados y por sectores biseriados hasta triseriados, y a menudo muy altos (figuras 4.C, D). Su altura oscila entre 1 y 45 células, en promedio 11 células. Las traqueidas radiales se localizan en la parte media del radio o en los extremos del mismo (figuras 4.C, G). Las punteaduras son areoladas y más pequeñas que las punteaduras de las traqueidas axiales (figura 4.F). Las paredes terminales de las células del parénquima radial son dentadas y nodulares, debido a engrosamientos delicados (= arrosariados) (figura 4.E). Las paredes transversales y horizontales son distintivamente punteadas y engrosadas (figura 4.H).

Comparaciones. Actualmente sólo se reconocen dos especies dentro del género *Protojuniperoxylon*: *P. maidstonense* y *P. ischigualastense*. La especie tipo del género: *P. maidstonense* (Stopes) Eckhold se distingue de *P. ischigualastense* Bonetti *emend.* por presentar principalmente punteaduras uniseriadas en las paredes radiales de las traqueidas y mayor número de punteaduras en los campos de cruzamiento (4-6). Se debe mencionar que *P. arcticum* Selling 1944 -originalmente descrita como una Cupressaceae- corresponde a una raíz de cycadeoidea (Selling, 1951). Por su parte, *P. hornei* (Seward y Bancroft) Eckhold -aunque el leño secundario es comparable con el de *Protojuniperoxylon* (Seward y Bancroft, 1913; Eckhold, 1922)- fue combinada al género *Scotoxylon* por Vogellehner (1968) debido a que el material posee médula y xilema primario preservados.

Los leños de las Cupressaceae actuales (y fósiles) pueden ser reconocidos por un conjunto de caracteres que se enumeran en el cuadro 1.

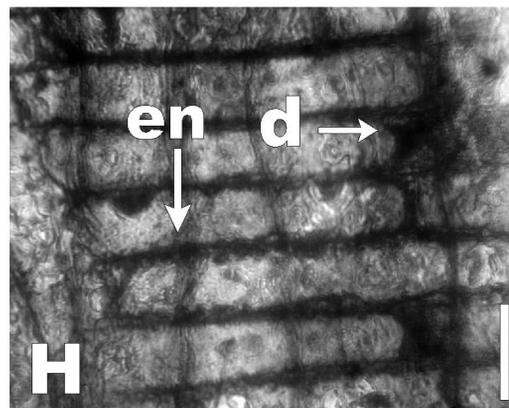
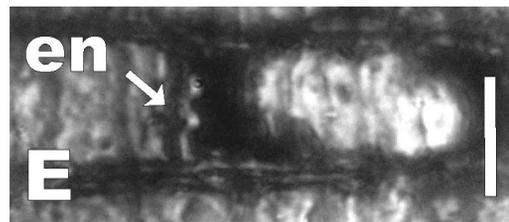
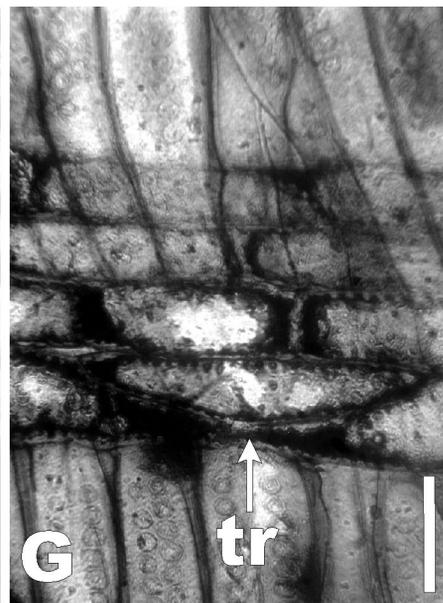
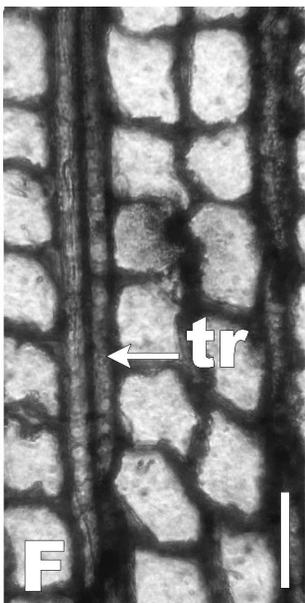
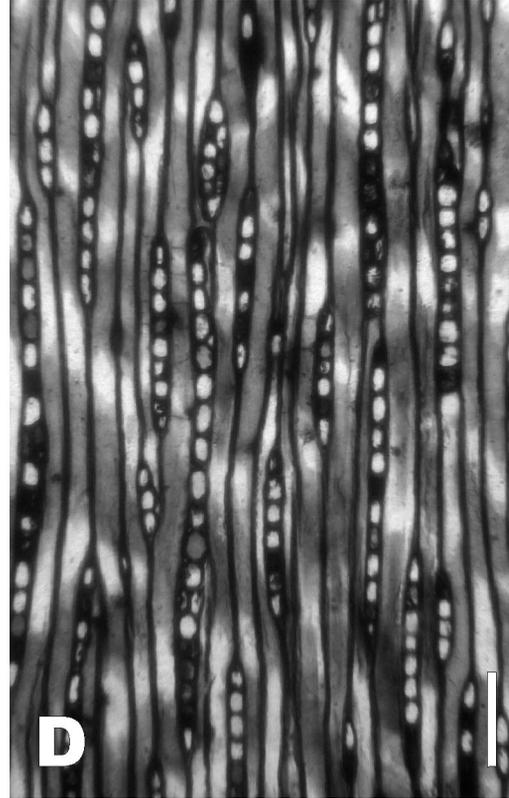
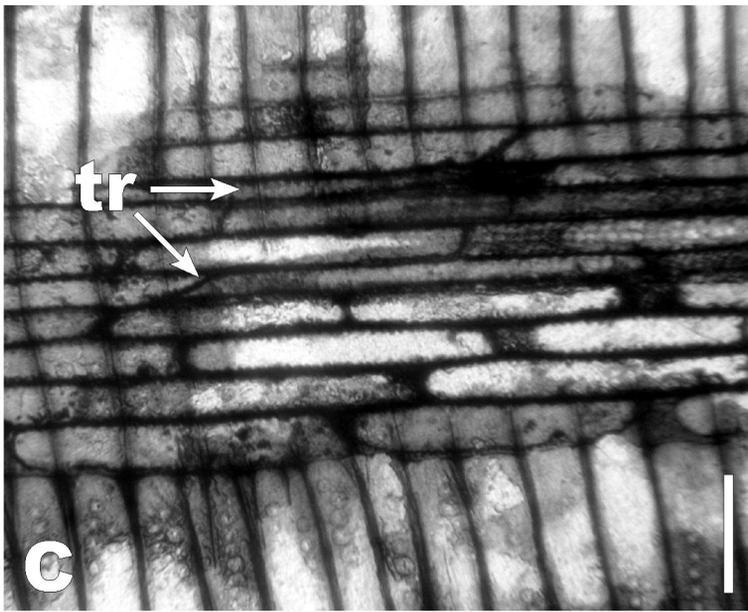
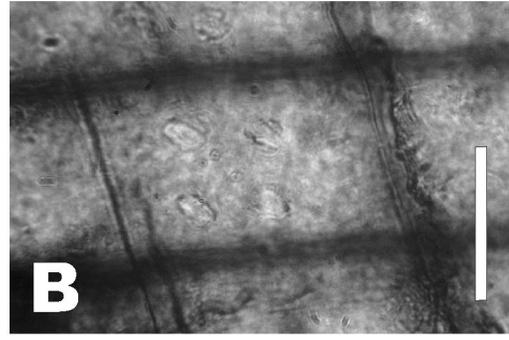
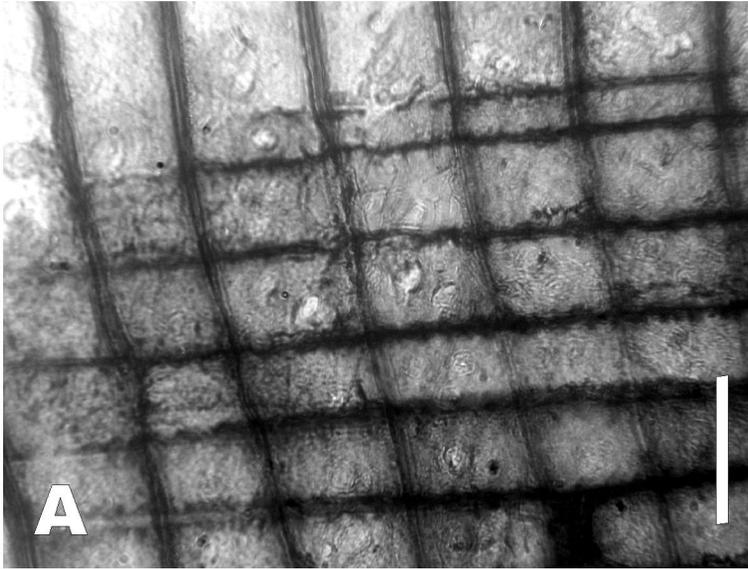
Protojuniperoxylon ischigualastense comparte con los leños de las Cupressaceae la presencia de: parénquima axial con contenidos resinosos, radios mayormente uniseriados (con presencia de biseriados y triseriados localmente), paredes terminales del parénquima radial dentadas y con engrosamientos arrosariados ["nódulos juniperoides" según Bonetti (1966)], traqueidas radiales, y punteaduras de los campos de cruzamiento del tipo cupresoides. De estos caracteres, sólo la presencia de parénquima axial no había sido mencionada en la diagnosis original de la especie (Bonetti, 1966).

P. maidstonense también presenta caracteres cupresoides como punteaduras uniseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, radios uniseriados, engrosamientos arrosariados en las paredes terminales del parénquima radial y punteaduras en los campos de cruzamiento del tipo cupresoides. Es por ello que el género *Protojuniperoxylon* debería asignarse a las Cupressaceae, aunque en el caso de *P. ischigualastense* seguramente corresponde a las formas basales ya que presenta punteaduras mixtas en las paredes radiales de las traqueidas.

En comparación con los géneros de Cupressaceae actuales (cuadro 2), los leños analizados presentan mayor afinidad con *Juniperus* Linnaeus, 1753 debido a: los anillos de crecimiento definidos; la sección transversal de las traqueidas cuadrangular; la presencia de parénquima axial con contenidos resinosos; las paredes horizontales de las células radiales comúnmente punteadas y engrosadas; paredes terminales de las células radiales dentadas y con engrosamientos arrosariados y punteaduras cupresoides en los campos de cruzamiento; y la presencia de traqueidas radiales. Aunque algunos de estos caracteres están presentes en otras cupresáceas actuales, la frecuencia de engrosamientos arrosariados presente en *Protojuniperoxylon ischigualastense* sólo se observa en *Juniperus*.

A diferencia de lo que ocurre en casi todos los géneros de Cupressaceae actuales, *P. ischigualastense*

Figura 3. *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* **A**, corte transversal de un incremento de anillo mostrando el parénquima axial difuso (pa) / cross section of one growth ring increment showing diffuse axial parenchyma (pa). LPPm 370. Escala gráfica / scale bar: 300 μm . **B**, punteado radial biseriado de las traqueidas del leño temprano / biseriolate radial pitting of earlywood tracheids. LPPm 374. Escala gráfica / scale bar: 50 μm . **C**, punteado radial uniseriado de las traqueidas del leño tardío (pt) / uniseriate radial pitting of latewood tracheids (pt). LPPm 369. Escala gráfica / scale bar: 40 μm . **D**, detalle del punteado radial uniseriado de las traqueidas del leño tardío / detail of uniseriate radial pitting of latewood tracheids. LPPm 374. Escala gráfica / scale bar: 15 μm . **E**, detalle del punteado radial biseriado de las traqueidas del leño temprano / detail of biseriolate radial pitting of earlywood tracheids. LPPm 371. Escala gráfica / scale bar: 15 μm . **F**, parénquima axial (pa) en corte longitudinal tangencial / axial parenchyma (pa) in tangential section. LPPm 1761. Escala gráfica / scale bar: 50 μm . **G**, parénquima axial en corte transversal mostrando el contenido resinoso (cr) de sus células / axial parenchyma in cross section showing the resin contents (cr) of the cells. LPPm 367. Escala gráfica / scale bar: 80 μm . **H**, parénquima axial (pa) en corte longitudinal radial / axial parenchyma (pa) in radial section. LPPm 1760. Escala gráfica / scale bar: 45 μm .



Cuadro 1. Características generales de los leños actuales y fósiles de la familia Cupressaceae / *general wood characters of living and fossil Cupressaceae*. Referencias / *references*: Peirce, 1937; Kräusel, 1949; Boutelje, 1955; Greguss, 1955; Boureau, 1956; Bonetti, 1966; Patel, 1968; Vaudois y Privé, 1971; Roig, 1992; De Magistris, 1997; Gadek *et al.*, 2000.

	Caracteres de las Cupressaceae	Comentarios
1	Punteaduras radiales de las traqueidas verticales circulares, espaciadas, exclusivamente uniseriadas u opuestas en dos series paralelas (abietinoides), sobretodo en el leño tardío.	En un género actual (<i>Neocallitropsis</i>), son multiseriadas y alternas (araucarioides). En algunas especies fósiles son mixtas.
2	Engrosamientos callitroides que acompañan las punteaduras radiales de las traqueidas.	Se desarrollan sólo en las especies de <i>Callitris</i> y en el género fósil <i>Callitrixylon</i> .
3	Punteaduras areoladas de las paredes tangenciales de las traqueidas comúnmente uniseriadas.	No existen en todos los géneros de Cupressaceae.
4	Contenidos resinosos frecuentes en las células parenquimáticas.	La presencia de contenidos resinosos es ocasional en algunos géneros de Taxodiaceae.
5	Parénquima axial en todos los géneros de la familia.	También es un rasgo generalizado en Taxodiaceae.
6	Paredes horizontales del parénquima axial mayormente engrosadas, irregulares, delicadamente nodulares.	En cuatro géneros de Taxodiaceae también existen engrosamientos nodulares.
7	Radios uniseriados, biseriados o muy raramente triseriados, de altura variable (1 a 60 células).	Los radios son uniseriados en la mayoría de las demás coníferas, pero de altura menor.
8	Presencia de traqueidas radiales como excepción para algunos autores (Greguss, 1955; Gadek <i>et al.</i> , 2000) y como regla para otros (Peirce, 1937; Boureau, 1956; Bonetti, 1966).	Las traqueidas radiales son muy raras en Taxodiaceae.
9	Células parenquimáticas de los radios algunas veces dentadas.	También son dentadas en algunos géneros de Taxodiaceae.
10	Paredes terminales de las células de los radios, cuando son punteadas, muestran abundantes engrosamientos nodulares delicados, dispuestos en forma de rosario (engrosamientos arrosariados).	No existen nódulos en las paredes terminales de las células radiales de las Taxodiaceae, pero sí están presentes en algunos géneros de Pinaceae.
11	Paredes horizontales de las células radiales lisas o abundantemente punteadas y engrosadas.	En Taxodiaceae son generalmente lisas.
12	Campos de cruzamiento con 1 a 3 (4 a 8) punteaduras areoladas, separadas o de a pares, en una o dos hileras superpuestas o escalonadas.	También en Taxodiaceae los campos de cruzamiento tienen mayormente de 1 a 3 punteaduras areoladas.
13	Punteado de los campos de cruzamiento cupresoides, taxodioide o muy raramente fenestriforme.	El punteado cupresoides es poco frecuente en las Taxodiaceae.

posee punteaduras radiales mixtas, como ocurre con otros leños fósiles asignados a esta familia (Grambast, 1952, 1954; Vaudois y Privé, 1971; Giraud y Hankel, 1985). Con respecto a los géneros fósiles de Cupressaceae (cuadro 3), los materiales estudiados presentan mayores similitudes, como era de esperarse, con el género *Juniperoxylon* Houbert en Lecointre, 1910 *emend.* Kräusel, 1949, siendo las mismas que comparte con el género actual. La presencia de pun-

teaduras mixtas en las paredes radiales de las traqueidas en la especie *J. lignieri* Grambast 1954, del Eoceno de la Cuenca de París, constituiría otra semejanza con la forma de Bonetti.

Otras características acercan *P. ischigualastense* a *Protochamaecyparixylon*, particularmente la sección transversal angular de las traqueidas, las punteaduras radiales mixtas (con la salvedad de que en la segunda forma son principalmente uniseriadas, pocas

Figura 4. *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* **A**, corte longitudinal radial mostrando los campos de cruzamiento con punteaduras cupresoides / *radial section showing cross-fields with cupressoid pits*. LPPm 371. Escala gráfica / *scale bar*: 30 µm. **B**, corte longitudinal radial mostrando un detalle de los campos de cruzamiento / *radial section showing a detail of cross-fields*. LPPm 1760. Escala gráfica / *scale bar*: 15 µm. **C**, corte longitudinal radial mostrando las traqueidas de los radios (tr) / *radial section showing ray tracheids (tr)*. LPPm 371. Escala gráfica / *scale bar*: 45 µm. **D**, radios mayormente uniseriados en corte longitudinal tangencial / *mainly uniseriate rays in tangential section*. LPPm 368. Escala gráfica / *scale bar*: 100 µm. **E**, detalle de los engrosamientos arrosariados (en) de la pared terminal de una célula parenquimática radial / *detail of end walls bead-like thickenings of a ray parenchyma cell*. LPPm 369. Escala gráfica / *scale bar*: 15 µm. **F**, detalle de las traqueidas de los radios (tr) en corte transversal / *detail of ray tracheids (tr) in cross section*. LPPm 370. Escala gráfica / *scale bar*: 40 µm. **G**, traqueidas (tr) en el extremo del radio / *tracheids at the edge of the ray*. LPPm 371. Escala gráfica / *scale bar*: 40 µm. **H**, detalle de las paredes terminales dentadas (d) y las paredes horizontales engrosadas (en) de las células del parénquima radial / *detail of end walls indentures (d) and horizontal walls thickenings (en) of ray parenchyma cells*. LPPm 374. Escala gráfica / *scale bar*: 45 µm.

Cuadro 2. Cuadro comparativo entre *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* y los leños de los géneros de Cupressaceae actuales / *comparative chart among Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti *emend.* and woods of Cupressaceae extant genera. Referencias / *references*: Kräusel, 1949; Boutelje, 1955; Greguss, 1955; Boureau, 1956; Bonetti, 1966; Patel, 1968; Roig, 1992; De Magistris, 1997; Gadek *et al.*, 2000. Abreviaturas / *abbreviations*: DG= distribución geográfica / *geographical distribution*; AC= anillos de crecimiento / *growth rings*; STT= sección transversal de las traqueidas / *tracheid transverse section*; PRT= punteaduras radiales de las traqueidas / *radial tracheid pitting*; EC= engrosamientos callitroides / *callitroid thickenings*; PTT= punteaduras tangenciales de las traqueidas / *tangential tracheid pitting*; PA= parénquima axial / *axial parenchyma*; PPA= paredes del parénquima axial / *axial parenchyma walls*; AR= altura de los radios / *ray height*; PTPR= paredes terminales del parénquima radial / *ray parenchyma end walls*; PHPR= paredes horizontales del parénquima radial / *ray parenchyma horizontal walls*; PCC= punteaduras de los campos de cruzamiento / *cross-fields pits*; TR= traqueidas radiales / *ray tracheids*.

	DG	AC	STT	PRT	EC	PTT	PA	PPA	AR	PTPR	PHPR	PCC	TR
<i>Actinostrobus</i> Miquel ex Lehmann	Oeste de Australia	definidos	poligonal; redondeada en el leño tardío, angu- lar en el leño temprano	abietinoides uniseriadas (a veces bi- seriadas)	ausentes	presentes	presente	lisas	1 - 8 (24)	lisas	lisas	2 - 6 (8 - 10) cupresoides solitarias o agrupadas, 1 o 2 hileras o superpuestas	ausentes
<i>Austrocedrus</i> Florin y Boutelje	región andi- no patagóni- ca argenti- na y chilena	definidos	cuadrangu- lar; redon- deada o angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes en el leño tardío	escaso	lisas o finamente nodulares	2 - 6 (16)	lisas	lisas	1 - 4 (6) cu- presoides o taxodioides	ausentes
<i>Platycladus</i> (= <i>Biota</i>) Spach	Norte de China y Manchuria	definidos	cuadrangu- lar; angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	ausentes	presente	nodulares	1 - 8 (15)	dentadas y lisas o nodulares	punteadas	1 - 4 cupresoides escalonadas	ocasionales
<i>Callitris</i> Ventenat	Australia, Tasmania y Nueva Caledonia	muy poco definidos	cuadrangu- lar o irregu- lar; redon- deada	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	presentes en un grupo de especies	escasas	presente	lisas	1 - 8 (36)	lisas	lisas	1 - 2 (3 - 4) cupresoides	ausentes o escasas
<i>Neocallitropsis</i> (= <i>Callitropsis</i>) Florin	Este de Nueva Caledonia	muy poco definidos	cuadrangu- lar o circular; redondeada	araucarioi- des multiseria- das	ausentes	presentes	muy escaso	lisas	1 - 12 (24)	lisas	lisas	1 - 2 (4 - 6) cupresoides taxodioides o fenestrifor- mes	ausentes o escasas
<i>Calocedrus</i> (= <i>Heydenia</i>) Kurz	Oeste de Norteamérica, Taiwan y oes- te de China	definidos	cuadrangu- lar; redon- deada o angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes en el leño tardío	presente	lisas o finamente nodulares	1 - 10 (18)	punteadas a veces arrosariadas	punteadas	1 - 5 (7) cu- presoides o taxodioides	ocasionales
<i>Chamaecyparis</i> Spach	Este y Oeste de Norteamérica y Este de Asia	definidos	cuadrangu- lar; angular a veces redondeada	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes en el leño tardío	presente	lisas o finamente nodulares	1 - 6 (24)	lisas	lisas o punteadas	1 - 3 (8) cupresoides superpues- tas	ausentes o presentes (a veces constituyen enteramen- te los radios)
<i>Cupressus</i> Linnaeus	zonas tem- pladas del hemisferio norte	definidos o indefinidos	poligonal a circular; redondeada	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes	presente, escaso o abundante	lisas o nodulares	1 - 55	dentadas y lisas o nodulares	en general punteadas	1 - 4 (8) cupresoides grandes	frecuentes
<i>Diselma</i> Hooker	zonas de alta montaña de Tasmania	definidos	poligonal, angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	ausentes	abundante	nodulares	1 - 6 (12)	punteadas	en general li- sas; a veces nodulares o arrosariadas	1 - 2 (3 - 5) cupresoides superpues- tas	ocasionales

Cuadro 2. (Continuación)

<i>Fitzroya</i> Hooker ex Lindley	región andino patagónica argentina y chilena	definidos	cuadrangu- lar; angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes en el leño tardío	escaso	nodulares o lisas	1 - 12 (19)	lisas o arrosariadas	punteadas	1 - 3 (4 - 8) cupresoides escalonadas	ausentes
<i>Fokienia</i> Henry y Thomas	Sudeste de China, Laos y Vietnam	definidos	rectangular; angular	abietinoides uniseriadas o biseriadas	ausentes	presentes	abundante	lisas o nodulares	1 - 6 (24)	lisas o finamente nodulares	lisas y delgadas	1 - 3 (4 - 6) cupresoides	ausentes
<i>Juniperus</i> Linnaeus	zonas templadas y subtropical- es del hemisferio norte	definidos	cuadrangu- lar a rectan- gular; angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes particular- mente en el leño tardío	abundante	nodulares, a veces lisas	1 - 14 (24)	dentadas y nodulares o arrosariadas, pocas veces lisas	punteadas o nodulares, pocas veces lisas	1 - 4 (6) cupresoides escalonadas superpues- tas o irregulares	presentes en algunas especies
<i>Libocedrus</i> Endlicher	Nueva Zelanda y Nueva Caledonia	definidos o indefinidos	cuadrangu- lar; angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes en el leño tardío	abundante	lisas o finamente nodulares	1 - 6 (17)	lisas o finamente nodulares	lisas, poco engrosadas o punteadas	1 - 4 (11) cu- presoides o taxodioides escalonadas	escasas
<i>Microbota</i> Komarov	Este de Siberia	definidos	poligonal; angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes	presente	lisas o nodulares	1 - 5 (8)	lisas o nodulares	punteadas	2 (4 - 6)	ausentes
<i>Pilgerodendron</i> Florin	región andi- no patagóni- ca argentina y chilena	definidos	circular a cuadrangu- lar; angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes en el leño tardío	abundante	lisas o finamente nodulares	1 - 10	lisas o algo arrosariadas	lisas o escasamente punteadas	1 - 3 (4 - 6) cupresoides irregulares	ausentes
<i>Papuacedrus</i> Li	Nueva Guinea y Moluccas	muy poco definidos	cuadrangu- lar; angular	abietinoides uniseriadas o biseriadas	ausentes	escasas	presente	lisas	1 - 46	lisas	punteadas	1 - 3 (4 - 6) taxodioides en dos hileras	ocasionales
<i>Tetraclinis</i> Masters	Sur de España y Norte de África	muy poco definidos	cuadrangu- lar; rectan- gular o irre- gular; angu- lar o redon- deada	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes	abundante	lisas	1 - 6 (17)	lisas	lisas, muy raramente punteadas	2 - 3 (4)	ocasionales
<i>Thuja</i> Linnaeus	Norteamérica China, Corea y Japón	definidos	circular o elíptica; angular	abietinoides uniseriadas (a veces biseriadas)	ausentes	presentes en el leño tardío	escaso o ausente	lisas o nodulares	1 - 6 (18)	dentadas y lisas	lisas o escasamente punteadas	1 - 3 (8) taxodioides apareadas o escalonadas	ausentes
<i>Thujaopsis</i> Siebold y Zuccarini	zonas montañosas de Japón	definidos	circular o elíptica; angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	escasas	abundante	nodulares	1 - 5 (24)	dentadas y lisas	engrosadas y punteadas	1 - 2 (4) taxodioides superpues- tas o en diagonal	ausentes o muy raras
<i>Widdringtonia</i> Endlicher	Sur de África	definidos	cuadrangu- lar a poligo- nal; angular	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes en el leño tardío	presente	lisas	1 - 17 (35)	lisas	lisas	1 - 2 (3 - 4) cupresoides separadas o apareadas o en diagonal	ocasionales
<i>P. ischigualastense</i> Bonetti <i>emend.</i>	Argentina	definidos	cuadrangu- lar; angular	mixtas, uni- seriadas o biseriadas	ausentes	ausentes	escaso	nodulares (?)	1 - 45	dentadas y arrosariadas	punteadas y engrosadas	2 - 4 cupresoides escalonadas	presentes

Cuadro 3. Cuadro comparativo de los géneros de leños fósiles de Cupressaceae / comparative chart of Cupressaceae fossil woods genera. Referencias / references: Eckhold, 1922; Kräusel, 1949; Bureau, 1956; Bonetti, 1966; Vogellehner, 1968; Vaudois y Privé, 1971; Giraud y Hankel, 1985; Müller-Stoll y Schultze-Motel, 1990; Brea, 1998. Abreviaturas / abbreviations: DE= distribución estratigráfica / stratigraphical distribution; DG= distribución geográfica / geographical distribution; STT= sección transversal de las traqueidas / tracheid transverse section; PRT= punteaduras radiales de las traqueidas / radial tracheid pitting; EC= engrosamientos callitroides / callitroid thickenings; PTT= punteaduras tangenciales de las traqueidas / tangential tracheid pitting; PA= paredes del parénquima axial / axial parenchyma walls; PPA= paredes del parénquima axial / axial parenchyma walls; AR= altura de los radios / ray height; PPR= paredes del parénquima radial / ray parenchyma walls; PCC= punteaduras de los campos de cruzamiento / cross-fields pits; TR= traqueidas radiales / ray tracheids; CR= canales resiníferos / resin channels.

	DE	DG	STT	PRT	EC	PTT	PA	PPA	PCC	PPR	TR	CR
<i>Protojuniperoxylon</i> Eckhold	Triásico Cretácico	Sudamérica Europa	en general cuadrangular	abietinoides o mixtas uniseriadas o biseriadas	ausentes	ausentes	escaso	nodulares (?)	2 - 6 cupresoides	horizontales nodulares y tangenciales dentadas y arrosariadas	presentes	ausentes
<i>Callitrixylon</i> Privé y Bourreau	"Terciario"	Europa	circular	abietinoides	presentes	ausentes	presente	lisas	cupresoides	horizontales lisas o punteadas y tangenciales lisas	presentes	ausentes
<i>Chanacyparixylon</i> Chudajberdyev in Vakhrameev et al.	"Terciario" "Cuaternario"	Europa occidental y ex URSS	rectangular	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes	presente	algo nodulares	2 - 4 cupresoides, escalonadas	horizontales y tangenciales lisas	ausentes	ausentes
<i>Cupressinoxylon</i> Göpper emend Gothan	Triásico? Jurásico Cretácico "Terciario"	Europa occidental y ex URSS, China, Japón, India, Norteamérica, Gro- enlandia, Ártico, Brasil, Argentina y Tasmania	circular	abietinoides (en algunas es- pecies mixtas) uniseriadas a triseriadas	ausentes	sólo en algunas especies presentes	abundante	nodulares o punteadas	cupresoides	horizontales y tangenciales lisas	ausentes?	prácticamente ausentes
<i>Juniperoxylon</i> Houlbert en Lecoivre emend Kräusel	Triásico? Cretácico "Terciario"	Francia? Europa	variable	abietinoides (en una especie mixtas) uniseriadas a triseriadas	ausentes	ausentes	presente	lisas o engrosadas	cupresoides o taxodioides	horizontales lisas o nodulares y tangenciales a veces dentadas, siempre arrosariadas	presentes	ausentes
<i>Libocedroxylon</i> Penny	"Terciario"	Hungría y ex URSS	cuadrangular o pentagonal	abietinoides uniseriadas	ausentes	presentes	abundante	nodulares	1 - 6 cupresoides y taxodioides	horizontales lisas o punteadas y tangenciales lisas, raramente o algo dentadas	ausentes	ausentes
<i>Protochamaerocyparixylon</i> Giraud in Giraud y Hankel	Triásico Jurásico	Chile Tanzania	rectangular o cuadrangular	mixtas (aracarioides, muy pocas abietinoides) uniseriadas ocasionalmente biseriadas	ausentes	ausentes	escaso	lisas o nodulares	2 - 4 cupresoides	lisas	ausentes	presentes en el leño traumático
<i>Tetraclinoxylon</i> Grambast	"Terciario"	Europa	circular	abietinoides uniseriadas a triseriadas	ausentes	ausentes	presente	lisas	cupresoides	horizontales y tangenciales lisas o poco punteadas	ausentes?	ausentes?
<i>Thujoxylon</i> Penny	"Terciario" "Cuaternario"	Norteamérica Europa	rectangular	abietinoides uniseriadas	ausentes	a veces presentes	ausente o escaso	nodulares o punteadas	1 - 4 cupresoides, a veces taxodioides	horizontales lisas y tangenciales lisas dentadas	ausentes	presentes o ausentes
<i>Widdingtonoxylon</i> Penny	"Terciario"	Europa	rectangular	abietinoides	ausentes	ausentes	presente	lisas	cupresoides	horizontales y tangenciales lisas y delgadas	ausentes	ausentes

veces biseriadas), y las punteaduras cupresoides de 2 a 4 en el campo de cruzamiento.

Sobre la base de las anteriores comparaciones, se considera a *P. ischigualastense* como un leño fósil de la familia Cupressaceae.

Análisis paleodendrológico

Como se describió anteriormente, en los anillos de crecimiento se graficaron las curvas CSDM y se calcularon cuatro parámetros: 1) porcentaje de desviación de la curva, 2) porcentaje de leño tardío, 3) porcentaje de disminución (el porcentaje de reducción en el diámetro celular a lo largo del incremento de anillo) y 4) índice de marcado de anillo.

Basándose en las curvas CSDM, Falcon-Lang (2000b) desarrolló un método para distinguir las coníferas siempreverdes de las caducifolias. Las especies caducifolias presentan curvas perfectamente simétricas o sesgadas hacia la izquierda, con porcentaje de desviación del cenit nulo o negativo. Las especies siempreverdes exhiben curvas sesgadas hacia la derecha y por lo tanto porcentajes de desviación del cenit positivos (Falcon-Lang, 2000b). Las curvas CSDM de *Protojuniperoxylon ischigualastense* muestran una clara desviación hacia la derecha (porcentaje de desviación promedio +38,16 %), por lo que correspondería a una conífera siempreverde (figura 5).

El porcentaje de leño tardío ha sido tradicionalmente utilizado para inferir el contexto paleoambiental (Creber y Chaloner, 1984; Parrish y Spicer, 1988; Keller y Hendrix, 1997). Así, Creber y Chaloner (1984) clasificaron los anillos de crecimiento de las formas fósiles en seis tipos básicos de acuerdo con la configuración de las curvas CSDM, la naturaleza de la transición de leño temprano a tardío y la cantidad de leño tardío. La utilización del porcentaje de leño tardío como una aproximación cuantitativa de las condiciones paleoclimáticas ha sido cuestionada desde diferentes perspectivas (Bailey y Faull, 1934; Larson, 1967; Chapman, 1994; Poole, 2000). Las críticas mejor fundadas se basan en que factores intrínsecos (genético/taxonómicos) influyen significativamente en las características cuantitativas de los anillos de crecimiento (Kumagai *et al.*, 1995; Falcon-Lang, 2000a, 2000b; Brison *et al.*, 2001; Falcon-Lang y Cantrill, 2002). Más específicamente, Falcon-Lang (1999a, 1999b) sugirió que el grado de desarrollo de los anillos de crecimiento en los leños de coníferas podría estar relacionado con un carácter determinado genéticamente: la retención foliar. Aunque la longevidad foliar no es el único factor que controla el grado de desarrollo del anillo de crecimiento, siendo la intensidad de la estacionalidad climática también importante, Falcon-Lang (2000a, 2005b) recomienda

Cuadro 4. Resultados del análisis de los anillos de crecimiento en *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. utilizando el método de Falcon-Lang (2000a, 2000b) / results of growth ring analysis in *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. using Falcon-Lang (2000a, 2000b) method.

	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de marcado de anillo	Porcentaje de desviación
Anillo 1	79,6	32,03	25,49	+37,5
Anillo 2	76,4	45,83	35,01	+8,33
Anillo 3	82,7	29,49	24,39	+53,01
Anillo 4	81,36	13,27	10,8	+73,45
Anillo 5	82,34	40,84	33,63	+18,32
Anillo 6	77,12	36,25	27,96	+27,5
Anillo 7	75,89	25,51	19,36	+48,98
Promedio	79,34	31,89	25,23	+38,16

que los datos cuantitativos del porcentaje de leño tardío no sean más empleados como indicadores paleoclimáticos.

El porcentaje de leño tardío en *Protojuniperoxylon ischigualastense* varía en un rango que va desde 13,27% y 45,83%, con un promedio de 31,9%. El porcentaje de disminución celular es menos variable (entre 75,89% y 82,7%), con un promedio de 79,34%. El índice de marcado de anillo se encuentra entre 10,8% y 35,01%, con un valor medio de 25,23% (cuadro 4).

Utilizando las curvas CSDM, Falcon-Lang (2000a) comprobó, en un grupo de especies de coníferas actuales, la existencia de una fuerte relación lineal inversa entre el tiempo de retención de la hoja y diferentes parámetros cuantitativos de los anillos de crecimiento: porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución celular e índice de marcado de anillo. Los valores más bajos del porcentaje de leño tardío y del índice de marcado de anillo se correlacionan con las retenciones foliares más altas de las plantas siempreverdes (*Araucaria araucana* (Molina) Koch, longevidad foliar de hasta 15 años), mientras que los valores más altos se corresponden con las retenciones foliares más bajas (*Larix decidua* Miller, caducifolia).

No existen datos actualizados de análisis de anillos de crecimiento de Cupressaceae (Herman, 1956; Walters y Soos, 1963; Mitchell, 1965; La Marche, 1982). Aunque las Cupressaceae actuales presentan anillos de crecimiento moderadamente marcados, no existen curvas CSDM, datos de porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución e índice de marcado de anillo. Por esto, se tomaron como referencia los

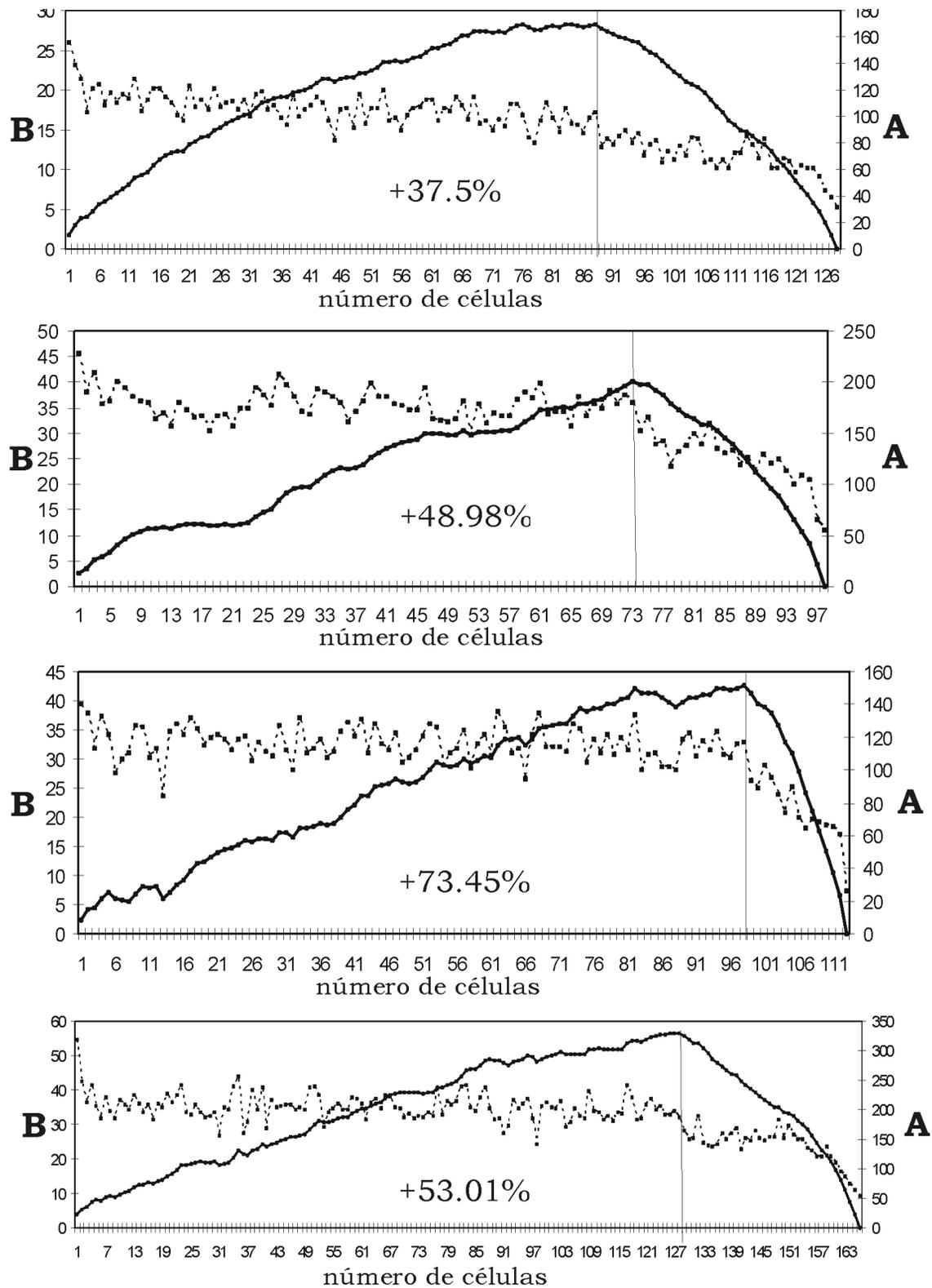


Figura 5. A, Curvas CSDM en *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. (línea entera) de cuatro de los siete incrementos de anillo medidos con sus respectivos valores del porcentaje de desviación para cada curva. La línea vertical indica el cenit de la curva CSDM / CSDM curves in *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. (solid line) from four of the seven measured ring increments with percentage skew values for each curve. Vertical line shows the zenith of the CSDM curve. **B,** Curvas de los diámetros celulares radiales promedio en *Protojuniperoxylon ischigualastense* (línea discontinua) de los mismos incrementos de anillo (en μm) / mean radial cell diameter curves in *Protojuniperoxylon ischigualastense* (discontinued line) from the same ring increments (in μm).

Cuadro 5. Cuadro comparativo entre los valores de porcentaje de leño tardío, porcentaje de disminución e índice de marcado de anillo obtenidos en *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. y en algunas coníferas actuales / comparative chart among latewood percentage, diminution percentage and ring markedness index values in *Protojuniperoxylon ischigualastense* Bonetti emend. and some extant conifers. Referencias / references: Falcon-Lang (2000a).

Especie (retención foliar)	Porcentaje de disminución	Porcentaje de leño tardío	Índice de marcado de anillo
<i>Larix decidua</i> Miller (caducifolia)	85,91	50,0	42,95
<i>Picea abies</i> (Linnaeus) Karst (3-5 años)	76,77 - 84,03	25,93 - 44,19	19,9 - 35,42
<i>Cedrus libani</i> Loudon (3-6 años)	62,33 - 72,06	30,77 - 39,58	20,22 - 24,68
<i>Protojuniperoxylon ischigualastense</i> (?)	75,89 - 82,7	13,27 - 45,83	10,8 - 35,01
<i>Araucaria araucana</i> (Molina) Koch (3-15 años)	28,67 - 51,79	10,0 - 22,5	3,17 - 10,35

valores registrados en coníferas actuales de otras familias (Taxodiaceae, Pinaceae, Araucariaceae y Podocarpaceae). Los resultados obtenidos en *P. ischigualastense* indican: 1) porcentajes intermedios de leño tardío, 2) porcentajes altos a moderados de disminución celular y 3) valores del índice de marcado de anillo bajos a intermedios.

Estos valores se acercan tanto a los de coníferas actuales con una retención foliar moderada (3 a 6 años) como a los calculados para las coníferas con más alta longevidad foliar (hasta 15 años) (cuadro 5).

Conclusiones

Protojuniperoxylon ischigualastense Bonetti emend. reúne un número de características comunes a las Cupressaceae, con lo que se confirma su asignación original a la familia y su mayor afinidad con los leños del tipo "*Juniperus*". El mayor aporte sistemático de este trabajo es el hallazgo de parénquima axial en el material tipo de *P. ischigualastense*, lo cual constituye una evidencia más en favor de esta interpretación.

La importancia de la reasignación de este leño triásico a las Cupressaceae radica en que constituye uno de los registros más antiguos de leños de la familia, siendo el más antiguo para Argentina. Además, se encuentra entre las evidencias más tempranas de la presencia de Cupressaceae en el registro fó-

sil, demostrando que la familia estaba ya establecida en el Triásico tardío temprano.

Con respecto a los análisis de los anillos de crecimiento, todos los parámetros concuerdan en que *P. ischigualastense* habría sido una conífera de hábito siemprevverde, con anillos de crecimiento medianamente a poco marcados y retención foliar moderada a alta.

Agradecimientos

El trabajo se realizó y se financió en el marco de la Universidad Nacional de La Plata (Proyecto 11/N412), del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (PIP 5430/05) y de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 07-08467). Las autoras agradecen especialmente a los revisores y al Comité Editor de la revista por las valiosas sugerencias aportadas que mejoraron sustancialmente el trabajo.

Bibliografía

- Archangelsky, S. 1968. Studies in Triassic fossil plants from Argentina. 4. The leaf genus *Dicroidium* and its possible relation to *Rhexoxylon* stems. *Palaeontology* 11: 500-512.
- Bailey, I.W. 1933. The cambium and its derivative tissues. 7. Problems in identifying the wood of the mesozoic Coniferae. *Annals of Botany* 47: 145-158.
- Bailey, I.W. y Faull, A.F. 1934. The cambium and its derivative tissues. 9. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens*, and its significance in the identification of fossil woods. *Journal of the Arnold Arboretum* 15: 99-106.
- Bartling, F.G. 1830. *Ordines naturales plantarum eorumque characteres et affinitates*. Dieterichianus, Göttingen, 498 pp.
- Bellosi, E.S., Jalfin, G.E., Boggetti, D., Chebli, P. y Muruaga C. 2001. Facies y sedimentación. En: A.E. Artabe, E.M. Morel y A.B. Zamuner (eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno", La Plata, pp. 103-129.
- Bock, W. 1969. *The American Triassic flora and global distribution*. Geological Center Research Series, North Wales, 406 pp.
- Bodnar, J. 2006. Nueva interpretación del material tipo de *Protocircoporoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Vogellehner, leño fósil del Triásico Superior de Barreal, San Juan, Argentina. 9º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía (Córdoba), Academia Nacional de Ciencias, *Resúmenes*: 123.
- Bonetti, M.I.R. 1966. *Protojuniperoxylon ischigualastensis* sp. nov. del Triásico de Ischigualasto (San Juan). *Ameghiniana* 4: 211-218.
- Boureaux, E. 1956. *Anatomie Végétale: L'appareil végétatif des Phanérogames*, Tome Second. Presses Universitaires de France, Paris, 524 pp.
- Boutelje, J.B. 1955. The Wood Anatomy of *Libocedrus* Endl., s. lat., and *Fitzroya* J. D. Hook. *Acta Horti Bergiani* 17: 177-216.
- Brea, M. 1998. Análisis de los anillos de crecimiento en leños fósiles de coníferas de la Formación Meseta, Isla Seymour (Marambio), Antártida. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial 5, Paleógeno de América del Sur y de la Península Antártica*: 163-175.
- Brett, D.W. 1968. Studies in Triassic fossil plants from Argentina. 3. The trunk of *Rhexoxylon*. *Palaeontology* 11: 236-245.
- Brisson, A. L., Philippe, M. y Thévenard, F. 2001. Are Mesozoic wood growth rings climate-induced? *Paleobiology* 27: 531-538.
- Callen, G. 1976. *Les conifères cultivés en Europe*. Volume 1 et 2. Editions J. B. Baillière, Paris, 903 pp.
- Chapman, J.L. 1994. Distinguishing internal developmental cha-

- racteristics from external palaeoenvironmental effects in fossil woods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 81: 19-32.
- Conwentz, H. 1884. Sobre algunos árboles fósiles del río Negro. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias* 7: 435-502.
- Covas, G. 1995. Podocarpaceae, Araucariaceae, Cupressaceae. En: Proflora (ed.), *Flora fanerogámica argentina* 4, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Córdoba, pp. 1-14.
- Creber, G.T. y Chaloner, W.G. 1984. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Botanical Review* 50: 357-448.
- De Magistris, A.A. 1997. Anatomía de la madera de las especies de *Cupressus* (Cupressaceae) cultivadas en la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 33: 91-105.
- Eckhold, W. 1922 (1921). Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin* 42: 472-505.
- Fahn, A. 1990. *Plant anatomy*. Pergamon Press, Oxford, 588 pp.
- Falcon-Lang, H.J. 1999a. The Early Carboniferous (Asbian-Brigantian) seasonal tropical climate of northern Britain. *Palaios* 14: 116-126.
- Falcon-Lang, H.J. 1999b. The Early Carboniferous (Courseyan-Arundian) monsoonal tropical climate of British Isles. *Geological Magazine* 136: 177-187.
- Falcon-Lang, H.J. 2000a. The relationship between leaf longevity and growth ring markedness in modern conifer woods and its implications for palaeoclimatic studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 160: 317-328.
- Falcon-Lang, H.J. 2000b. A method to distinguish between woods produced by evergreen and deciduous coniferopsids on the basis of growth ring anatomy: a new palaeoecological tool. *Palaeontology* 43: 785-793.
- Falcon-Lang, H.J. 2005a. Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and palaeoclimatic studies. *Palaeontology* 48: 171-183.
- Falcon-Lang, H.J. 2005b. Global climate analysis of growth rings in woods, and its implications for deep-time paleoclimate studies. *Paleobiology* 31: 434-444.
- Falcon-Lang, H.J. y Cantrill, D.J. 2002. Cretaceous (late Albian) conifers of Alexander Island, Antarctica. 1. Wood taxonomy, a quantitative approach. *Review of Palaeobotany and Palynology* 111: 1-17.
- Fu, L., Yu, Y., Adams, R.P. y Farjon A. 1999. Cupressaceae Bartlett. En: Flora of China Editorial Committee (ed.), *Flora of China*, Vol. 4 (Cycadaceae through Fagaceae), Science Press, Beijing, and Missouri Botanical Garden Press, Saint Louis, p. 62.
- Gadek, P.A., Alpers, D.L., Heslewood, M.M. y Quinn, C.J. 2000. Relationships within Cupressaceae *sensu lato*: a combined morphological and molecular approach. *American Journal of Botany* 87: 1044-1057.
- Gaussen, H. 1968. *Les Gymnospermes actuelles et fossiles*, fasc. 10, *les Cupressacées*. Faculté des Sciences, Toulouse, 326 pp.
- Gifford, E.M. y Foster A.S. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, 626 pp.
- Giraud, B. y Hankel, O. 1985. Bois fossiles des dépôts du Karoo du Bassin du Luwegu (Tanzanie Méridionale). *Annales de Paléontologie* 71: 159-185.
- Gnaedinger, S.C. 2003. [Paleoxiloflora Jurásica de la Formación La Matilde en el Gran Bajo de San Julián, provincia de Santa Cruz, Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 195 pp. Inédita.]
- Grambast, L. 1952. Sur la signification des structures généralisées chez les Coniférales et la valeur des Protopinacées en tant que groupe. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 235: 1533-1535.
- Grambast, L. 1954. Un *Juniperoxylon* particulier de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris. *Archives du Muséum National du Paris* 3: 1-21.
- Greguss, P. 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 263 pp.
- Grissino-Mayer, H.D. 1993. An updated list of species used in tree-ring research. *Tree-Ring Bulletin* 53: 17-45.
- Grosfeld, J. 2000. [Análisis de la variabilidad morfológica y arquitectural de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizzarri, *Fitzroya cupressoides* (Molina) I. M. Johnston., *Pilgerodendron uviferum* (D. Don) Florin y *Cupressus sempervirens* L. (Cupressaceae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Comahue, Centro Regional Universitario Bariloche, 300 pp. Inédita.]
- Hames, R. 1980. *Etude sur le cyprès*. INRA Station Recherche, Avignon, 75 pp.
- Herman, F.R. 1956. Growth and phenological observations of *Arizona Juniperus*. *Ecology* 37: 193-195.
- IAWA Committee. 2004. International Association of Wood Anatomists list of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25: 1-70.
- Jaworski, E. 1915. Beiträge zur Kenntnis des Jura in Süd-Amerika, Teil 2. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 40: 364-456.
- Jaworski, E. 1926a. Lias und Dogger. Teil 1. En: E. Jaworski, F. Krantz, y H. Gerth (eds.), *Beiträge zur Paläontologie und Stratigraphie des Lias, Doggers, Tithons und der Unterkreide in den Kordilleren im Süden der Provinz Mendoza (Argentinien)*, *Geologische Rundschau* 17: 373-427.
- Jaworski, E. 1926b. La fauna del Lias y Dogger de la Cordillera argentina en la parte meridional de la provincia de Mendoza. En: E. Gerth (ed.), *Contribuciones a la estratigrafía y paleontología de los Andes argentinos*, Academia Nacional de Ciencias, Córdoba 4: 135-317.
- Keller, A.M. y Hendrix, M.S. 1997. Paleoclimatological analysis of a Late Jurassic petrified forest, Southeastern Mongolia. *Palaios* 12: 282-291.
- Kräusel, R. 1917. Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Koniferen. *Naturwissenschaften Wochenschrift* 16: 305-311.
- Kräusel, R. 1919. Die Pflanzen des schlesischen Tertiärs. *Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin* 38: 216-219.
- Kräusel, R. 1949. Die fossilen Koniferenhölzer (unter Ausschluss von *Araucarioxylon Krauß.*), II. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölzer. *Palaeontographica* B 89: 81-203.
- Kumagai, H., Sweda, T., Hayashi, K., Satoru, K., Basinger, J.F., Shinuya, M. y Fukao, Y. 1995. Growth-ring analysis of Early Tertiary conifer woods from Canadian High Arctic and its palaeoclimatic implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 116: 247-262.
- La Marche, V.C. 1982. Sampling strategies. En: M.K. Hughes, P.M. Kelly, J.R. Pilcher y V.C. La Marche (eds.), *Climate from Tree Rings*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 2-6.
- Larson, R.R. 1967. Silvicultural control on the characteristics of wood used for furniture. En: ANON (ed.), *Proceedings of the 4th TAPPI forest biology conference*, Pulp and Paper Research Institute of Canada, Quebec: 143-150.
- Lecointre, H.D. 1910. Les bois des faluns de Touraine, *Feuille des Jeunes Naturalistes* 40: 69-76.
- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum* 2. *Impensis Laurentii Salvii*, Estocolmo, pp. 1038-1040.
- Lemoigne, Y. 1967. Paléoflore à Cupressales dans le Trias-Rhétien du Cotentin. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 264: 715-718.
- Lutz, A.I. y Herbst, R. 1986. Catálogo de las maderas fósiles descritas para Argentina entre 1884 y 1986. *D'Orbignyana* 3: 1-13.
- Lutz, A.I., Crisafulli, A. y Herbst, R. 1999. Gymnospermous woods from the Upper Triassic of Northern Chile. *The Palaeobotanist* 48: 31-38.
- Mitchell, A.F. 1965. The growth in early life of the leading shoot of some conifers. *Forestry* 38: 121-136.
- Müller-Stoll, W.R. y Schultze-Motel, J. 1990a. Gymnospermen-

- Hölzer des Deutschen Jura. Teil 2: Die Protopinoiden Hölzer. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 140: 53-71.
- Müller-Stoll, W.R. y Schultze-Motel, J. 1990b. Gymnospermen-Hölzer des Deutschen Jura. Teil 3: Abietoid (modern) getüpfelt Hölzer. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 141: 61-77.
- Page, C.N. 1990. Cupressaceae. En: K.U. Kramer y P.S. Green (eds.), *The Families and Genera of Vascular Plants*. 1. *Pteridophytes and Gymnosperms*, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, pp. 302-316.
- Parrish, J.T. y Spicer, R.A. 1988. Middle Cretaceous wood from the Nanushuk Group, Central North Slope, Alaska. *Palaeontology* 31: 19-34.
- Patel, R.N. 1968. Wood anatomy of Cupressaceae and Araucariaceae indigenous to New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 6: 9-18.
- Peirce, A.S. 1937. Systematic anatomy of the woods of the Cupressaceae. *Tropical Woods* 49: 5-21.
- Philippe, M., Zijlstra, G. y Barabacka, M. 1999. Greguss's morphogenera of homoxylous fossil woods: a taxonomic and nomenclatural review. *Taxon* 48: 667-676.
- Poole, I. 2000. Variation: Nature's spanner or an unrecognized tool? *Palaiois* 15: 371-372.
- Rogers, R.R., Swisher, C., Sereno, P. C., Monetta, A. M., Forster, C. y Martínez, R.N. 1993. The Ischigualasto tetrapod assemblage (Late Triassic, Argentina) and 40 Ar/ 39 Ar dating of dinosaur origins. *Science* 260: 794-797.
- Roig, F.A. 1992. Comparative wood anatomy of Southern South American Cupressaceae. *IAWA Bulletin* 13: 151-162.
- Ru-feng, W, Yu-fei, W y Yong-zhe, C. 1996. *Cupressinoxylon jiyinense*, a new species of the Late Cretaceous from Heilongjiang Province, China. *IAWA Journal* 17: 319-326.
- Scagel, R.E. 1987. *El reino vegetal*. Ediciones Omega, Barcelona, 778 pp.
- Selling, O. H. 1944. On cupressoid root remains of Mesozoic age from the Arctic. *Arkiv för Botanik* 31A: 1-20.
- Selling, O.H. 1951. On *Protojuniperoxylon arcticum* Olof Selling. *Journal of Palaeontology* 25: 538-539.
- Spalletti, L.A., Artabe, A.E., Morel, E.M. y Brea, M. 1999. Biozonación paleoflorística y cronoestratigráfica del Triásico argentino. *Ameghiniana* 36: 419-451.
- Seward, A.C. y Bancroft, N. 1913. Jurassic plants from Cromarty and Sutherland, Scotland. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 48: 867.
- Stewart, W.N. y Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge University Press, Cambridge, 521 pp.
- Thomas, B.A. y Spicer, R.A. 1987. *The Evolution and Palaeobiology of Land Plants*. Croom Helm, London, 309 pp.
- Torres, T. y Philippe, M. 2002. Dos nuevas especies de *Agathoxylon* y *Baieroxylon* del Jurásico Inferior de La Ligua, Chile: datos paleoixilológicos en América del Sur. *Revista Geológica de Chile* 29: 151-165.
- Vaudois, N. y Privé, C. 1971. Révision des bois fossiles de Cupressaceae. *Palaeontographica* B 134: 61-86.
- Vogellehner, D. 1967. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer, 5: Prodomus zu einer Monographie der Protopinoiden Hölzer der Trias. *Palaeontographica* B 121: 30-51.
- Vogellehner, D. 1968. Zur Anatomie und Phylogenie mesozoischer Gymnospermenhölzer, 7: Prodomus zu einer Monographie der Protopinoiden Hölzer des Jura. *Palaeontographica* B 124: 125-162.
- Walters, J. y Soos, J. 1963. Shoot growth patterns of some British Columbia conifers. *Forest Science* 9: 73-83.
- Welch, J. 1991. *The conifer manual*, 1. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht, 436 pp.
- Zamuner, A.B. 1992. [Estudio de una taeflora de la localidad tipo de la Formación Ischigualasto (Neotrias), Provincia de San Juan. Tesis Doctoral N° 583, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 97 pp., Inédita.].
- Zamuner, A.B., Zavattieri, A.M., Artabe, A.E. y Morel, E.M. 2001. Paleobotánica. En: A.E. Artabe, E.M. Morel y A.B. Zamuner (eds.), *El Sistema Triásico en la Argentina*, Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno", La Plata, pp. 143-184.

Recibido: 29 de diciembre de 2005.

Aceptado: 11 de agosto de 2006.