

ARTÍCULO

# PRIMER REGISTRO DE *PROTOPODOCARPOXYLON* ECKHOLD EN EL TRIÁSICO SUPERIOR DE SUDAMÉRICA

*First record of Protopodocarpoxylon Eckhold in the Upper Triassic of South America*

Vallejos Leiz, L. \*<sup>1,2</sup> , Gnaedinger, S. <sup>1,2</sup>  & Crisafulli, A. <sup>1,2</sup> 

**RESUMEN:** Se describe un nuevo leño gimnospérmico de la xiloflora de la Formación Hilario del Grupo Sorocayense (San Juan, Argentina) perteneciente al Triásico Superior. El espécimen analizado es identificado como *Protopodocarpoxylon araucarioides* asignado a las Cheirolepidiaceae. Presenta límites de anillos de crecimiento distintos, punteaduras radiales de las traqueidas del tipo braquioxiloide (= tipo mixto), uniseriadas y biseriadas, campos de cruzamiento con 1-2 hasta 4 punteaduras podocarpoides, radios uniseriados y uniseriados parcialmente biseriados, parénquima axial y punteaduras tangenciales. Los registros argentinos de Cheirolepidiaceae son numerosos para el Jurásico y Cretácico y se corresponden a leños, estructuras foliares/reproductivas y granos de polen. Son escasos para el Triásico, por ello este hallazgo brinda información relevante para la flora del Gondwana, ya que este es el primer registro para el Triásico Superior de Sudamérica. El análisis de los anillos de crecimiento es consistente con un clima subtropical húmedo, estacionalmente seco. Los falsos anillos de crecimiento aportan datos sobre condiciones ambientales que afectaron al crecimiento como sequías temporales.

1 Grupo Plantas e Invertebrados del Neopaleozoico, Mesozoico y Cenozoico. Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CONICET/UNNE).

2 Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura (UNNE).

\* Autor de correspondencia. Laura Vallejos Leiz. E-mail: lauravallejosleiz@gmail.com

Como citar este artículo: Vallejos Leiz, L., Gnaedinger, S. & Crisafulli, A. (2024). Primer registro de *Protopodocarpoxylon* Eckhold en el Triásico Superior de Sudamérica. Revista FACENA 34(2),32-64. Doi: <https://doi.org/10.30972/fac.3427793>

Recibido/Received: 04/07/2024. Revisión: 05/06/2024. Aceptado/Accepted: 11/09/2024.

Editor asociado: Félix Ignacio Contreras.

Publicado en línea: 26/12/2024. ISSN 1851-507X en línea.

**PALABRAS CLAVE:** Argentina, San Juan, Formación Hilario, Cheirolepidiaceae, *Protopodocarpoxydon araucarioides*.

**ABSTRACT:** New record of gymnospermic wood is described from the xyloflora of the Hilario Formation of the Sorocayense Group (San Juan, Argentina) belonging to the Upper Triassic. The analyzed specimen is identified as *Protopodocarpoxydon araucarioides* assigned to the Cheirolepidiaceae. It presents limits of distinct growth rings, radial pits of the brachyoxylean type (=mixed type), uniseriate and biseriate tracheids, cross-fields with 1-2, 4 podocarpoid oculipores, uniseriate and partially biseriate uniseriate rays, axial parenchyma, and tangential pits. Argentina records of Cheirolepidiaceae are numerous for the Jurassic and Cretaceous and correspond to wood, leaf/reproductive structures and pollen grains. They are scarce for the Triassic, which is why this finding provides relevant information for the flora of Gondwana, since this is the first record for the Upper Triassic of South America. Growth rings analysis is consistent with a humid, seasonally dry subtropical climate. The false growth rings provide data on environmental disturbances that affected growth such as droughts.

**KEYWORD:** Argentina, San Juan, Hilario Formation, Cheirolepidiaceae, *Protopodocarpoxydon araucarioides*.

## INTRODUCCIÓN

Durante el Triásico Superior de Argentina, los estratos arbustivos y arbóreos estuvieron dominados principalmente por Umkomasiales, Peltaspermales, Ginkgoales, Voltziales, Cycadales y Pinales (ver síntesis en Zamuner *et al.*, 2001; Artabe *et al.*, 2007; Crisafulli y Herbst, 2010, 2011; Morel *et al.*, 2011a; Herbst y Crisafulli, 2016; Gnaedinger y Zavattieri, 2017, 2020; Bodnar *et al.*, 2020; Zuliani y Crisafulli, 2021; Vallejos Leiz *et al.*, 2022; entre otros). Las Pinales (=Coniferales) desempeñaban un papel subordinado, siendo las familias más representativas las Taxaceae, Podocarpaceae, Araucariaceae, Cupressaceae y Cheirolepidiaceae (=Himerialleaceae), que formaban bosques monoespecíficos y mixtos

(Lutz y Arce, 2013).

La familia Cheirolepidiaceae es un grupo extinto de las coníferas mesozoicas con una amplia variedad de hábitos de crecimiento (Watson, 1988; Taylor *et al.*, 2009). De distribución cosmopolita, con representantes gondwánicos presentes desde el Triásico hasta el Paleoceno, con su acmé en el Jurásico-Cretácico (Petriella y Archangelsky, 1975; Zamuner *et al.*, 2001; Barreda *et al.*, 2012; Correa *et al.*, 2019; entre otros).

Las maderas fósiles asociadas a las Cheirolepidiaceae son *Protopodocarpoxyylon* Eckhold, *Protocupressinoxyylon* Eckhold, *Pomperaugoxyylon* Hickey, Hu y Skinner y *Brachyoxylon* Hollick y Jeffrey (Harris, 1979; Alvin *et al.*, 1981; Zhou, 1983; Hickey *et al.*, 2011; Thevenard *et al.*, 2022; entre otros).

En esta contribución, se describe e identifica sistemáticamente un fragmento de leño fósil de la Formación Hilario (Grupo Sorocayense), asignado a *Protopodocarpoxyylon*, perteneciente a Cheirolepidiaceae. El objetivo es comparar este hallazgo con otras especies, discutir su importancia estratigráfica y taxonómica, e inferir sus implicaciones paleoclimáticas.

### **Marco geológico**

En el Mesozoico temprano, a lo largo del margen occidental de Gondwana se desarrollaron varias cuencas, entre las que se incluyen las cuencas Cuyana, Ischigualasto-Villa Unión y Marayes-El Carrizal, que representan un registro del Triásico en Argentina y muestran varios elementos paleoflorísticos comunes (ver Drovandi *et al.*, 2020 y Vallejos Leiz *et al.*, 2022). Los afloramientos sedimentarios de la Cuenca Cuyana se encuentran desde la región suroeste de San Juan hasta el norte de Mendoza.

En San Juan los afloramientos se ubican en las regiones Barreal-Calingasta y Rincón Blanco. La primera región se extiende a lo largo del flanco oriental del valle del río Los Patos, y la segunda en la Sierra del

Tontal (Kokogian *et al.*, 1999). Diversos autores como Groeber y Stipanivic (1953), Baraldo y Guerstein (1984), Spalletti (1995), Barredo *et al.* (2016) denominaron Grupo Sorocayense a las sucesiones de Barreal–Calingasta.

El Grupo Sorocayense comprende dos regiones. En la región norte, en el área de Hilario, afloran las formaciones Agua de los Pajaritos, Monina, Hilario y El Alcázar (Stipanivic, 1979; Groeber y Stipanivic, 1953; Baraldo y Guerstein, 1984; Baraldo *et al.*, 1990; Barredo, 2012; Barredo *et al.*, 2016). Mientras que, en el sector sur, área de Barreal, afloran las formaciones Barreal, Cortaderita y Cepeda (Bodnar *et al.*, 2019 y referencias citadas).

La secuencia del Grupo Sorocayense se inicia con el desarrollo de abanicos aluviales y ríos entrelazados proximales que pasan a sistemas fluviales arenosos con planicies de inundación y abundante participación piroclástica que representa a la Formación Agua de los Pajaritos. Por encima, siguen espesos niveles de pelitas bituminosas, definidas por Baraldo y Guerstein (1984) como Formación Monina. Luego se continúa con depósitos fluviales caracterizados por el desarrollo de planicies aluviales espesas y amplias atravesadas por ríos sinuosos sometidos a procesos de desborde y avulsión definida como Formación Hilario. El relleno culmina con la Formación El Alcázar compuesta por una serie clástica y piroclástica de ambientes fluviales y lacustres que alternaban con depósitos de tobas de caída (Baraldo y Guerstein, 1984; Baraldo *et al.*, 1990; Barredo *et al.*, 2016; ver tabla 1 en Vallejos Leiz *et al.*, 2022).

Sobre la base de las correlaciones estratigráficas elaboradas por Spalletti *et al.* (1999) y Stipanivic (2002) la edad de la Formación Hilario correspondería al Noriano–Rético (Triásico Superior).

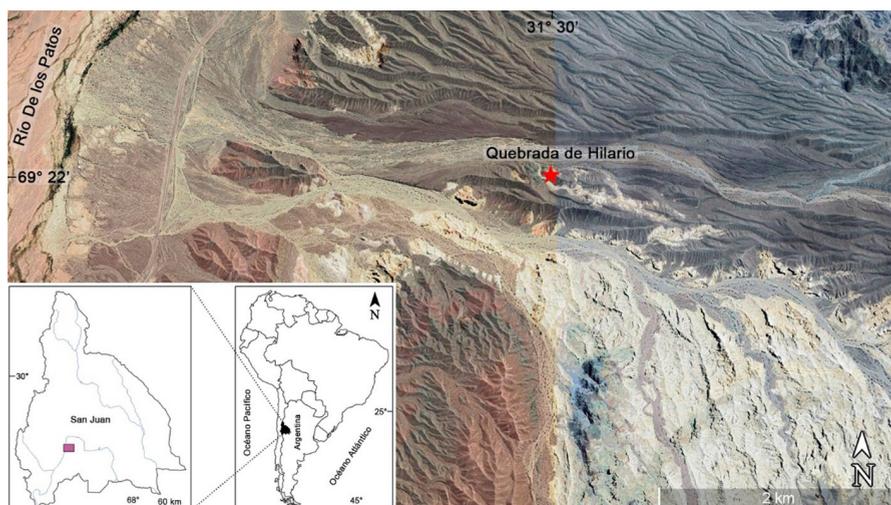
Las maderas documentadas para el Grupo Sorocayense son *Rhexoxylon* sp. de la Formación Barreal (Lutz y Herbst, 1992); *Rhexoxylon* sp., *Tranquiloxyton* sp. y *Protocircoporoxylon* sp. de la Formación El Alcázar (Ganuzá *et al.*, 1998; Drovandi *et al.*, 2016); *Rhexoxylon cortaderitaense* (Menéndez) Bodnar y *Juniperoxylon zamunerae* (Bodnar, Ruiz, Artabe, Morel y Ganuzá) Ruiz y Bodnar de la Formación Cortaderita (Bodnar, 2008; Ruiz y Bodnar, 2019) y *Protocircoporoxylon*

sp. de la Formación Monina (Drovandi *et al.*, 2020).

Para la Formación Hilario hay registros de impresiones de Equisetales (*Neocalamites carrerei* (Zeiller) Halle y *Neocalamites* sp.), y petrificaciones de Ginkgoales (*Baieroxylon cicatricum* Prasad y Lele) y Pinales (*Protophylocladoxylon hilarioense* Vallejos Leiz, Crisafulli y Gnaedinger), además de conchostracos *Estheria* sp. (Groeber y Stipanovic, 1953; Vallejos Leiz *et al.*, 2022).

## MATERIALES Y MÉTODOS

El espécimen analizado en esta contribución procede de la Formación Hilario (Triásico Superior), que aflora en la Quebrada de Hilario ( $31^{\circ}30'40.13''$  S y  $69^{\circ}22'27.87''$  O), en cercanías de la localidad homónima en la provincia de San Juan, Argentina (Figura 1). El material está silicificado, decorticado, con buena preservación de los tejidos celulares y consiste exclusivamente de xilema secundario. Se encuentra depositado en la Colección Paleontológica de la Universidad Nacional del Nordeste "Dr. Rafael Herbst", Sección Paleobotánica de Corrientes (CTES-PB), recolectado en la década de 1990 por el Dr. Rafael Herbst y colaboradores.



**Fig. 1.** Ubicación de la Quebrada de Hilario (San Juan, Argentina), sitio de procedencia del espécimen analizado.

Fue procesado de acuerdo con la metodología clásica mediante la realización de cortes transversales, longitudinales radiales, longitudinales tangenciales y pulidos con abrasivos de diferentes granulometrías hasta obtener el espesor requerido (Hass y Rowe, 1999). El mismo se estudió usando microscopía óptica (Leica DM500) y microscopía electrónica de barrido (MEB) (SEM Jeol 5800LV) de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina. Se obtuvieron al menos 30 mediciones, y se proporcionaron la media, junto con los valores de las medidas mínimas y máximas en las descripciones. Para la asignación genérica de los materiales se siguió la clave de géneros fósiles de maderas propuesta por Bamford y Philippe (2001) y Philippe y Bamford (2008). La terminología utilizada corresponde a IAWA Committee (Richter *et al.*, 2004) y Boura *et al.* (2021).

## RESULTADOS

### *Sistemática Paleontológica*

Orden Pinales Dumortier, 1829 (=Coniferales Gorozhankin, 1904)

Género *Protopodocarpoxyton* Eckhold, 1921 nom. cons. Philippe, Bamford y Zijlstra, 2002

Especie tipo. *Protopodocarpoxyton bedfordense* (Stopes) Kräusel, 1949

***Protopodocarpoxyton araucarioides*** Schultze-Motel en Müller-Stoll y Schultze-Motel, 1989

Figuras 2-3

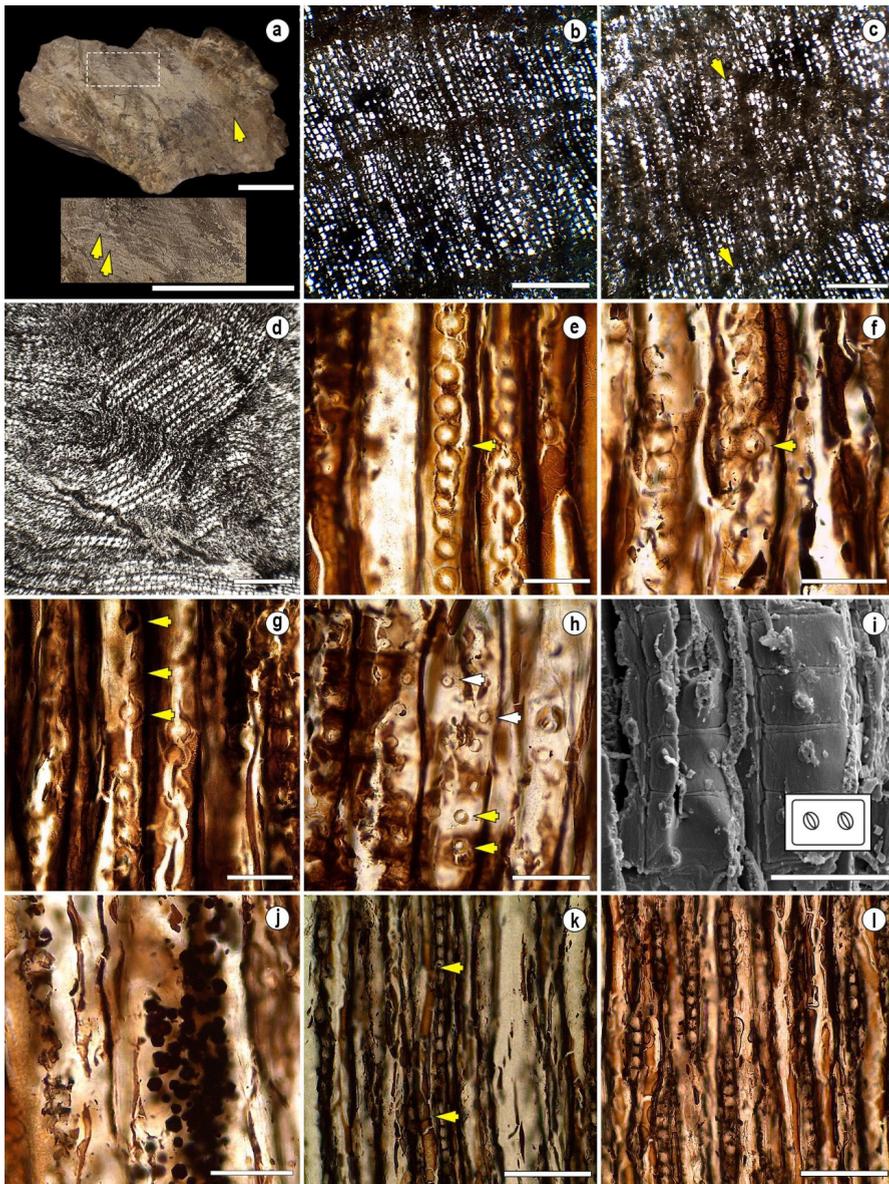
**Material estudiado.** CTES-PB 14396.

**Localidad.** Quebrada de Hilario, Provincia de San Juan, Argentina.

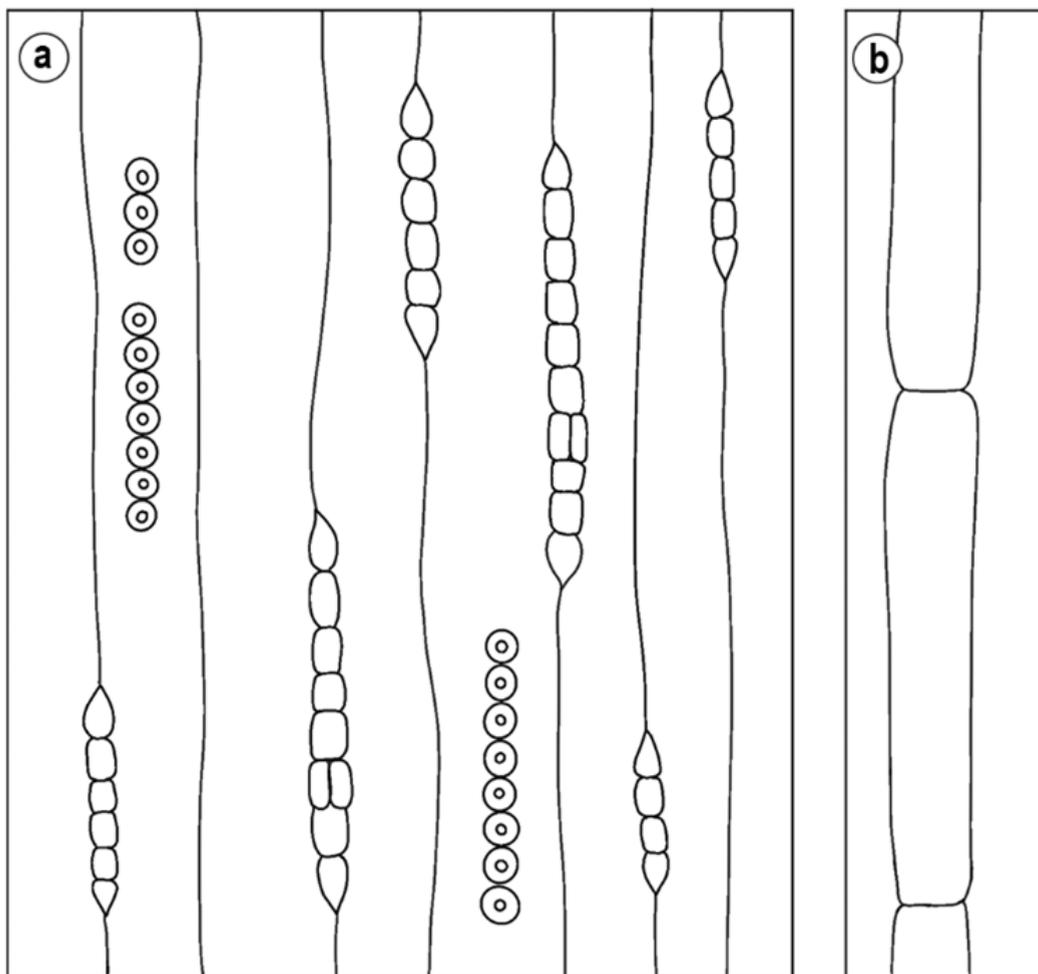
**Horizonte y edad.** Formación Hilario, Triásico superior.

**Descripción.** Fragmento de leño gimnospérmico decorticado, silicificado de color marrón claro. El mismo mide 14,3 cm de largo, 6,8 cm de diámetro menor y 9,5 cm de diámetro mayor (Fig. 2.a). Los anillos de crecimientos se observan macroscópicamente (Fig. 2a). El xilema secundario es homoxílico y picnoxílico. En **sección transversal**, los límites de anillos de crecimiento son distintos (Fig. 2b). El leño temprano consta de un promedio de 9 hileras de traqueidas (5-21) de espesor. El leño tardío cuenta con 1 a 4 filas de traqueidas (Fig. 2b). La transición de leño temprano a leño tardío

es gradual, según los criterios de Creber y Chaloner (1984). Se observan también falsos anillos (Fig. 2c). Los anillos de crecimiento claramente identificados tienen un ancho de ca. de 0,54 mm. Las traqueidas son rectangulares a poligonales. Los diámetros radiales de las traqueidas promedian 34  $\mu\text{m}$  (25–42) y los diámetros tangenciales 37  $\mu\text{m}$  (27–45). Hay un promedio de 4 traqueidas (1–6) entre radios adyacentes. En algunos sectores se observan traqueidas deformadas y dispuestas en “*shearing zones*” Erasmus (1976) y “*S-shaped linear rows*” Maheshwari (1972), producidas durante el proceso tafonómico (Fig. 2d). En **sección longitudinal radial**, las traqueidas exhiben punteaduras areoladas, circulares a aplanadas con aberturas circulares, uniseriadas (ca. de 80%) y biseriadas (ca. de 20%) en las paredes radiales. Tienen disposiciones contiguas, ca. de 75% (Fig. 2e, f); y ca. de 25 % con disposición espaciada (Fig. 2g). Las biseriadas, son opuestas o alternas (Fig. 2f). Este patrón de punteaduras radiales pertenece al tipo mixto o transicional *sensu* Eckhold (1921) o tipo braquioxiloide *sensu* Boura *et al.* (2021). Tienen 20  $\mu\text{m}$  (16–23) de alto y 17  $\mu\text{m}$  (14–25) de ancho, con aberturas de 7  $\mu\text{m}$  (6–9) de diámetro. Los campos de cruzamiento tienen de 1–2 hasta 4 punteaduras podocarpoides (*sensu* Boura *et al.*, 2021) que miden 10  $\mu\text{m}$  en diámetro (Fig. 2h–i). En algunos campos de cruzamiento, las punteaduras se asemejan a ooporos simples, probablemente originados por alteraciones durante el proceso de fosilización. Se observan cuerpos de formas circulares y poligonales dentro de las traqueidas radiales que probablemente pueden corresponder a procesos de mineralización o producidos por actividad fúngica (Fig. 2j). En **sección longitudinal tangencial**, los radios leñosos son homocelulares, mayormente uniseriados y uniseriados parcialmente biseriados de mediana altura (*sensu* IAWA, 2004). Los mismos tienen 9 (3–17, 30) células de alto (Fig. 2l). Las paredes horizontales y terminales de las células del parénquima radial son lisas. Parénquima axial presente (Fig. 2k). En las paredes tangenciales de las traqueidas se observan punteaduras uniseriadas y contiguas (Fig. 3).



**Fig. 2.** a-l. *Protopodocarpoxydon araucarioides*. CTES PB- 14396. a. Aspecto general del leño y detalle de los anillos de crecimiento (flechas). b-d. Sección transversal. b. Anillos de crecimientos distintos. c. Falsos anillos (flechas). d. Sector con “S-shape linear rows” Maheshwari (1972). e-j. Sección longitudinal radial. e. Punteaduras radiales uniseriadas contiguas. f. Punteaduras radiales uniseriadas parcialmente biseriadas opuestas (flecha). g. Punteaduras radiales espaciadas (flechas). h. Campos de cruzamiento con punteaduras podocarpoides con reborde (flechas amarillas) y sin rebordes prominentes (flechas blancas). i. Campos de cruzamiento visto en MEB, con punteaduras podocarpoides. j. Cuerpos poligonales. k-l. Sección longitudinal tangencial. k. Parénquima axial (flecha). l. Radios uniseriados. Escalas: a: 2 cm; b-d: 500  $\mu$ m; e-j: 50  $\mu$ m; k-l: 100  $\mu$ m.



**Fig. 3.** Esquema lineal de la sección longitudinal tangencial. a. Detalle de los radios y punteaduras tangenciales. b. Detalle del parénquima axial.

## DISCUSIÓN

### *Asignación genérica, comparaciones y consideraciones bioestratigráficas*

Las punteaduras radiales tipo mixtas (Grupo D) y los campos de cruzamiento podocarpoides permiten asignar este material al género *Protopodocarpoxylon* de acuerdo a la diagnosis de Eckhold (1921) y a la revisión de la nomenclatura realizada por Bamford y Philippe (2001)

y Philippe y Bamford (2008). La diagnosis de Eckhold (1921) se refiere a la presencia de “anillos anuales más o menos marcados, punteaduras de las traqueidas en varias disposiciones de transición, pero tanto *Abietineentüpfelung* como *Juniperustüpfelung* están ausentes; sin canales de resina, campos podocarpoides, parénquima axial raro” (traducido de la diagnosis original en alemán, Eckhold, 1921: 4, visto en Philippe y Bamford, 2008).

Philippe *et al.* (2002) propuso la conservación del nombre *Protopodocarpoxyton*, considerando la especie tipo a *P. bedfordense* (Stopes) Kräusel propuesta por Vogellehner en 1968 porque los sintipos *P. jurassicum* Eckhold y *P. bevillense* Eckhold no se ajustaban a la diagnosis original. El primer sintipo presenta ooporos en los campos de cruzamiento y fue transferido a *Xenoxylon* Gothan por Kräusel (1949). El segundo exhibe oculíporos araucarioides en los campos de cruzamiento siendo transferido finalmente a *Brachyoxylon* por Philippe *et al.* (2018). Cabe destacar que el carácter araucarioide de los campos de cruzamiento ya fue señalado por Vogellehner en 1968.

En las últimas décadas se han citado 31 especies de *Protopodocarpoxyton* con distribución cosmopolita, aunque con numerosos registros en el hemisferio norte. Diversas especies fueron atribuidas a otros géneros como *Brachyoxylon*, *Xenoxylon* Gothan, *Shimakuroxyton* Philippe, Boura, Oh y Pons (Kräusel, 1949; Philippe *et al.*, 2002, 2004, 2014, 2018; Oh *et al.*, 2020) y otras fueron asignadas como ejemplares dudosos por preservaciones. Las reasignaciones genéricas fueron realizadas en base a las punteaduras radiales y a los campos de cruzamiento. Así, las especies con campos de cruzamiento de tipo araucarioides fueron transferidas a *Brachyoxylon*; aquellas con tipo xenoxiloides a *Xenoxylon* y las que presentaban punteaduras radiales en las traqueidas de tipo japonicum fueron sinonimizadas a *Shimakuroxyton* (Kräusel, 1949; Philippe *et al.*, 2002, 2004, 2014, 2018;

Oh et al., 2020).

Oh et al. (2020) realizaron una tabla a partir de observaciones y reasignaciones genéricas de las especies en base a sus características anatómicas y reconocieron seis especies de *Protopodocarpoxyton* y una especie indeterminada (Tabla 1). Las mismas son *P. bedfordense* (Stopes) Kräusel; *P. fontanei* Serra; *P. araucarioides* Schultze-Motel en Müller-Stoll y Schultze-Motel; *P. schurabense* Khudayberdyev en Khudayberdyev, Gomolitzky y Lobanova; *P. pedrotti* Biondi; *P. haciniensis* García Esteban y de Palacios en García Esteban, de Palacios, Philippe, Guindeo y García Fernández y *Protopodocarpoxyton* sp. de Philippe et al. (2005), registradas en afloramientos del Mesozoico y Eoceno (Tabla 1).

El espécimen aquí descrito se ajusta con los rasgos diagnósticos distintivos de *Protopodocarpoxyton araucarioides*, en lo que se refiere a la presencia de punteaduras mixtas uni-biseriadas en las paredes radiales de las traqueidas, campos de cruzamiento podocarpoides con 1 o raramente 2 punteaduras, parénquima axial, radios homocelulares uniseriados o rara vez parcialmente biseriados y la presencia de punteaduras en las paredes tangenciales de las traqueidas (Müller-Stoll y Schultze-Motel, 1989; Oh et al., 2020).

El espécimen de Hilario se diferencia de *P. bedfordense*, en que éste solo tiene radios uniseriados, no tiene punteaduras tangenciales y solo una punteadura por campo de cruzamiento. Con respecto a *P. fontanei*, éste no presenta parénquima axial, ni punteaduras tangenciales. *P. haciniensis* y *P. schurabense* son similares al ejemplar aquí estudiado con la diferencia que no preservaron punteaduras tangenciales. La diferencia con *P. pedrotti*, es que el mismo presenta hasta seis punteaduras por campo de cruzamiento con respecto al estudiado. Philippe et al. (1995) no realizaron una descripción detallada de *Protopodocarpoxyton* sp. por lo cual no se puede establecer distinciones.

Procedentes de sedimentos del Jurásico se documentan las

especies de *P. fontainei* en Phnom-Ker en Cambodia y *P. schurabense* en Uzbekistán. De afloramientos cretácicos provienen *P. bedfordense* en Bedfordshire (Inglaterra); *P. pedrotti* hallado en Vervò en (Italia); *P. haciniensis* registrado en la Cuenca de Cameros en España y *Protopodocarpoxydon sp.* en las Islas Shetland del Sur (Antártida) (Tabla 1). La presencia de *P. araucarioides* se reconoce en los estratos del Jurásico Medio de Porta Westfalica en Alemania, Eoceno de la Península Antártida y en el Triásico de Argentina (este trabajo; Tabla 1).

El género *Protopodocarpoxydon* se considera como un representante de la familia fósil Cheirolepidiaceae (Paclt, 2011; Doweld, 2020); aunque fue relacionado con Protopinaceae y Podocarpaceae (Biondi, 1983; Bamford, 2000; Selmeier, 2002; Oh *et al.*, 2020). La anatomía xilológica de la familia es heterogénea. Los rasgos distintivos son punteaduras mixtas en las traqueidas, parénquima axial ocasional, radios homocelulares principalmente uniseriados, campos de cruzamientos podocarpoides, cupressoides o araucarioides y células con contenidos resinosos (Alvin *et al.*, 1981; Bodnar *et al.*, 2013). Antiguamente, los leños con punteaduras mixtas o intermedias en las traqueidas fueron agrupados artificialmente en Protopinaceae. Bamford *et al.* (2016) propusieron que esta familia no debe usarse en base al ICBN (Melbourne Code, McNeill *et al.*, 2012). El artículo 18.1 del mismo enuncia que una familia debe establecerse a partir de un género incluido. El género *Protopinus* (Nilsson) Bolchovitina fue publicado válidamente en 1958 y se corresponde a un grano de polen de coníferas extintas y por tanto no puede llamarse Protopinaceae para leños fósiles.

Hay escasos registros de leños de Cheirolepidiaceae en la Argentina. Se citan para el Triásico de San Juan *Protocupressinoxylon carrizalense* Correa, Bodnar, Colombi, Santi Malnis, Praderio, Martínez, Apaldetti, Fernández, Abelín y Alcober de la Formación El Carrizal, al que

se suma *Protopodocarpoxyylon araucarioides* de la Formación Hilario aquí descrito. Para el Jurásico y Cretácico de la Patagonia argentina, distintas especies de *Brachyoxyylon*: *B. currumilii* Bodnar, Escapa, Cúneo y Gnaedinger, *B. baqueroensis* Vera y Césari, *B. raritanense* Torrey y *Brachyoxyylon* sp. cf. *B. currumilii* (Bodnar et al., 2013; Vera et al., 2013; Vera y Césari, 2015; Greppi et al., 2021; Villegas et al., 2024).

Por otra parte, desde el Triásico Superior hasta el Paleoceno se han documentado granos de polen *Classopollis* (Menéndez, 1968; Volkheimer, 1968, 1972; Volkheimer y Quattrocchio, 1975; Volkheimer y Salas, 1976; Volkheimer et al., 1976, 1981; Volkheimer y Moroni, 1981; Volkheimer y Quattrocchio, 1981; González-Amicón y Volkheimer, 1982; Quattrocchio y Volkheimer, 1985; Vallati, 1995, 1996; Pramparo y Volkheimer, 1996, 1999, 2002; Quattrocchio et al., 2003; Zavattieri y Volkheimer, 2003; Martínez et al., 2008; Ottone, 2009; Guler et al., 2013; Stukins et al., 2013; Olivo et al., 2019). Del Jurásico se registraron hojas relacionadas a la familia tipo *Brachyphyllum* Brongniart (Archangelsky, 2001; Del Fueyo et al., 2007; Quattrocchio et al., 2007; Morel et al., 2011b) y conos femeninos de *Pararaucaria patagonica* (Wieland) Escapa, Rothwell, Stockey y Cúneo (Escapa et al., 2012; Greppi et al., 2021 y referencias citadas) y *Tomaxellia* Archangelsky (Archangelsky, 1968) del Cretácico de Argentina. Estos registros de Cheirolepidiaceae se extendieron en el Jurásico y Cretácico con una amplia gama de hábitats (Greppi et al., 2021; Rombola et al., 2021).

La presencia de *Protopodocarpoxyylon* en esta unidad constituye el primer registro para el Triásico de Sudamérica. Proporciona una información relevante para el Gondwana ya que permite ampliar el biocrón desde el Triásico al Eoceno. Siendo éste el registro más antiguo, permite inferir que se habría dispersado y diversificado durante el Jurásico, donde los bosques de las coníferas dominaron el paisaje global junto a las Cycadales, Ginkgoales, Bennettiales y diferentes Helechos (Anderson y Anderson, 1983).

**Tabla 1.** Comparación de los caracteres anatómicos de especies de *Protopodocarpoxylon*. Abreviaturas: P= presente; A= ausente.

Especies	Anillos de crecimiento	Parénquima axial	Radios leñosos	Punteaduras tangenciales	Punteaduras radiales	Campos de cruzamiento	Edad	Localidad	Referencias
<i>P. bedfordense</i> (Stopes) Kräusel	P	P	Uniseriados; 2 a 4 células	A	Uniseriadas, circulares, algo aplanadas y contiguas	1 oculíporo	Cretácico Inferior	Lower Greensland, Woburn. Bedfordshire (Inglaterra)	Biondi (1978); Müller-Stoll y Schultze-Motel (1989)
<i>P. fontainei</i> Serra	P	P	Uniseriados a biseriados; hasta 23 células	A	Uniseriadas, a veces biseriadas	1 o 2 oculíporos oblicuos a verticales	Jurásico	Phnom-Ker (Camboya)	Biondi (1978); Müller-Stoll y Schultze-Motel (1989)
<i>P. schurabense</i> Khudayberdyev en Khudayberdyev, Gomolitzky y Lobanova	P	P	Uniseriados, 1-30 (usualmente 3 a 8 células de altura)	A	Uniseriadas a biseriadas, alternas	1 a 2 oculíporos podocarpoides, hasta 4 en células marginales	Jurásico	Fergana (Uzbekistán)	Khudayberdyev <i>et al.</i> (1971)
<i>P. pedrottii</i> Biondi	P	A	Uniseriados, algunos localmente biseriados; 1 a 18 células	Uniseriadas, pequeñas y espaciadas	Mayormente uniseriadas circulares o aplanadas; biseriadas alternas y opuestas	1 a 6 oculíporos, regularmente 1 o 2	Cretácico Inferior	Plan de Solvèn di Vervò, Trento (Italia)	Biondi (1978)

<i>P. haciniensis</i> García Esteban y de Palacios en García Esteban, de Palacios, Philippe, Guindeo y García Fernández	A	Abundante con contenidos oscuros en las células	1-14 células	A	Uniseriadas y biseriadas contiguas ocasionalmente espaciadas	1 a 4 oculíporos	Cretácico Inferior	Burgos, Cuenca de Cameros (España)	García Esteban <i>et al.</i> (2016)
<i>P. araucarioides</i> Schultze-Motel en Müller-Stoll y Schultze-Motel	P	P	Uniseriados o rara vez parcialmente biseriados, 1 a 14 células; 1-10 células; 3-17,30 células	Uniseriadas y biseriadas	Uniseriadas contiguas y espaciadas; biseriadas, alternas, opuestas o subopuestas	oculíporos podocarpoides o algo cupressoides; 1, 2, raramente 3,4	Triásico Superior; Jurásico Medio; Jurásico Superior; Eoceno	Hilario, San Juan (Argentina); Porta Westfalica, (Alemania); Isla Rey Jorge, (Península Antártida)	Este trabajo; Müller-Stoll y Schultze-Motel (1989); Oh <i>et al.</i> (2020)

### *Consideraciones paleoclimáticas*

La presencia de límites distintos de anillos de crecimiento indica estacionalidad climática. En el leño estudiado se distinguen leños tardíos estrechos compuestos por unas pocas filas de células indicando una estacionalidad propia de climas subtropicales a tropicales (Creber, 1977; Creber y Chaloner, 1984; Brison *et al.*, 2001). Dada la clasificación realizada por Creber y Chaloner, visto en Brison *et al.* (2001), los anillos analizados corresponden al tipo "E". Esto significa que el árbol atravesó por temporadas de crecimiento relativamente uniformes, pero con un evento terminal, que representa un cese o retraso de la actividad del cambium. Según Brison *et al.* (2001), este tipo de anillo solo pueden ser desarrollados por géneros como *Protopodocarpoxyton* o *Cupressinoxylon* (Göppert) Gothan.

Esto concuerda con el paleoclima tipo estacional inferido para el centro-oeste de Argentina en el Triásico Superior (Colombi y Parrish, 2008; Greppi *et al.*, 2021). Estos datos se ajustan con lo expuesto por Vallejos Leiz *et al.* (2022), concluyendo que, *Baieroxylon cicatricum*, *Protophyllocladoxyton hilarioense* y *Protopodocarpoxyton araucarioides*, componentes de la xiloflora de Hilario, crecieron en un clima subtropical húmedo, estacionalmente seco y cercano a un sistema fluvial con llanuras inundables y ambientes palustres.

El espécimen presenta anillos falsos compuestos de 1-3 filas de células y discontinuos. Estos también son llamados bandas intra-anales y se caracterizan por una transición gradual tanto en el tamaño de las células como en el grosor de las paredes celulares en ambos márgenes de la banda (Gutiérrez García, 2014; Rojas Badilla *et al.*, 2017). Las mismas son causadas por una variación momentánea de la actividad cambial durante la temporada de crecimiento (Schweingruber, 1996; Rojas Badilla *et al.*, 2017). Estas podrían ser ocasionadas por eventos como inundaciones, ataques de patógenos o insectos, sequías, disponibilidad de luz, daños por viento o fuego y/o fluctuaciones de temperatura (Creber y Chaloner, 1984; Falcon-Lang, 2003; Rojas Badilla *et al.*, 2017; Wan *et al.*, 2017; Yang

et al., 2019; Vallejos Leiz et al., 2022). De acuerdo con las características descritas del material estudiado y del paleoclima permite inferir que los falsos anillos fueron causados por sequías temporales, corroborado por los estudios sedimentológicos citados.

Por otro lado, los procesos tafonómicos afectaron a los anillos de crecimiento, ya que en varias partes del fragmento se observan “*shearing zones*” Erasmus (1976) y “*S-shaped linear rows*” Maheshwari (1972), que son procesos en los cuales los elementos xilemáticos sufrieron una gran distorsión por la acción de fuerzas de compresión e infiltración de sustancias diversas durante la sedimentación y diagénesis (Zhou y Jiang, 1994). En el primer rasgo, las traqueidas se disponen en una manera oblicua por una corta distancia. En el segundo, las traqueidas comprimidas están dispuestas en zig-zag.

## CONCLUSIONES

1. Se da a conocer el primer registro de *Protopodocarpoxyloen* para el Triásico de Gondwana y la comparación del ejemplar estudiado con otras especies del género permite su asignación a *Protopodocarpoxyloen araucarioides*, ampliando su biocrón desde el Triásico Superior al Eoceno.
2. Para el Triásico de Argentina, la familia Cheirolepidiaceae estaba representada por *Protocupressinoxylon carrizalense*. La presencia de *Protopodocarpoxyloen araucarioides* en Formación Hilario corresponde al segundo registro, lo que permite apoyar la propuesta e inferir de que esta familia se habría originado en el Triásico y diversificado en el Jurásico componiendo los bosques globales de Coníferas junto a Cycadales, Ginkgoales, Bennettitales y diferentes Helechos.
3. Este taxon se suma a la composición xiloflorística de la Formación integrada por *Baieroxylon cicatricum* (Ginkgoales),

*Protophyllocladoxylon hilarioense* (Podocarpaceae),  
*Neocalamites carrerei* y *Neocalamites sp.* (Equisetales).

4. Los anillos de crecimiento indican un clima subtropical húmedo, estacionalmente seco. Los falsos anillos de crecimiento se debieron probablemente a sequías temporales.
5. Este nuevo registro incrementa el conocimiento sobre las xilofloras del Triásico Superior del Grupo Sorocayense, situado al norte de la Cuenca Cuyana, al sudoeste de la provincia de San Juan, Argentina.

### **AGRADECIMIENTOS**

A la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste UNNE (SGCyT-UNNE) por el financiamiento del PI 2022/ F024 y a ANPCyT-FONCyT: PICT 2019-03658 y PICT-2021-GRF-TII 00155.

Las autoras hacen extensivo este agradecimiento a la dedicada labor de los revisores que contribuyeron a mejorar la calidad de este manuscrito.

### **CONFLICTO DE INTERÉS**

Los autores no poseen conflictos de interés.

### **CONTRIBUCIONES DE LOS AUTORES**

Vallejos Leiz L.: ejecución, análisis, interpretación, diseño y redacción; Gnaedinger S. y Crisafulli A.: redacción, revisión y edición.

### **REFERENCIAS**

Alvin, K.L., R.A. Spicer y J. Watson (1978). A *Classopollis*-containing male cone associated with *Pseudofrenelopsis*. *Palaeontology* 21: 847-856.

- Alvin, K.L., C.J. Fraser y R.A. Spicer (1981). Anatomy and palaeoecology of *Pseudofrenelopsis* and associated conifers in the English Wealden. *Palaeontology* 24: 759-778.
- Anderson, J.M. y H.M. Anderson (1983). *Paleoflora of Southern Africa. Molteno Formation (Triassic)*. Balkema, Rotterdam, 1: 227 p.
- Archangelsky, S. (1968). On the genus *Tomaxellia* (Coniferae) from the Lower Cretaceous of Patagonia (Argentina) and its male and female cones. *Botanical Journal of the Linnean Society* 61: 153-165.
- Archangelsky, S. (2001). *Evidences of an Early Cretaceous floristic change in Patagonia, Argentina*. VII International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, Argentina, Actas, 7: 15-19.
- Artabe, A.E., E.M. Morel y L.A. Spalletti. (2003). Caracterización de las provincias fitogeográficas triásicas del Gondwana Extratropical. *Ameghiniana* 40: 387-405.
- Artabe, A.E., E.M. Morel y D.G. Ganuza. (2007). *Las floras triásicas de la Argentina*. En: Archangelsky, S., Sánchez, T., Tonni, E.P. (Eds.), *Asociación Paleontológica Argentina Publicación Especial 11 Ameghiniana 50º Aniversario*: 75-86. Buenos Aires.
- Bamford, M. (2000). Fossil woods of Karoo age deposits in South Africa and Namibia as an aid to biostratigraphical correlation. *Journal of African Earth Sciences* 31(1): 119-132. [https://doi.org/10.1016/S0899-5362\(00\)00077-4](https://doi.org/10.1016/S0899-5362(00)00077-4)
- Bamford, M. y M. Philippe. (2001). Jurassic-Early Cretaceous Gondwanan homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and 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)
- Bamford, M.K., M. Philippe y F. Thévenard. (2016). Long overdue extinction of the Protopinaceae. *Review of Palaeobotany Palynology* 234: 25-30. <http://dx.doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.06.006>

- Baraldo, J. y P. Guerstein. (1984). *Nuevo ordenamiento estratigráfico para el Triásico de Hilario (Calingasta, San Juan)*. IX Congreso Geológico Argentino, Actas 1: 79–94.
- Baraldo, J., A. Monetta y W. Soechting. (1990). *Triásico de San Juan*. En: O. Bordonaro (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia de San Juan*. XI Congreso Geológico Argentino, Relatorio: 124–138. San Juan.
- Barreda, V.D. et al. (2012). *Cretaceous/Paleogene floral turnover in Patagonia: drop in diversity, low extinction, and a Classopollis spike*. PloS One 7: e52455. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0052455>
- Barredo, S.P. (2012). *Geodynamic and tectonostratigraphic study of a continental rift: the Triassic Cuyana Basin, Argentina*. In: E. Sharkov (ed.), *Tectonics, 99–130*. Institute of Geology of Deposits, Petrography, Mineralogy and Geochemistry RAS, Moscow.
- Barredo, S., F. Abarzúa y A. Banchig (2016). Nueva propuesta estratigráfica para el Triásico del depocentro Agua de los Pajaritos, Precordillera Occidental. Provincia De San Juan. *Acta 367 Geológica Lilloana* 28: 52–57.
- Biondi, E. (1978). *Protopodocarpoxyton pedrottii n. sp.* Rinvenuta nell' Albiano delle Alpi. Studi Trentini di scienze naturali. *Studi Trentini di Scienze Naturali, Acta Biológica* 55: 17–34.
- Biondi, E. (1983). Etude d'un bois fossile du Jurassique des Pre ´alpes italiennes: *Protopodocarpoxyton dariae nov. sp.* *Geobios* 16: 363–369.
- Bodnar, J. (2008). *Rhexoxylon cortaderitaense (Menéndez) comb. nov., a species of permineralized stems newly assigned to the Corystospermaceae, from the Triassic of Argentina*. *Alcheringa* 32 (2): 171–190. <https://doi.org/10.1080/03115510801928338>
- Bodnar, J., I. Escapa, N.R. Cúneo and S. Gnaedinger (2013). First record of conifer from the Cañadón Asfalto Formation (Early– Middle Jurassic), Chubut Province, Argentina. *Ameghiniana* 50: 227–239. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.26.04.2013.620>

- Bodnar, J., A. Iglesias, C. Colombi y J. Drovandi (2019). Stratigraphical, sedimentological and palaeofloristic characterization of the Sorocayense Group (Triassic) in Barreal depocenter, San Juan province, Argentina. *Andean Geology* 46: 567–603. <https://doi.org/10.5027/andgeoV46n3-3127>
- Bodnar, J., E.M. Morel, E. Coturel y D.G. Ganuza (2020). New plant fossil records and biostratigraphic analysis from the Uspallata Group (Triassic) at Cacheuta Hill, Cuyo Basin, west-central Argentina. *Geobios* 60: 3–27. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.26.04.2013.620>
- Boura, A., M. Bamford y M. Philippe (2021). Promoting a standardized description of fossil tracheidoxyls. *Review of Palaeobotany and Palynology* 295: 104525. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2021.104525>
- Brison, A.L., M. Philippe y F. Thevenard (2001). Are Mesozoic wood growth rings climate- induced? *Paleobiology* 27: 531–538. [http://dx.doi.org/10.1666/0094-8373\(2001\)027<3C0531:AMWGRC>3E2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1666/0094-8373(2001)027<3C0531:AMWGRC>3E2.0.CO;2)
- Colombi, C.E. y J.T. Parrish (2008). Late triassic environmental evolution in southwestern pangea: plant taphonomy of the Ischigualasto Formation. *Palaios* 23: 778–795. <http://dx.doi.org/10.2110/palo.2007.p07-101r>
- Correa, G. et al. (2019). Systematics and taphonomy of fossil woods from a new locality in the Upper Triassic Carrizal Formation of the El Gigantillo area (Marayes–El Carrizal Basin), San Juan, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 90: 94–106. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2018.11.027>
- Creber, G.T. (1977). Tree rings: a natural data storage system. *Biological Review* 52: 349–383. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1977.tb00838.x>
- Creber, G.T. y W.G. Chaloner. (1984). Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *Botanical Review* 50: 357–448. <https://doi.org/10.1007/BF02862630>

- Crisafulli, A. y R. Herbst. (2010). Leños gimnospérmicos de la Formación Llantenes (Triásico Superior), Provincia de Mendoza, Argentina. *GAEA Journal of Science* 6: 14–20. <http://dx.doi.org/10.4013/gaea.2010.61.03>
- Crisafulli, A. y R. Herbst. (2011). La Flora Triásica del Grupo El Tranquilo, provincia de Santa Cruz (Patagonia): Leños Fósiles. *Ameghiniana* 4: 275–288.
- Del Fueyo, G.M., *et al.* (2007). Biodiversidad de las paleofloras de Patagonia Austral durante el Cretácico Inferior. *Ameghiniana* 11: 101–122.
- Doweld, A.B. (2020). The controversial nomenclature of the fossil plant names *Cheirolepis*, *Cheirolepidium* and *Hirmeriella* (Cheirolepidaceae/Cheirolepidiaceae/Hirmeriellaceae). *Taxon* 69 (5): 1092–1098. <https://doi.org/10.1002/tax.12287>
- Drovandi, J.M., C.E. Colombi, J. Bodnar, Y. Ejarque, G. García, P. Santi Malnis, E. Morel y O. Alcober (2016). Evidencias preliminares de un bosque destruido por un evento volcanoclástico en el Triásico de Formación El Alcázar, Cuenca Cuyana, San Juan, Argentina. *Jornadas de 417 Geología de Precordillera 3, Acta Geológica Lilloana* 28 (Suplemento): 94–100.
- Drovandi, J.M., G.A. Correa, J. Bodnar, C.E. Colombi, E.P. Coturel y E.M. Morel (2020). A new paleofloristic assemblage from the Cuyana Basin (Agua de los Pajaritos depocenter), Argentina and its paleobiogeographic and paleoenvironmental implications. *Journal of South American Earth Sciences* 104: 102819. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102819>
- Dumortier, B.C.J. (1829). *Analyse des familles des plantes, avec l'indication des principaux genres qui s'y rattachent*. 104 pp. Casterman, Tournay.
- Eckhold, W. (1921). *Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Koniferen*. Hochschulverlag, Breslau, 4 pp.

- Erasmus, T. (1976). On the anatomy of *Dadoxylon arberi* Seward, with some remarks on the phylogenetical tendencies of its tracheids pits. *Palaeontologia Africana* 19: 127-133.
- Escapa, I.H., G.W. Rothwell, R.A. Stockey y N.R. Cúneo (2012). Seed cone anatomy of Cheirolepidiaceae (coniferales): reinterpreting *Pararaucaria patagonica* Wieland. *American Journal of Botany* 99 (6): 1058-1068. <http://dx.doi.org/10.3732/ajb.1100544>
- Falcon-Lang, H.J. (2003). Growth interruptions in silicified conifer woods from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation, Montana, USA: implications for palaeoclimate and dinosaur palaeoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 199 (3): 299-314. [https://doi.org/10.1016/S0031-0182\(03\)00539-X](https://doi.org/10.1016/S0031-0182(03)00539-X)
- Ganuza, D.G., A.B. Zamuner, A.E. Artabe y L.A Spalletti (1998). Sistemática y Paleoecología de la Flora Triásica de Hilario-Agua de Los Pajaritos (Formación El Alcázar), Provincia de San Juan, Argentina. *Ameghiniana* 35: 271-283.
- García Esteban, L., P. de Palacios, M. Philippe, A. Guindeo y F. García Fernández (2006). New xylological data and the biogeography of the Iberian Peninsula during the Early Cretaceous. *Geobios* 39: 805-816. <https://doi.org/10.1016/j.geobios.2005.09.003>
- González-Amicón, O.R. y W. Volkheimer (1982). Palinología estratigráfica del Jurásico de la sierra de Chacai Co y adyacencias (Cuenca Neuquina, República Argentina). III. Descripciones sistemáticas de los palinomorfos de la Formación Cura Niyeu (Bayociano). *Ameghiniana* 9: 165-178.
- Gorozhankin, I.N. [Gorožankin, I.N.] (1904). *Lbedfi po morfologii i sistematike arhegonialnyh rastenij*. II, Pteridophyta, I, Archispermae. 104 pp. A.I. Mamontov, Moskva.

- Gnaedinger, S. y A.M. Zavattieri (2017). First record of Voltzialean male cone (*Lutanthus*) and Podocarpacean female cone (*Rissikistrobus*) from the Late Triassic of Argentina, including new plant remains from the Paso Flores Formation. *Ameghiniana* 54: 224–246. <http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.18.10.2016.2986>
- Gnaedinger, S.C., y A.M. Zavattieri (2020). Coniferous woods from the Upper Triassic of southwestern Gondwana, Tronquimalal Group, Neuquén Basin, Mendoza Province, Argentina. *Journal of Paleontology* 94 (3): 387–416. <https://doi.org/10.1017/jpa.2020.1>
- Greppi C., R. Pujana, A. Umazano y E. Bellosi (2021). Early Cretaceous *Brachyoxylon* woods from Argentinean Patagonia and comments on the Cheirolepidiaceae distribution. *Journal of South American Earth Sciences* 106: 103050. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.103050>
- Groeber, P. y P. Stipanovic (1953). Triásico. En: P.F.C. Groeber (ed.) Mesozoico, Geografía de la República Argentina. *Sociedad Argentina de Estudios Geográficos GAEA* 2: 13–141.
- Guler, V.M., D.G. Lazo, P.J. Pazos, C.M. Borel, E.G. Ottone, R.V. Tyson, N. Cesaretti y M.B. Aguirre-Urreta (2013). Palynofacies analysis and palinology of the Agua de la Mula Member (Agridio Formation) in a sequence stratigraphy framework, Lower Cretaceous, Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 41: 65–81.
- Gutiérrez García, G. (2014). *La relación entre crecimiento y clima en árboles tropicales: un estudio dendrocronológico en la selva de los Tuxtles, Veracruz, México* (Tesis Doctoral). UNAM, México.
- Harris, W.M. (1979). *The Yorkshire Jurassic Flora*. V. Coniferales. Trustees of the British Museum, London, p. 166.

- Hass, H. y N.P. Rowe (1999). *Thin sections and wafering*. In: T.P. Jones and N.P. Rowe (eds.), *Fossil Plants and Spores: Modern Techniques*: 76–81. Geological Society, London.
- Herbst, R. y A. Crisafulli (2016). *Buckya austroamericana* nov. gen. et sp. (Bennettitales) from the Upper Triassic Laguna Colorada Formation (El Tranquilo Group), Santa Cruz Province, Argentina. *Serie Correlación Geológica* 32: 85–100.
- Hieger, T.J., R. Serbet, C.J. Harper, T.N. Taylor, E.L. Taylor y E.L. Gulbranson (2015). Cheirolepidiaceous diversity: an anatomically preserved pollen cone from the Lower Jurassic of southern Victoria Land, Antarctica. *Review of Palaeobotany and Palynology* 220: 78–87. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2015.05.003>
- Khudayberdyev, R., N. P. Gomolitzky y A.V. Lobanova (1971). Material for the Jurassic flora of southern Fergana. *Paleobotanika Uzbekistana* 2: 3–61. [in Russian].
- Kokogían, D.A., L.A. Spalletti, E. Morel, A.E. Artabe, R.N. Martinez, O.A. Alcóber, J.P. Milana, A.M. Zavattieri y O.H. Papú (1999). *Los depósitos continentales triásicos*. En: R. Caminos [eds.], *Geología Regional Argentina* 377–398. Secretaría de Estado de Minería de la Nación, Buenos Aires.
- Kräusel, R. (1949). Die fossilen Konifern-Hölzer (Unter Ausschluß von *Araucarioxylon Kraus*). I: Versuch einer monographischen Darstellung. *Palaeontographica* 62: 185–284.
- Lutz, A. y F. Arce (2013). Paleoflora de la Formación Carrizal (Triásico medio-superior), provincia de San Juan, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 453–462.
- Maheshwari, H. (1972). Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica* 203: 1–82.

- Martínez, M.A., M.B. Prámparo, M.E. Quattrochio y C.A. Zavala (2008). Depositacional environments and hydrocarbon potential of the Middle Jurassic Los Molles Formation, Neuquen Basin, Argentina: palynofacies and organic geochemical data. *Revista Geológica de Chile* 35: 279–305.
- McNeill, J. *et al.* (2012). *International Code of Nomenclature for Algae, Fungi, and Plants Melbourne Code*) Adopted by the Eighteenth International Botanical Congress Melbourne, Australia, July 2011. A.R.G. Gantner Verlag KG, Rugell.
- Menéndez, C.A. (1968). Estudio palinológico del Jurásico Medio de Picún Leufú, Neuquén. *Ameghiniana* 5: 379–405.
- Morel, E.M., A.E. Artabe y L.A. Spalletti (2003). Triassic floras of Argentina: biostratigraphy, floristic events and comparison with other areas of Gondwana and Laurasia. *Alcheringa* 27: 231–243. <http://dx.doi.org/10.1080/03115518.2003.10384472>
- Morel, E.M., A.E. Artabe, D. Ganuzay y A. Zúñiga. (2011a). La paleoflora triásica del Cerro Cacheuta, provincia de Mendoza. Petriellales, Cycadales, Ginkgoales, Voltziales, Coniferales, Gnetales y Gimnospermas *Incertae Sedis*. *Ameghiniana* 48: 520–540. [http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.v48i4\(376\)](http://dx.doi.org/10.5710/AMGH.v48i4(376))
- Morel, E.M., A.E. Artabe, L.C.A. Martínez, A. Zúñiga y D.G. Ganuza. (2011b). *Megafloras mesozoicas*. VIII Congreso Geológico Argentino 573–578. Neuquén, Argentina.
- Müller-Stoll, W. R. y J. Schultze-Motel (1989). Gymnospermen-Hölzer des deutschen Jura. Teil 2: die protopinoiden Hölzer. *Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft* 140: 53–71. <https://doi.org/10.1127/zdgg/140/1989/53>
- Oh, C. *et al.* (2020). New fossil woods from Lower Cenozoic volcano-sedimentary rocks of the Fildes Peninsula, King George Island, and the implications for the Trans-Antarctic Peninsula Eocene climatic gradient. *Papers in Palaeontology* 6 (1) :1–29. <http://dx.doi.org/10.1002/spp2.1256>

- Olivo, M.S., C. Rombolá, V.S. Perez Loinaze y D. Kietzmann (2019). Integrated sedimentological and palynological analysis from Early Cretaceous estuarine deposits in the southern-central Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 92: 246–264. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2019.02.022>
- Ottone, E.G. (2009). La flora cretácica de Cuenca Neuquina, su significado paleoambiental y paleoclimático. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 65: 373–386.
- Paclt, J. (2011). Proposal to conserve the name Cheirolepidaceae (fossil Coniferales). *Taxon* 60(4): 1219. <http://dx.doi.org/10.1002/tax.591036>
- Petriella, B. y S. Archangelsky (1975). Vegetación y ambiente en el Paleoceno de Chubut. *I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Tucumán, Argentina. Acta* 2: 257–270.
- Philippe, M. y M.K Bamford (2008). A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology* 148: 184–207. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2007.09.004>
- Philippe, M., T. Torres, G. Barale y F. Thévenard (1995). President Head, Snow Island, South Shetland, a key-point for Antarctica Mesozoic palaeobotany. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 321: 1055–1061.
- Philippe, M., M. Bamford y G. Zijlstra (2002). Proposal to conserve the name *Protopodocarpoxyylon* (Fossil, Gymnospermae, Coniferales) with a conserved type. *Taxon* 51: 207–208. <http://dx.doi.org/10.2307/1554992>
- Philippe, M., M. Bamford, S. McLoughlin, L.S.R. Alves, H.J. Falcon-Lang, S. Gnaedinger, E.G. Ottone, M. Pole, A. Rajanikanth, R.E. Shoemaker, T. Torres y A. Zamuner (2004). Biogeographic analysis of Jurassic–Early Cretaceous wood assemblages from Gondwana. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 141–173.

- Philippe, M., A. Boura, C. Oh y D. Pons (2014). *Shimakuroxylon* a new homoxylous Mesozoic wood genus from Asia, with palaeogeographical and palaeoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 204: 18–26.
- Philippe, M., M. Rioult, J.-Ph. Rioult y F. Thévenard (2018). A reappraisal of Lignier's Mesozoic fossil wood collection: ages, nomenclature and taxonomy. *Review of Palaeobotany and Palynology* 252: 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2018.02.001>
- Prámparo, M.B. y W. Volkheimer (1996). *Datos palinológicos de la Formación Agrío, Cretácico Inferior, en el Cerro de la Parva, Neuquén, Argentina. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de Explotación de Hidrocarburos Actas* 5: 69–73. Buenos Aires, Argentina.
- Prámparo, M.B. y W. Volkheimer (1999). Palinología del Miembro Avilé (Formación Agrío, Cretácico Inferior) en el cerro de la Parva, Neuquén. *Ameghiniana* 36: 217–227.
- Prámparo, M.B. y W. Volkheimer (2002). Nuevos hallazgos de palinomorfos en la Formación La Amarga, Miembro Bañados de Caichigüe, Cuenca Neuquina sudoriental, Argentina. *Ameghiniana* 39: 395–404.
- Quattrocchio, M. y W. Volkheimer (1985). Estudio palinológico del Berriasiano en la localidad Mallín Quemado, provincia de Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 21: 187–204.
- Quattrocchio, M., M.A. Martínez, V.M. García y C.A. Zabala (2003). Palinoestratigrafía del Tithoniano–Hauteriviano del Centro-Oeste de la Cuenca Neuquina, Argentina. *Revista Española de Micropaleontología* 35: 51–74.
- Quattrocchio, M., M.A. Martínez y W. Volkheimer (2007). Las floras jurásicas de la Argentina. *Ameghiniana* 11: 87–100.
- Richter, H.G., D. Grosser, I. Heinz y P.E. Gasson (2004). International Association of Wood Anatomists list of microscopic features for softwood identification. *IAWA Journal* 25: 1–70.

- Rojas-Badilla, M., C. Álvarez, G. Velásquez-Álvarez, M. Hadad, C. Le Quesne y D. Christie (2017). Anomalías anatómicas en los anillos de crecimiento anuales de *Austrocedrus chilensis* en el límite norte de su distribución en Chile central. *Gayana Botanica* 74 (2): 269-281. <http://dx.doi.org/10.4067/S0717-66432017000200269>
- Rombola, C.F. et al. (2022). *Brachyoxyylon* fossil woods with the traumatic resin canals from the Late Cretaceous Cerro Fortaleza Formation, southern Patagonia (Santa Cruz Province, Argentina). *Cretaceous Research* 130: 105065. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105065>
- Ruiz, D.P. y J. Bodnar (2019). The oldest record of *Juniperoxyylon*, a cupressaceous fossil wood from the Middle Triassic of Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica* 64: 481-488. <https://doi.org/10.4202/app.00597.2019>
- Schweingruber, F.H. (1996). *Tree Rings and environment, Dendroecology*. Swiss Federal 571 Institute for Forest, Snow, and Landscape Research, Birmensdorf. 609 pp.
- Selmeier, A. (2002). *Protopodocarpoxyylon jungii* n. sp., ein verkieseltes Gymnospermen-Holz aus dem mittleren Keuper von Krassolzheim in Franken, Süddeutschland. *Naturewissenschaftliche Zeitschrift für Niederbayern* 32: 133-146.
- Spalletti, L. (1995). Los sistemas de acumulación fluviales y lacustres del Triásico de la región occidental de la Precordillera sanjuanina, República Argentina (resumen). *Actas II Reunión del Triásico del Cono Sur*. 27-28. Bahía Blanca.
- Spalletti, L., A. Artabe, E. Morel y M. Brea, (1999). Biozonación paleoflorística y cronoestratigrafía del Triásico Argentino. *Ameghiniana* 36: 419-451.
- Stipanovic, P.N. (1979). *El Triásico del valle del Río de Los Patos (provincia de San Juan)*. En: J.C.M. Turner (ed.), *Geología Regional Argentina*: 695-744. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba.

- Stipanivic, P.N. (2002). *Triásico*. En: P. Stipanivic por C. Marsicano (eds.), *Léxico Estratigráfico de la Argentina*, Vol. VIII. 379 pp. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires.
- Stukins, S., D.W. Jolley, D. Mclroy y A.J. Hartley (2013). Middle Jurassic vegetation dynamics from allochthonous palynological assemblages: An example from a marginal marine depositional setting; Lajas Formation, Neuquén Basin, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 392: 117-127. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.09.002>
- Taylor, T.N., E.L. Taylor y M. Krings (2009). *Paleobotany: the Biology and Evolution of Fossil Plants*. Academic Press, Amsterdam, p. 1088.
- Thevenard, F., O. Chernomoretz, J. Moreau, D. Neraudeau y M. Philippe (2022). A review of the Hirmeriellaceae (Cheirolepidiaceae) wood. *IAWA Journal* 43 (4): 428-447. <https://doi.org/10.1163/22941932-bja10099>
- Vallati, P. (1995). *Una microflora con Afropollis (polen de angiosperma) en el Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina*. VI Congreso de Paleontología y Bioestratigrafía Actas: 277-290. Chubut, Argentina.
- Vallati, P. (1996). *Palinología de la "Arenisca Rincón" (Grupo Huitrín-Rayoso). Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina*. XIII Congreso Geológico Argentino y III Congreso de 599 Explotación de Hidrocarburos Actas 5: 77-92. Buenos Aires, Argentina.
- Vallejos Leiz, L., A. Crisafulli y S. Gnaedinger (2022). New records of Late Triassic wood from Argentina and their biostratigraphic, paleoclimatic, and paleoecological implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 67(2): 329-340. <https://doi.org/10.4202/app.00939.2021>
- Vera, E.I. y S.N. Césari (2015). New species of conifer wood from the Baqueró Group (early Cretaceous) of Patagonia. *Ameghiniana* 52: 468-471. <https://doi.org/10.5710/AMGH.23.06.2015.2853>

- Vera, E.I., V.S. Perez Loinaze, M. Llorens, M. Paez y M.G. Passalía (2019). Fossil woods with coniferalean affinities from the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian) Puntudo Chico Formation, Chubut Province, Argentina. *Cretaceous Research* 99: 321–333. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2019.01.022>
- Villegas P., A.M. Umazano, J.M. Krause y M. Brea (2024). Campanian conifer woods from Estancia La Aurora, Cañadón Asfalto Basin, Patagonia Argentina. *Cretaceous Research* 154(8): 105737. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105737>
- Volkheimer, W. (1968). Esporas y granos de polen del Jurásico de Neuquén (República Argentina). I. Descripciones sistemáticas. *Ameghiniana* 5: 333–370.
- Volkheimer, W. (1972). Estudio palinológico de un carbón caloviano de Neuquén y consideraciones sobre los paleoclimas jurásicos de la Argentina. *Ameghiniana* 6: 101–157.
- Volkheimer, W. y M. Quattrocchio (1975). Palinología estratigráfica del Titoniano (Formación Vaca Muerta) en el área de Caichigüe (Cuenca Neuquina). *Ameghiniana* 12: 193–241.
- Volkheimer, W. y A. Salas (1976). Estudio palinológico de la Formación Huitrín, Cretácico de la Cuenca Neuquina, en su localidad tipo. *VI Congreso Geológico Argentino Actas* 1: 433–456. Buenos Aires, Argentina.
- Volkheimer, W. y A.M. Moroni (1981). Datos palinológicos de la Formación Auquenco, Jurásico Superior de la Cuenca Neuquina, Argentina. *VIII Congreso Geológico Argentino Actas* 4: 795–812. San Luis, Argentina.
- Volkheimer, W., M. Quattrocchio, A. Salas y E. Sepúlveda (1976). Caracterización palinológica de formaciones del Jurásico Superior y Cretácico Inferior de la Cuenca Neuquina (República Argentina). *VI Congreso Geológico Argentino, Actas* 1: 593–608. Buenos Aires, Argentina.

- Volkheimer, W., M. Caccavari y O. González Amicón (1981). Estudio palinológico de estratos liásicos en el borde austral de la Cuenca Neuquina. *VIII Congreso Geológico Argentino Actas 4*: 777-793. San Luis, Argentina.
- Wan, M.L., W. Yang, L.J. Liu y J. Wang (2017). *Ductoagathoxylon jimsarensis* gen. nov. et sp. nov., a gymnospermous stem from the Wuchiapingian (upper Permian) Wutonggou Formation in the Junggar Basin, northern Bogda Mountains, northwestern China. *Review of Palaeobotany and Palynology* 241: 13-25. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2017.02.004>
- Watson, J. (1988). The Cheirolepidiaceae. In: Beck, C.B. (Ed.), *Origin and Evolution of Gymnosperms*. Columbia University Press, New York, pp. 382-447.
- Yang, Y. et al. (2019). *Xuanweioxylon damogouense* sp. nov., a gymnosperm stem from the Lopingian (late Permian) of southwestern China and its systematic and paleoecological implications. *Review of Palaeobotany and Palynology* 269: 94-103. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2019.06.012>
- Zamuner, A.B., A.M. Zavattieri, A.E. Artabe y E.M. Morel (2001). *Paleobotánica*. En: Artabe, A.E., E.M. Morel, A.B. Zamuner (Eds.), *El Sistema Triásico de Argentina*. Fundación Museo de La Plata "Francisco Pascasio Moreno", La Plata, pp. 143-184.
- Zavattieri, A.M. y W. Volkheimer (2003). Palynostratigraphy and paleoenvironments of Early Jurassic strata (Nestares Formation) in northern Patagonia, Argentina. Part 1. Terrestrial species. *Ameghiniana* 40: 545-558.
- Zhou, Z. (1983). A heterophyllous conifer from the Cretaceous of east China. *Palaeontology* 26: 789-811.
- Zhou, Y. y X.M. Jiang (1994). *Wood Anatomy and Ultrastructure of Gymnospermous Woods in China*. China Forestry Press, Beijing, p. 632pp [in Chinese].

Zuliani, P.A. y A. Crisafulli (2021). *Estudios xilotafoflorísticos de la Formación Llantenes, Triásico Superior de Mendoza, Argentina*. *Revista del Museo Argentino Ciencias Naturales* 23: 81–10.