

Pesquisas em Geociências

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias>

**Método de estudo paleoanatômico aplicado à taxonomia de lenhos
gimnospérmicos gondvânicos (Paleozóico Superior)**

Sheila Merlotti

Pesquisas em Geociências, 38 (1): 29-53, jan./abr., 2011.

Versão online disponível em:

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/article/view/23834>

Publicado por

Instituto de Geociências



Portal de Periódicos
UFRGS

UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL

Informações Adicionais

Email: pesquisas@ufrgs.br

Políticas: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/editorialPolicies#openAccessPolicy>

Submissão: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#onlineSubmissions>

Diretrizes: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#authorGuidelines>

Data de publicação - jan./abr., 2011.

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Método de estudo paleoanatômico aplicado à taxonomia de lenhos gimnospérmicos gondvânicos (Paleozóico Superior)

Sheila MERLOTTI

Departamento de Botânica, CCB, UFSC, Campus Universitário, Trindade. CEP: 88040-900, Florianópolis, SC, Brasil.
E-mail: sheilamerlotti@hotmail.com.

Recebido em 09/2010. Aceito para publicação em 01/2011.
Versão online publicada em 17/10/2011 (www.pesquisasemgeociencias.ufrgs.br)

À Dra. Diana Mussa (1932-2007),
in memoriam,
pela simplicidade e grandiosidade de sua obra.

Resumo - A terminologia utilizada no estudo paleoanatômico de lenhos gimnospérmicos, oriundos do Carbonífero e Permiano do Gondwana, se caracteriza pela imprecisão de critérios com respeito à seleção das características de valor taxonômico. Neste aspecto, salienta-se ainda maior negligência em relação à medula, do que às outras unidades que compõem o eustelo caulinar, e a ausência de uniformidade nomenclatural na paleoanatomia dos xilemas primário e secundário. Tais procedimentos têm conduzido a elaboração de descrições genéricas e específicas incompletas, a dificuldade na comparação entre os espécimes e, muitas vezes, a um posicionamento taxonômico inadequado dos mesmos. Visando a definição dos aspectos de valor taxonômico e a padronização da terminologia, é aqui apresentada uma metodologia de estudo baseada na proposição e discussão dos caracteres anatômicos dos corpos medular e lenhoso utilizados na diferenciação inter-*taxa* em lenhos gimnospérmicos gondvânicos. Notas sobre a anatomia das demais unidades do eustelo caulinar, adjacentes ao xilema secundário, e ilustrações dos táxons que exibem os caracteres considerados são também apresentadas.

Palavras-chave - Paleoanatomia; taxonomia; lenhos gondvânicos; gimnospermas; metodologia.

Abstract - METHOD OF PALEOANATOMICAL STUDY APPLIED TO THE TAXONOMY OF GONDWANA GYMnosPERMOUS WOODS (UPPER PALEOZOIC). The terminology used in the paleoanatomical study of gymnospermous woods, proceeding from Carboniferous and Permian of Gondwana, is characterized by vagueness of criteria regarding the selection of the characteristics of taxonomic value. In this regard, a greater negligence is comparatively emphasized in relation to the pith than the other units that composed the stem and the lack of uniformity in the nomenclature used in primary and secondary xylem paleoanatomy. Such procedures have led to elaboration of incomplete generic and specific descriptions, to the difficulty of comparison between the specimens and, often, to the inadequate taxonomic. Thus, aiming at the definition of the features of taxonomic value and the standardization of terminology, a methodology based on proposition and discussion of the anatomical characteristics of the pith and primary and secondary xylem used to inter-*taxa* differentiation of the Gondwana gymnospermous woods is presented. Notes about the anatomy of the other units of stem, neighboring the secondary xylem, and illustrations of *taxa* that exhibit the characters considered are also presented.

Keywords - Paleoanatomy; taxonomy; Gondwana woods; gymnosperms; methodology.

1. Introdução

Como pontuado por Philippe & Bamford (2008, p. 185), ... *a taxonomia e a nomenclatura dos lenhos fósseis, baseada principalmente na literatura pré-1930, é um pesadelo*. Esta situação, familiar a todos os paleoanatomistas sistematas dedicados ao estudo de lenhos, se deve, como salientado pelos autores, ao grande número de designações feitas sem uma ampla e profunda avaliação prévia da literatura e à contingência dos processos de fossilização, que, frequentemente, mascaram ou destroem alguns traços anatômicos dos espécimes. Mas existem outros aspectos problemáticos que, inquestionavelmente, ultrapassam o período pré-1930, se estendendo até a atualidade, como o des- caso às características de valor taxonômico presentes nos lenhos fósseis, especialmente os do Paleozóico Superior, e a falta, em trabalhos mais recentes, da descrição da medula e do xilema primário. Adicionalmente são caracterizados de forma imprecisa importantes caracteres do xilema se-

ção, que, frequentemente, mascaram ou destroem alguns traços anatômicos dos espécimes. Mas existem outros aspectos problemáticos que, inquestionavelmente, ultrapassam o período pré-1930, se estendendo até a atualidade, como o des- caso às características de valor taxonômico presentes nos lenhos fósseis, especialmente os do Paleozóico Superior, e a falta, em trabalhos mais recentes, da descrição da medula e do xilema primário. Adicionalmente são caracterizados de forma imprecisa importantes caracteres do xilema se-

cundário, como o tipo de pontoações radiais dos traqueídeos, a natureza, o número de séries e a estrutura das paredes radiais e tangenciais dos raios lenhosos e, sobretudo, o tipo de pontoações dos campos de cruzamento, o principal caráter de diferenciação intergenérica.

O problema se agrava quando a descrição de detalhes anatômicos essenciais não é acompanhada de ilustrações, ou quando estas são incompatíveis com os detalhes descritos. Como resultado, um grande número de espécies existentes na literatura não pode ser utilizado nas comparações pelo caráter incompleto das descrições e diagnoses, levando a inserções taxonômicas inadequadas.

Em relação aos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, observa-se que a medula, principal unidade anatômica do eustelo, é valorizada a partir das pesquisas de Kräusel (1956), Kräusel & Dolianiti (1958) e Kräusel *et al.* (1961), ainda é negligenciada por muitos autores, provável herança dos trabalhos pioneiros e influentes de Endlicher (1847) e Kraus (1870, *in* Schimper, 1870) quando da descrição, respectivamente, dos gêneros *Dadoxylon* e *Araucarioxylon*. O xilema secundário, cujo destaque, a partir da segunda metade do século XIX, é creditado aos mesmos autores, tem recebido, até o presente um tratamento também destituído de rigor quanto à definição de alguns caracteres de valor taxonômico (Lepekhina, 1972; Maheshwari, 1972; Prasad, 1982; Mussa, 1986a,b; Pant & Singh, 1987; Pires & Guerra-Sommer, 2004; Merlotti & Kurzawe, 2006).

Deste modo, considerando-se que a fixação de traços na descrição dos espécimes lenhosos é absolutamente necessária para uma correta identificação, apresenta-se uma proposição metodológica de estudo paleoanatômico visando minimizar o estado aflitivo em que se encontra a taxonomia dos lenhos gimnospérmicos gondvânicos.

2. Materiais e métodos

Para a realização deste trabalho foi feita a revisão bibliográfica da literatura clássica pós-1950 nos aspectos referentes à taxonomia dos lenhos gimnospérmicos identificados para o Carbonífero e Permiano e para aqueles do Mesozóico da Província Gondvânica.

A terminologia dos caracteres anatômicos da medula e dos xilemas primário e secundário empregada pelos autores nas descrições genéricas

e específicas dos lenhos gondvânicos (Kräusel, 1956; Kräusel & Dolianiti, 1958; Kräusel *et al.*, 1961; Maheshwari, 1972; Mussa, 1982, 1986a,b; Bamford & Philippe, 2001; Philippe & Bamford, 2008), foi confrontada entre si e com a terminologia utilizada em anatomia moderna (Metcalf & Chalk, 1979; Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000) e, especificamente, na das gimnospermas (Coniferales) recentes (Phillips, 1948; Greguss, 1955; IAWA Committee, 2004). Após, procedeu-se a avaliação crítica das mesmas e o estabelecimento dos caracteres anatômicos taxonomicamente importantes para a diferenciação dos táxons do Paleozóico Superior.

As ilustrações apresentadas (Figs. 1 a 8), referentes aos caracteres anatômicos de diferenciação inter-*taxa*, são fotomicrografias originais das espécies descritas pela autora (Monteiro, 1979, 1989; Merlotti, 1994, 1998a,b, 1999, 2000, 2002), e reproduções de fotomicrografias contidas nas publicações originais. Em virtude da originalidade das primeiras, não são citadas fontes bibliográficas nas legendas. Naquelas extraídas de Kräusel (1950), Kräusel & Dolianiti (1958) e Mussa (1958) foram mantidas as escalas gráficas originais diante da impossibilidade de conversão das mesmas em micrômetros.

3. Caracteres anatômicos de diferenciação inter-*taxa*

3.1. Medula

Em virtude da grande freqüência de frações lenhosas de tipo gimnospérmico compostas apenas por xilema secundário nos depósitos gondvânicos, os lenhos medulados e, por extensão, os caracteres anatômicos da região medular, têm sido negligenciados por muitos paleobotânicos que utilizam a paleoanatomia para fins taxonômicos. Dentre estes, destacam-se Lepekhina & Yatsenko-Khmelevsky (1966), Lepekhina (1972), Maheshwari (1972) e Prasad (1982, 1986), que atribuem valor diagnóstico apenas aos caracteres anatômicos dos xilemas primário e secundário. Lepekhina & Yatsenko-Khmelevsky (1966) indicam, inclusive, que a taxonomia de lenhos paleozóicos deveria basear-se apenas nos caracteres do xilema secundário, por este ser mais freqüente entre os fósseis e pela maior constância estrutural do tecido lenhoso. Entretanto, inúmeros autores salientaram a pre-

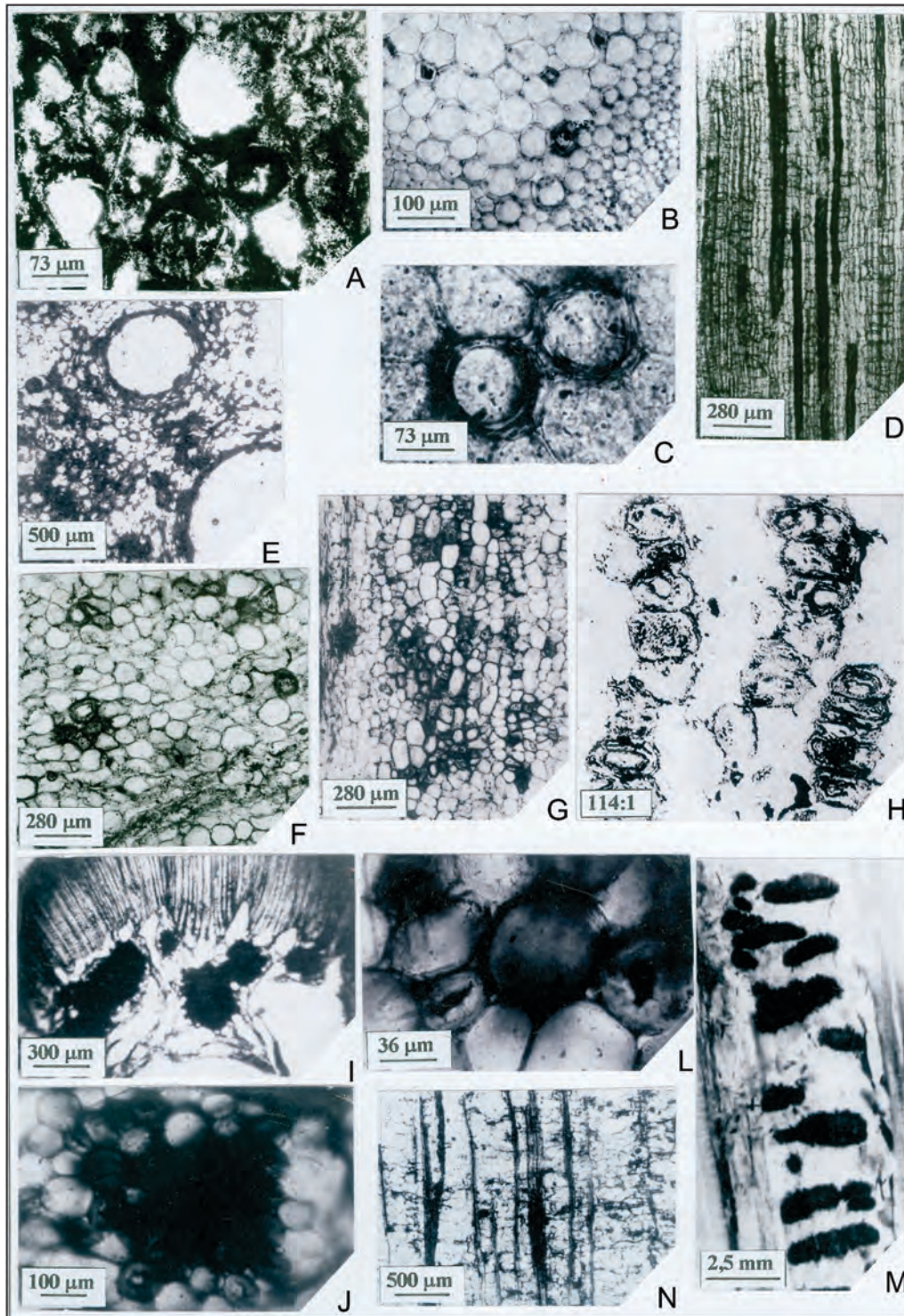


Figura 1. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Aterradoxylon solidum* Merlotti, 1999. Medula heterocelular, em seção transversal, evidenciando as cavidades secretoras dispersas no tecido parenquimático. B, C, D: *Ductosole-noxylon guerrae* Merlotti, 2002. Medula heterocelular, em seção transversal, mostrando as células secretoras dispersas isoladas e em grupos no tecido parenquimático, no aspecto geral (B) e em detalhe (C), e em seção longitudinal radial, mostrando os ductos secretores com conteúdo escuro (D). E: *Solenobrasilioxylon irinei* Mussa, 1978b. Medula heterocelular, em seção transversal, destacando os canais secretores (extraído de Mussa, 1978b, est. 2, fig. 7). F, G: *Mussaeoxylon seclusum* Merlotti, 1998b. Medula heterocelular, em seções transversal e longitudinal radial, respectivamente, mostrando as células esclerenquimáticas isoladas e em grupos no tecido parenquimático. H: *Parataxopitys americana* Maniero, 1951. Medula heterocelular, em seção longitudinal radial, mostrando as células esclerenquimáticas dispostas em séries verticalizadas (extraído de Kräusel & Dolianiti, 1958, est. 16, fig. 3). I, J, L: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2002. Medula heterocelular, em seção transversal, mostrando os ninhos globóides de braquiesclereídeos com células secretoras associadas, no aspecto geral (I) e em detalhe (L, L). M: *Austroscleromedulloxylon geraldinii* Mussa, 1986b. Medula heterocelular, em seção longitudinal radial, destacando as plataformas horizontalizadas de braquiesclereídeos (extraído de Mussa, 1982, est. 43, fig. 2). N: *Solenobrasilioxylon irinei* Mussa, 1978b. Medula heterocelular, em seção longitudinal radial, mostrando as fibras esclerenquimáticas verticalizadas unitárias ou em feixes (extraído de Mussa, 1978b, est. 2, fig. 8).

sença de diferenças anatômicas medulares significativas no eustelo de gimnospermas atuais (e.g. Bertrand, 1874; Rothert, 1899; Jeffrey, 1912; Kubart, 1924; Steinbock, 1926; Doyle & Doyle, 1948; Chamberlain, 1965; Greguss, 1972) e fósseis (Kräusel, 1928, 1956; Kräusel & Dolianiti, 1958; Kräusel *et al.*, 1961; Surange & Maithy, 1962; Maheshwari, 1967; Mussa, 1982, 1986a,b; Pant & Singh, 1987), evidenciando sua importância nas determinações sistemáticas. De forma pontual, Bangert & Bamford (2001) salientam ainda que a medula, de caracteres de arranjo variável quando comparada com a estrutura conservativa do xilema secundário, representa a principal unidade taxonômica do eustelo, sendo determinante na definição de táxons e na diferenciação intergenérica. Apesar disto, os caracteres medulares não permitem, por si só, precisar a taxonomia, sendo necessária a análise integrada de todos os caracteres presentes no eustelo do caule, uma vez que a aplicação exclusiva ou da anatomia do corpo medular, ou do corpo lenhoso conduz, invariavelmente, a uma nomenclatura complexa, confusa e artificial.

Entre as características medulares capazes de permitir a diferenciação intergenérica estão sua composição, natureza e contorno, sendo seu tamanho apenas de valor descritivo.

3.1.1. Composição da medula

A medula é, em geral, constituída de parênquima, podendo ser **homocelular** ou **heterocelular**. A primeira é composta apenas por células parenquimáticas, iguais na forma e na função. A medula heterocelular, mais freqüente nos lenhos gimnospermicos gondvânicos, possui células parenquimáticas e outros tipos celulares originados de sua especialização, diferentes em forma e em função, como as células secretoras e esclerenquimáticas (idioblastos), especialmente visíveis em seções longitudinais radiais. O sistema secretor encontra-se representado por cavidades secretoras dispersas (Fig. 1A), células secretoras dispersas isoladas ou em grupos (Fig. 1B-C) e/ou organizadas em ductos, frequentemente com conteúdo escuro (Fig. 1D), e/ou canais secretores (Fig. 1E). O sistema esclerenquimático ocorre, em meio ao tecido parenquimático, sob a forma de células isoladas ou em grupos (Fig. 1F-G), em séries verticalizadas (Fig. 1H), em ninhos globóides de braquiesclereídeos, comumente associados à células secretoras (Fig. 1I-L), em plataformas horizontalizadas

de braquiesclereídeos (Fig. 1M) ou, mais raramente, como fibras esclerenquimáticas verticalizadas unitárias ou reunidas em feixes (Fig. 1N). Os sistemas secretor e esclerenquimático possuem alto valor diagnóstico por sua configuração peculiar em cada táxon.

Os termos “homogênea” e “heterogênea” para a medula foram introduzidos por Gris (1872) para distinguir, respectivamente, a medula composta por células ativas e por células com cristais (região perimedular), daquela formada por células ativas e inertes (região central). Posteriormente, Metcalfe (1979) denominou de heterogênea a medula composta pela mistura de células vivas e inertes, independente das regiões perimedular e central. Em paleoanatomia, entretanto, tais expressões têm sido indevidamente empregadas por diferentes autores (e.g. Kräusel, 1962; Kräusel *et al.*, 1961; Maheshwari, 1965, 1967, 1972; Prasad, 1982, 1986; Prasad & Chandra, 1980; Bajpai & Singh, 1986) na descrição de medulas exclusivamente parenquimáticas (homocelulares) e de medulas que apresentam idioblastos (heterocelulares), razão pela qual estas terminologias devem ser abandonadas.

3.1.2. Natureza da medula

A medula, quanto a sua natureza, é classificada em **maciça**, **lacunosa-diafragmada** e **solenóide**, com as últimas incluindo eustelos de medulas maciças e lacunosas-diafragmadas.

A medula **maciça** forma uma coluna central compacta de tecido parenquimático, com ou sem idioblastos e destituída de lacunas e/ou diafragmas. A expressão “sólida” (não septada), frequentemente citada na literatura (e.g. Surange & Maithy, 1962, 1963; Agashe & Chitnis, 1971; Kulkarni *et al.*, 1971; Pant & Singh, 1987) não deve ser utilizada em substituição à maciça em virtude de sua aceitação material.

A medula **lacunosa-diafragmada** (*sensu* Mussa, 1986b) se caracteriza pela presença de lacunas (espaços, cavidades aéreas) e diafragmas (tecido interlacunas = septos) consecutivos. As lacunas, em vista longitudinal radial, podem ser regulares, quando apresentam disposição horizontalizada (Fig. 2A) ou verticalizada (Fig. 2B), ou irregulares, quando sem forma definida de organização (Fig. 2C). Em vista transversal no corpo medular, tanto as lacunas regulares como as irregulares podem se apresentar radialmente dispostas

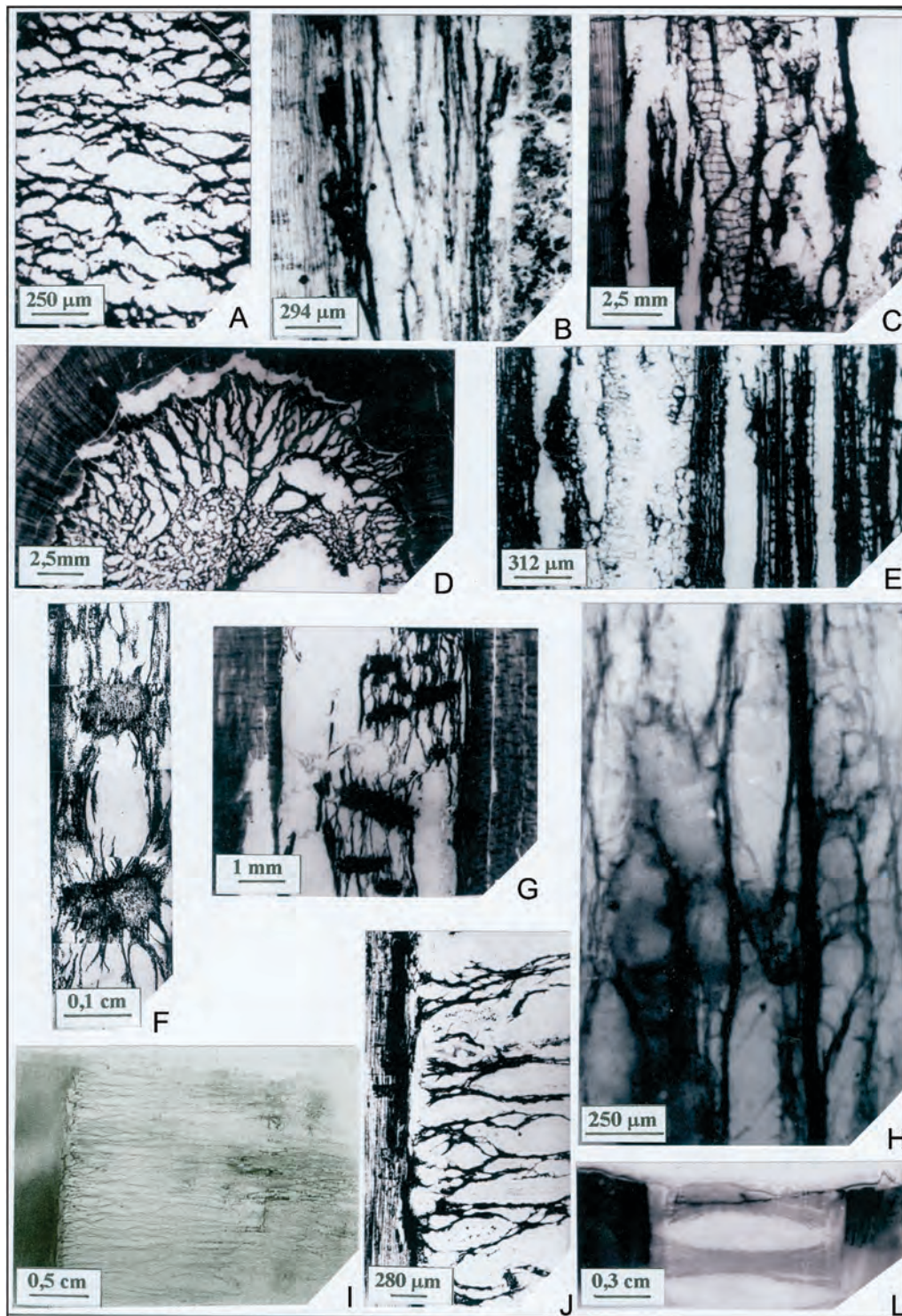


Figura 2. Ilustrações dos caracteres anômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Paulistoxylon inflatum* Mussa, 1986b. Medula lacunosa-diafragmada, em seção longitudinal radial, mostrando as lacunas de disposição horizontalizada (extraído de Mussa, 1982, est. 45, fig. 3). B: *Atlanticoxylon marginatum* in Mussa, 1982. Medula lacunosa diafragmada, em seção longitudinal radial, mostrando as lacunas de disposição verticalizada (extraído de Mussa, 1982, est. 53, fig. 1). C, D: *Polysolenoxylon manieiroi* Mussa, 1986a. Medula lacunosa-diafragmada, em seções longitudinal radial e transversal, respectivamente, mostrando as lacunas de disposição desordenada (extraído de Mussa, 1982, est. 51, figs. 3 e 2). E: *Piracicaboxylon agrestinum* Mussa, 1986a. Medula lacunosa-diafragmada, em seção longitudinal radial, mostrando os diafragmas compostos por fibras esclerenquimáticas verticalizadas (extraído de Mussa, 1982, est. 50, fig. 1). F: *Septomedulloxylon sclerotica* Merlotti, 2002. Medula lacunosa-diafragmada, em seção longitudinal radial, mostrando as lacunas e diafragmas verticalizados interceptados por ninhos globóides de braquiesclereídeos. G: *Austroscleromedulloxylon tabulatum* Mussa, 1986a. Medula lacunosa-diafragmada, em seção longitudinal radial, mostrando as lacunas e diafragmas verticalizados interceptados por plataformas horizontalizadas de braquiesclereídeos (extraído de Mussa, 1982, est. 47, fig. 4). H: *Petalopitys surangei* Mussa, 1986a. Medula maciça a lacunosa-diafragmada, em seção longitudinal radial (extraído de Mussa, 1982, est. 63, fig. 4). I, J: *Retemedulloxylon refertum* Merlotti, 1998a. Medula multidiscoidal, em seção longitudinal radial, no aspecto geral (I) e em detalhe (J), respectivamente. L: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Medula discoidal, em seção longitudinal radial.

ou de modo desordenado (Fig. 2D). Os diafragmas, em vista longitudinal radial, se intercalam com as lacunas, obedecendo ou não a disposição das mesmas, e são compostos primariamente por células parenquimáticas e secundariamente por estas e por células secretoras ou esclerenquimáticas. Mais raramente, podem ser compostos por fibras esclerenquimáticas verticalizadas (Fig. 2E). Ninhos globóides (Fig. 2F) ou plataformas horizontalizadas de braquiesclereídeos (Fig. 2G) podem interceptar lacunas e diafragmas verticalizados.

Deste modo, a caracterização do padrão lacunoso-diafragmado da medula é só passível de ser definido pela observação de seções longitudinais radiais, que podem revelar uma medula totalmente lacunosa-diafragmada ou em estágio transicional, isto é, maciça a lacunosa-diafragmada (Fig. 2H). A presença de lacunas horizontalizadas diminutas produzindo, em conjunto com os diafragmas, um aspecto semelhante às malhas de uma rede, caracteriza a medula denominada multidiscoidal (Fig. 2I-J), enquanto o representado por lacunas amplas tipifica a medula discoidal (discóide, Holms, 1921; Fig. 2L).

Como em formas modernas de Coniferales, Cicadales e Ginkgoales, o modo de lacunarização, com base na presença ou ausência de meatos intercelulares (Foster, 1938, 1941), é também um importante traço de diferenciação intergenérica entre os lenhos gimnospérmicos gondvânicos. Devido ao alto valor diagnóstico deste caráter, é ainda importante destacar que estas lacunas diferem das produzidas por degradação celular, mostrando disposição programática, visível em todos os níveis do caule. As resultantes da degradação são de disposição caótica e correspondem a espaços amorfos, sem significado taxonômico (Mussa, 1986b; Merlotti, 2002, 2009).

A medula **solenóide** (*sensu* Kräusel, 1956; Kräusel & Dolianiti, 1958), também denominada canalosa (Mussa, 1986a), apresenta um sistema de secreção especializado representado por canais secretores classificados, quanto à origem, em resiníferos ou mucilaginosos. Conforme salientado, entre os lenhos gimnospérmicos gondvânicos é comum a associação de lacunas e diafragmas ao sistema secretor, caracterizando as medulas lacunosas-diafragmadas e solenóides.

Os canais resiníferos são espaços intercelulares resultantes da separação (esquisogenia) das células e, portanto, dotados de epitélio de revestimento (Fig. 3A), enquanto os canais mucilaginosos

são limitados por células parcialmente desintegradas, uma vez que resultam do preenchimento das células por mucilagem, que as leva à degeneração (lisigenia, Fig. 3B-C) (Metcalf & Chalk, 1979; Trachtenberg & Fahn, 1981; Mauseth, 1988; Esau, 2000). Em virtude da grande variabilidade que apresenta quanto à origem e disposição no corpo medular, o sistema de canais secretores se constitui em importante traço de diferenciação intergenérica, magnificando a importância de uma observação detalhada de suas células limitantes, especialmente em vista transversal, capaz de assegurar a correta identificação de sua origem. Em geral, a presença de canais resiníferos e/ou mucilaginosos é exclusiva de cada táxon, e se dispõem segundo um sistema composto pelos seguintes padrões de organização: i) um grande canal central vertical único (Fig. 3D-E); ii) canais periféricos menores (Fig. 3F), que podem ou não apresentar conexão radial horizontal entre si; iii) canais exclusivamente periféricos (Fig. 3G); e, além destes, iv) canais dispersos.

O sistema de secreção, em geral, é composto por canais de mesma origem, mas, em casos mais raros, pode haver a combinação de canais de distintas origens, quando o central será mucilaginoso e os periféricos do tipo resinífero (Fig. 3H). Para Fahn (1985), em plantas modernas existe uma relação entre o sistema secretor e a filotaxia, um aspecto comum aos lenhos gimnospérmicos do Gondwana, onde também há a participação deste sistema na formação de traços foliares ou de ramos. Nos fósseis, o canal central pode emitir, respectivamente, ramos horizontais radiais e lobulações petali-formes em direção à periferia medular, onde se esboçam traços simples e/ou múltiplos.

3.1.3. Contorno da medula

As medulas são, em geral, de contorno circular em vista transversal, mas graças ao achatamento sofrido pelos fragmentos lenhosos durante o processo de fossilização podem também assumir formas elípticas ou, mais raramente, margens de aspecto estelar (Fig. 3I), lobulado, variando de levemente lobulado (Fig. 3J), tri e tetralobulado (Fig. 3L), e serreado (Fig. M). Este último resulta da presença de expansões aciculares do xilema primário dirigidas para o interior da medula.

3.1.4. Tamanho da medula

A medula é mensurada em vista transversal.

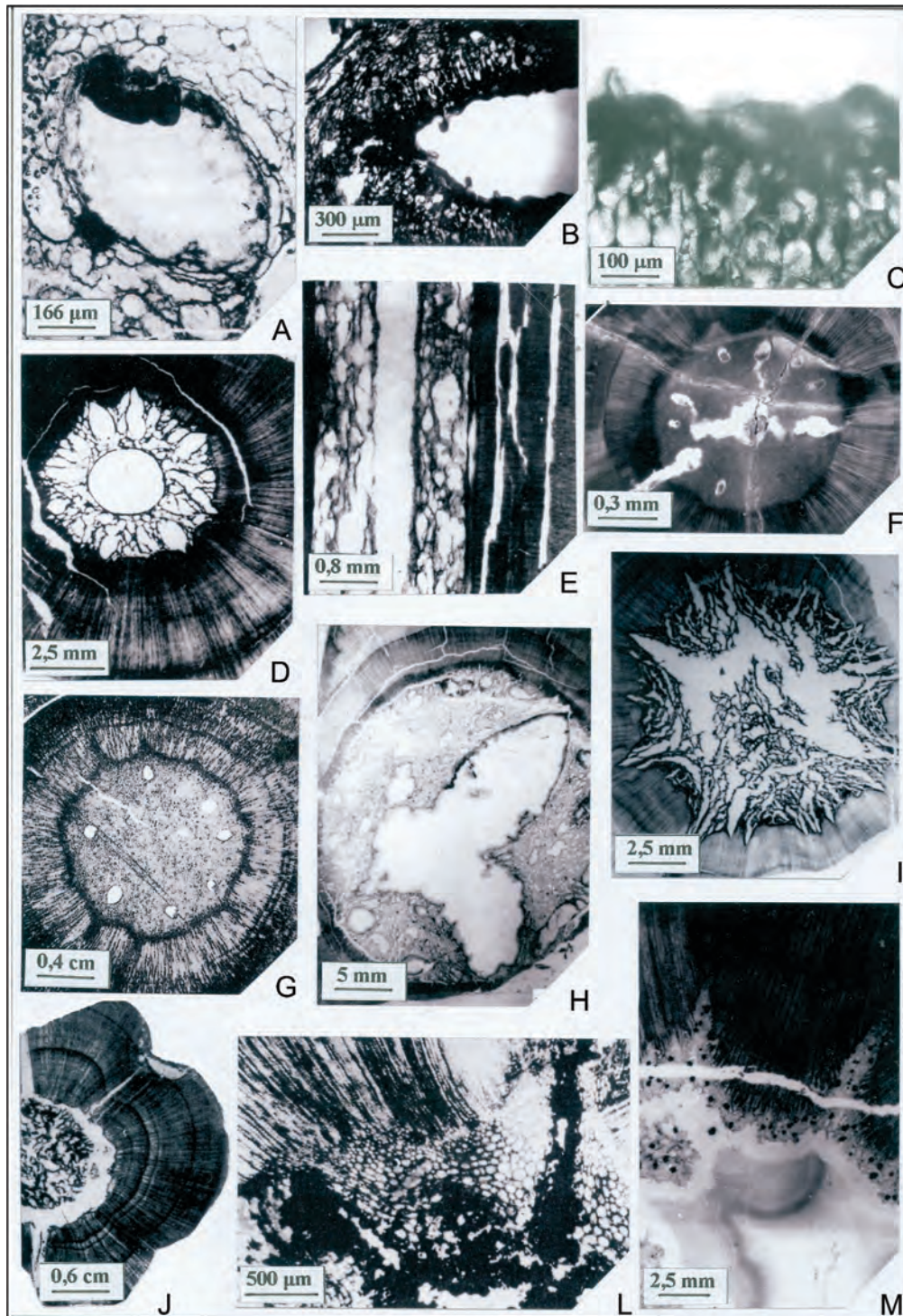


Figura 3. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Petalopitys scleriornata* Mussa, 1986a. Medula solenóide, em seção transversal, destacando um canal secretor resinífero periférico (extraído de Mussa, 1986a, est. 6, fig. 52). B, C: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Medula solenóide, em seção transversal, mostrando o canal secretor mucilaginoso central vertical, no aspecto geral (B) e em detalhe (C). D, E: *Atlanticoxylon foraminatum* Mussa, 1986a. Medula solenóide, em seções transversal e longitudinal radial, respectivamente, mostrando o grande canal secretor resinífero central único e vertical (extraído de Mussa, 1982, est. 57, fig. 3; est. 58, fig. 2). F: *Ductosolenoxylon guerrae* Merlotti, 2002. Medula solenóide, em seção transversal, destacando o sistema de canais secretores mucilaginosos, central e periféricos. G: *Solenopitys paulistana* Kräusel & Dolianiti, 1958. Medula solenóide, em seção transversal, mostrando o sistema de canais secretores resiníferos periféricos (extraído de Kräusel & Dolianiti, 1958, est. 18, fig. 14). H: *Petalopitys surangei* Mussa, 1986a. Medula solenóide, em seção transversal, mostrando o canal secretor mucilaginoso central e os canais secretores resiníferos periféricos (extraído de Mussa, 1982, est. 61, fig. 1). I: *Piracicaboxylon agrestinum* Mussa, 1986a. Seção transversal destacando o contorno estelar da medula (extraído de Mussa, 1982, est. 49, fig. 1). J: *Paulistoxylon inflatum* Mussa, 1986a. Seção transversal mostrando, parcialmente, o contorno levemente lobulado da medula (extraído de Mussa, 1986a, est. 1, fig. 8). L: *Catarinapitys bittancourtii* Mussa, 1986a. Seção transversal mostrando, parcialmente, o contorno tetralobulado da medula (extraído de Mussa, 1986a, est. 1, fig. 1). M: *Brasilestiloxyton piracicabense* Mussa, 1978b. Seção transversal mostrando, parcialmente, o contorno serreado da medula (extraído de Mussa, 1982, est. 30, fig. 1).

Segundo Mussa (1982), é considerada grande quando possui diâmetro superior a 1 cm; média, quando este varia entre 1 a 0,5 cm, e pequena quando é inferior a 0,5 cm. Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos a medula é, em geral, grande a média. A medula situa-se, em geral, centralmente em rela-

ção ao plano axial do caule, quando é denominada cêntrica, e apresenta duas regiões, a periférica ou perimedular, e a central.

Os caracteres anatômicos utilizados para a diferenciação intergenérica e na descrição das medulas estão sumarizados no quadro 1.

Quadro 1. Caracteres anatômicos da medula de diferenciação intergenérica e de valor descritivo.

Caracteres anatômicos	Diferenciação intergenérica		Valor descritivo
Composição	Homocelular		
	Heterocelular	Sistema secretor - cavidades, células isoladas ou em grupos, ductos, canais => filotaxia	
		Sistema esclerenquimático - células isoladas ou em grupos, séries verticalizadas, braquiesclereí-tideo (ninhos, plataformas horizontalizadas), fibras verticalizadas	
Natureza	Maciça		
	Lacunoso - diafragmada	Lacunas - regulares horizontalizadas (multidiscoidal, discoidal), verticalizadas, irregulares. Diafragmas - horizontalizados, verticalizados; células parequimáticas, secretoras, esclerenquimáticas; fibras esclerenquimáticas verticalizadas	
	Maciça a lacunosa - diafragmada (transicional)		
	Solenóide	Canais secretores resiníferos e/ou mucilagi-nosos - central, periféricos, dispersos => conexão radial horizontal	
Contorno	Circular Estelar Lobulado Serreado		
Tamanho			Grande; Médio; Pequeno

3.2. Xilema primário

O xilema primário, como a medula, é frequentemente degradado durante o processo de fossilização. Quando presente, entretanto, encerra características de grande valor diagnóstico na diferenciação intergenérica dos lenhos gimnospérmicos gondvânicos. Seu emprego limitado na taxonomia das plantas atuais contrasta, assim, com sua ampla utilização em estudos taxonômicos das formas fósseis.

3.2.1. Orientação da diferenciação dos elementos vasculares ou traqueídeos

É a principal característica anatômica do xilema primário, observada principalmente em seções transversais, onde o mesmo é representado pelo protoxilema, com desenvolvimento precoce e composto por células, em geral, menores, e pelo

metaxilema, com desenvolvimento tardio e constituído por células maiores. A individualização do proto e do metaxilema é, no entanto, de difícil delimitação, sendo em geral feita por aproximação (Metcalf, 1979; Mauseth, 1988; Dickson, 2000; Esau, 2000). Com base na direção de maturação do metaxilema a partir do protoxilema, o xilema primário é classificado como: i) **endárqueo**, quando o protoxilema situa-se próximo à medula e a diferenciação do metaxilema é centrífuga, como no caule das angiospermas; ii) **mesárqueo**, quando o protoxilema ocupa uma posição mais central, sendo a diferenciação do metaxilema centrífuga, e centrípeta em relação ao protoxilema, uma situação prevalente nos rizomas dos fetos e partes florais das angiospermas (Dickson, 2000); iii) **exárqueo**, quando o protoxilema ocupa a posição mais periférica do sistema vascular e o metaxilema diferencia-se de modo centrípeta, como nas raízes das angiospermas (Metcalf, 1979; Fahn, 1985; Mauseth,

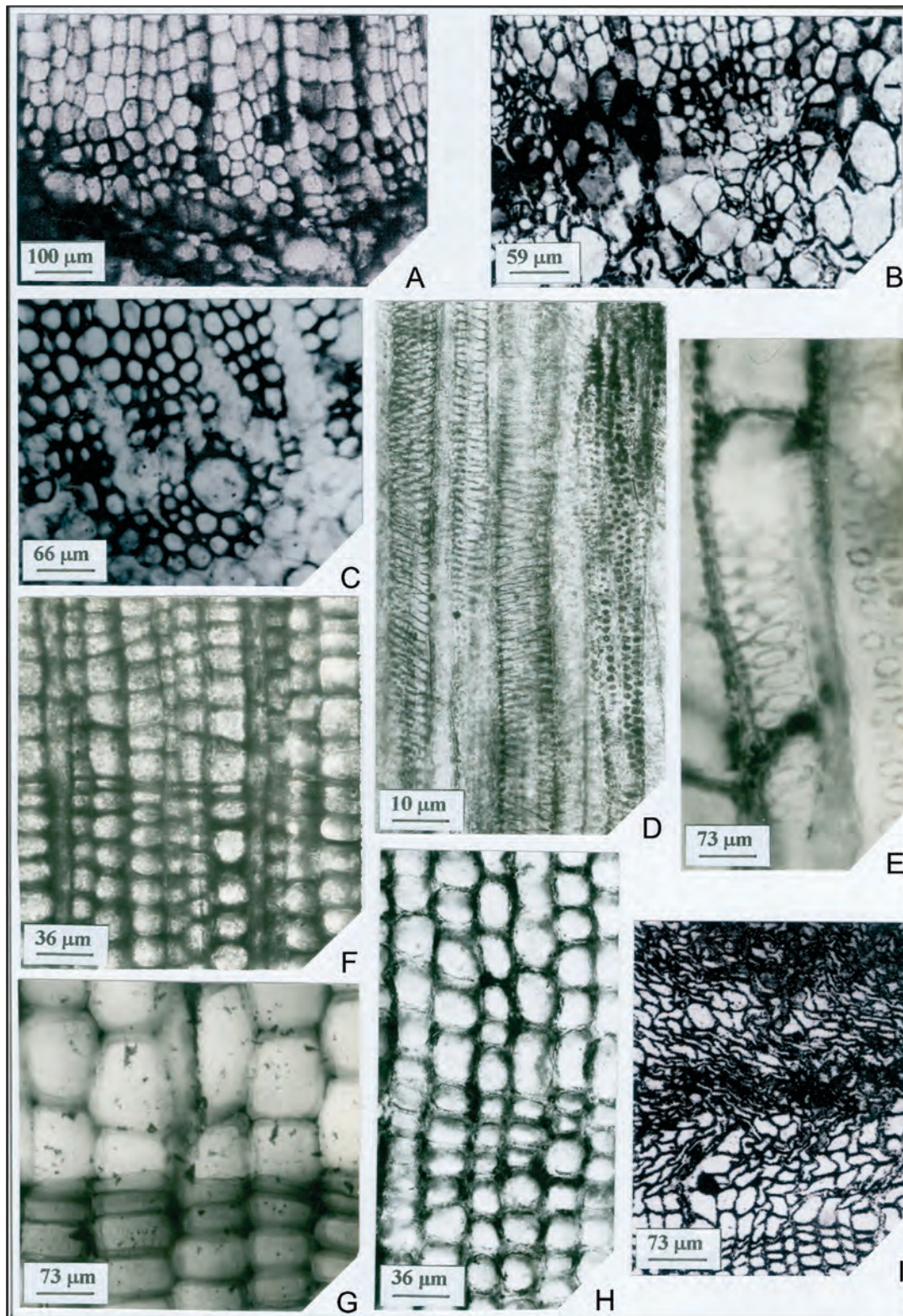


Figura 4. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Detalhe, em seção transversal, do xilema primário endárqueo. B: *Taxopitys jollyi* in Mussa, 1978b. Detalhe, em seção transversal, do xilema primário mesárqueo (extraído de Mussa, 1982, est. 38, fig. 1). C: *Solenopitys picturata* Mussa, 1986a. Detalhe, em seção trasversal, do xilema primário mesárqueo e endárqueo (extraído de Mussa, 1982, est. 74, fig. 4). D: *Retemedulloxylon refertum* Merlotti, 1998a. Aspecto geral do xilema primário, em seção longitudinal radial, mostrando os espessamentos escalariformes e reticulados gradando para pontoados. E: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Detalhe do xilema primário, em seção longitudinal radial, destacando os espessamentos reticulados gradando para pontoados. F: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Xilema secundário, em seção transversal, mostrando um anel de crescimento claramente demarcado. G: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Xilema secundário, em seção transversal, mostrando, em detalhe, o caráter da figura anterior. H: *Retemedulloxylon refertum* Merlotti, 1998a. Xilema secundário, em seção transversal, mostrando um anel de crescimento fracamente demarcado. I: *Aterradoxylon solidum* Merlotti, 1999. Xilema secundário, em seção transversal, mostrando um anel de crescimento distinto e um falso anel de aspecto distorcido.

1988; Dickison, 2000; Esau, 2000). O xilema primário é endárqueo (Fig. 4A) e, mais raramente, mesárqueo (Fig. 4B), tanto em formas fósseis gondvânicas (Mussa, 1978a, 1982) como nas gimnospermas atuais (Fahn, 1985); o último é observado, principalmente, no caule das progimnospermas e pteridospermales (Stewart & Rothwell, 1993). Mas Mussa (1978a, 1982) salienta, apropriadamente, que as configurações existentes no corpo vascular primário dos caules dos lenhos gimnospérmicos gondvânicos não se restringem apenas aos tipos endárqueo ou mesárqueo, indicando um terceiro tipo de disposição, denominado **transicional** ou **meso-endárqueo** (Fig. 4C).

Outro aspecto importante é o fato de, na literatura de língua portuguesa e espanhola, terem sido utilizados, indiscriminadamente, os sufixos “arco” (e.g. Dohms, 1976; Guerra-Sommer, 1978; Costa-Pessôa, 1985, Crisafulli, 2001; Crisafulli & Lutz, 2000; Crisafulli & Herbst, 2008; Lutz *et al.*, 2003) e “árquico” (Guerra, 1975, 1976; Guerra-Sommer, 1977a,b; Mussa, 1978a,b, 1980) para a classificação do xilema primário, quando o termo mais adequado seria *endarco*, mais amplamente empregado e citado em glossários (Font Quer, 1953; Ferri *et al.*, 1981) e na bibliografia especializada (Fahn, 1985; Esau, 2000) de ambos os idiomas. Considerando-se, no entanto, a grafia na literatura internacional, *endarch* (ingl.) e *endarche* (fr., al., ital.), seria preferível optar pela utilização da

expressão endárqueo (gr. *end(o)* = no interior; *arquia* = comando; Koogan & Houaiss, 2000), por ser a tradução mais exata e adotada na literatura nacional, a partir dos anos 80 (Mussa, 1982, 1986a,b; Monteiro, 1989; Merlotti, 1998a,b, 1999, 2002, 2009). Por extensão, opta-se aqui pelo emprego das expressões “mesárqueo e endárqueo” para denominar o xilema primário de tipo transicional, tendo em vista que os dois tipos de xilema primário ocorrem de forma isolada no mesmo espécime e não justaposta como o termo “meso-endárqueo” sugere.

3.2.2. Espessamentos das paredes secundárias dos traqueídeos

Aspecto importante na distinção interespecífica, estes espessamentos são observados somente em seções longitudinais tangenciais e radiais. Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos podem ser de todos os tipos morfológicos: anelares, espiralados, escalariformes, reticulados e pontoados (Fig. 4D-E). Entretanto, como assinalado por Fahn (1985) e Esau (2000) em formas atuais de traqueófitas, nem todos estão presentes no xilema primário, e tipos intermediários, resultantes da gradação de um tipo para outro, podem ocorrer.

Os caracteres anatômicos do xilema primário de diferenciação intergenérica e interespecífica estão sumarizados no quadro 2.

Quadro 2. Caracteres anatômicos do xilema primário de diferenciação intergenérica e interespecífica.

Caracteres anatômicos	Diferenciação intergenérica	Diferenciação interespecífica
Protoxilema	Endárqueo; Mesárqueo; Mesárqueo e endárqueo (transicional)	
Espessamentos dos traqueídeos		Anelares; Espiralados; Escalariformes; Reticulados; Pontoados

3.3. Xilema secundário

Os fragmentos de xilema secundário constituem a porção do eustelo melhor representada no registro fóssilífero, por sua maior resistência aos processos de degradação e fossilização.

Nos lenhos gimnospérmicos tanto atuais, como entre os fósseis gondvânicos, o xilema secundário compõe-se, basicamente, de elementos traqueais, os **traqueídeos**, orientados axialmente, lignificados e imperfurados, e pelas células parenquimáticas constituintes dos **raios lenhosos**, que

se orientam radialmente em forma de faixa ou fita e, transversalmente, dividem o xilema secundário em setores. As células parenquimáticas podem, também, ser alinhadas axialmente compondo o parênquima axial (Metcalf, 1979; IAWA Committee, 2004).

Esta uniformidade na composição do xilema secundário caracteriza os denominados **lenhos homoxílicos**, que contrastam com o das angiospermas (dicotiledôneas arbóreas), que é composto por vasos e traqueídeos, uma ou mais categorias de fibras, raios lenhosos de um ou mais tipos, e abun-

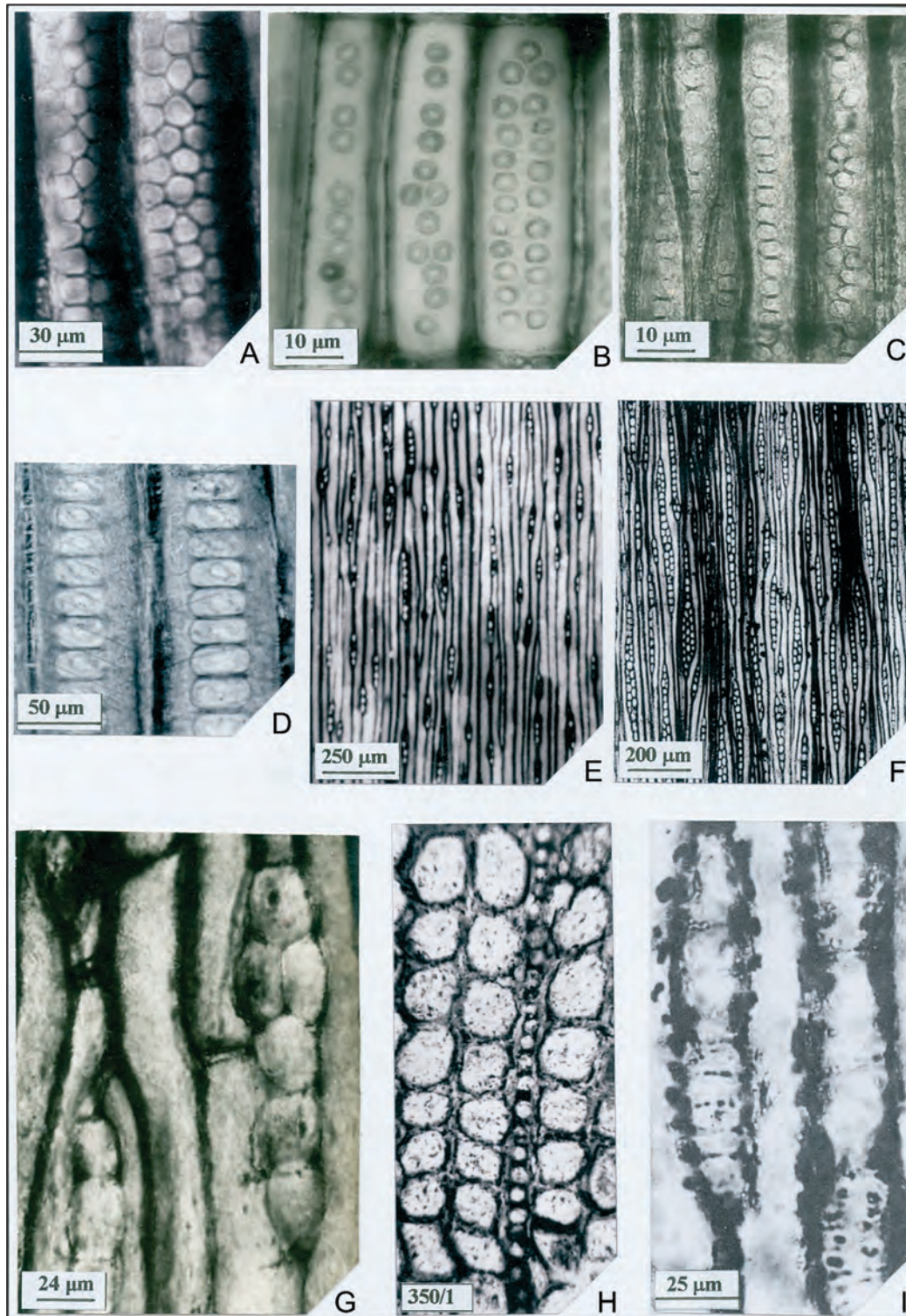


Figura 5. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Polysolenoxylon septosum* Mussa, 1986a. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando o lenho de tipo araucariano (extraído de Mussa, 1982, est. 68, fig.3). B: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando o lenho de tipo abietiano. C: *Ductosolenoxylon guerrae* Merlotti 2002. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando o lenho de tipo misto (transicional). D: *Xenoxylon latiporosum* Gothan, 1905 (Esvalbárdia, Noruega, idade desconhecida). Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando o lenho de tipo xenoxileano (extraído de Philippe & Bamford, 2008, fig 1D). E: *Kaokoxylon rioclarense* in Mussa, 1982. Xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, mostrando os raios lenhosos predominantemente unisseriados (extraído de Mussa, 1982, est. 26, fig. 2). F: *Planoxylon australe* (Salard) Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992. Xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, mostrando os raios lenhosos multisseriados (extraído de Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992, est. 7, fig. 2). G: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, mostrando os raios lenhosos com paredes lisas e finas. H: *Abietopitys perforata* Kräusel, 1928. Detalhe do xilema secundário, em seção transversal, mostrando os raios lenhosos abietóides, com paredes espessadas e pontoadas (extraído de Kräusel, 1950, est. 44, fig. 4). I: *Abietopitys articulata* (Dohms) Merlotti, 2009. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, destacando os mesmos caracteres (extraído de Dohms, 1976, est. 3, fig. 6).

dante parênquima axial (Esau, 2000), os **lenhos heteroxílicos**. Digna de menção é a **picroxilia**, isto é, um grande desenvolvimento do xilema secundário em relação à medula e ao córtex (Gifford & Foster, 1989), que é típica das Coniferales e de outros grandes grupos vegetais, como as Progymnospermopsida, Ginkgoales e Cordaitales (Stewart & Rothwell, 1993).

No xilema secundário está também um grande número de caracteres de alto valor diagnóstico, utilizados por muitos autores na determinação taxonômica de gimnospermas atuais (e.g. Phillips, 1948; Greguss, 1955; Esteban *et al.*, 2002, 2004). Este aspecto demonstra que, também entre os lenhos fósseis, este é um caráter comparativo importante na distinção das famílias de coníferas.

Nos lenhos gimnospermicos gondvânicos destacam-se como principais caracteres diagnósticos de diferenciação intergenérica (ordenados conforme devem constar na diagnose e/ou descrição): a demarcação dos anéis de crescimento; o tipo de pontoações radiais; a natureza, número de séries e estrutura das paredes longitudinais radiais e tangenciais dos raios lenhosos; o tipo de pontoações e de campos de cruzamento; a presença de espessamentos espiralados nas paredes longitudinais radiais e tangenciais dos traqueídeos e a presença de parênquima axial. Canais e/ou ductos resiníferos são inexistentes nos lenhos paleozóicos, mas, devido a sua importância taxonômica nas coníferas modernas, foram incorporados à discussão. Dentre os caracteres de diferenciação interespecífica incluem-se: a gradação (gradual ou abrupta) do lenho inicial para o lenho final, a largura em mm dos mesmos nos anéis de crescimento; a altura (número de células) dos raios lenhosos e a presença de pontoações tangenciais. Deste modo, os dados quantitativos, relacionados às características de diferenciação intergenérica e interespecífica, têm apenas valor descritivo e é aconselhável sua citação apenas nas discussões. É o caso também da presença de crássulas e trabéculas, dados analíticos que podem constar apenas da discussão.

3.3.1. Anéis de crescimento

São camadas concêntricas, observadas transversalmente no xilema secundário e produzidas pela descontinuidade da atividade cambial intra-anual. Apresentam uma porção interna formada no meio da estação de crescimento, composta por células mais largas radialmente e com pare-

des celulares delgadas e lúmen amplo, denominada **lenho inicial, precoce ou primaveril**, e uma porção externa formada tardiamente, mais densa, composta por células mais estreitas radialmente, com paredes celulares espessas e lúmen reduzido, denominada **lenho final, tardio ou estival** (Greguss, 1955; IAWA Committee, 2004).

As coníferas arbóreas de regiões temperadas e boreais costumam apresentar anéis de crescimento distintos, caracterizados pelo contraste acentuado da espessura das paredes e diâmetro radial dos traqueídeos entre as células limitantes do lenho final, e as células imediatamente seguintes do lenho inicial (Phillips, 1948; IAWA Committee, 2004). Os anéis de crescimento são fortemente marcados nas Taxodiaceae, e claramente marcados nas Pinaceae, Cupressaceae, Podocarpaceae e Araucariaceae (LaMarche, 1982; Esteban *et al.*, 2002, 2004).

Nos lenhos fósseis, os anéis de crescimento foram utilizados desde o século passado, especialmente nas três últimas décadas, como indicadores de paleoclimas (Chaloner & Creber, 1973; Creber, 1977; Creber & Chaloner, 1984a,b, 1985; Creber & Francis, 1999). A validade desta utilização tem sido questionada mais recentemente através dos estudos de lenhos mesozóicos, que demonstraram a influência significativa de fatores genético-taxonômicos nas características quantitativas dos anéis de crescimento (Falcon-Lang, 2000a,b, 2005; Brison *et al.*, 2001; Falcon-Lang & Cantrill, 2002). Seu uso em chaves taxonômicas de gimnospermas recentes, por Phillips (1948) e Greguss (1972), e a constatação de uma relação fraca entre a presença de anéis distintos e o clima regional ou o ambiente local em coníferas modernas (LaMarche, 1982), apóia estas novas interpretações.

Assim, salienta-se a importância da utilização dos anéis de crescimento como caráter de diferenciação intergenérica em lenhos gimnospermicos gondvânicos, onde se apresentam comumente demarcados (Fig. 4F-G) ou, mais raramente, fracamente demarcados (Fig. H). Anéis de crescimento distintos não devem, contudo, ser confundidos com os denominados falsos anéis de crescimento, decorrentes de extremos climáticos incomuns ou eventos traumáticos, e caracterizados pela descontinuidade em vista transversal (IAWA Committee, 2004; Fig. 4I).

Outros caracteres analisados em vista transversal, como a gradação do lenho inicial para o lenho final (gradual ou abrupta) e a largura (mm),

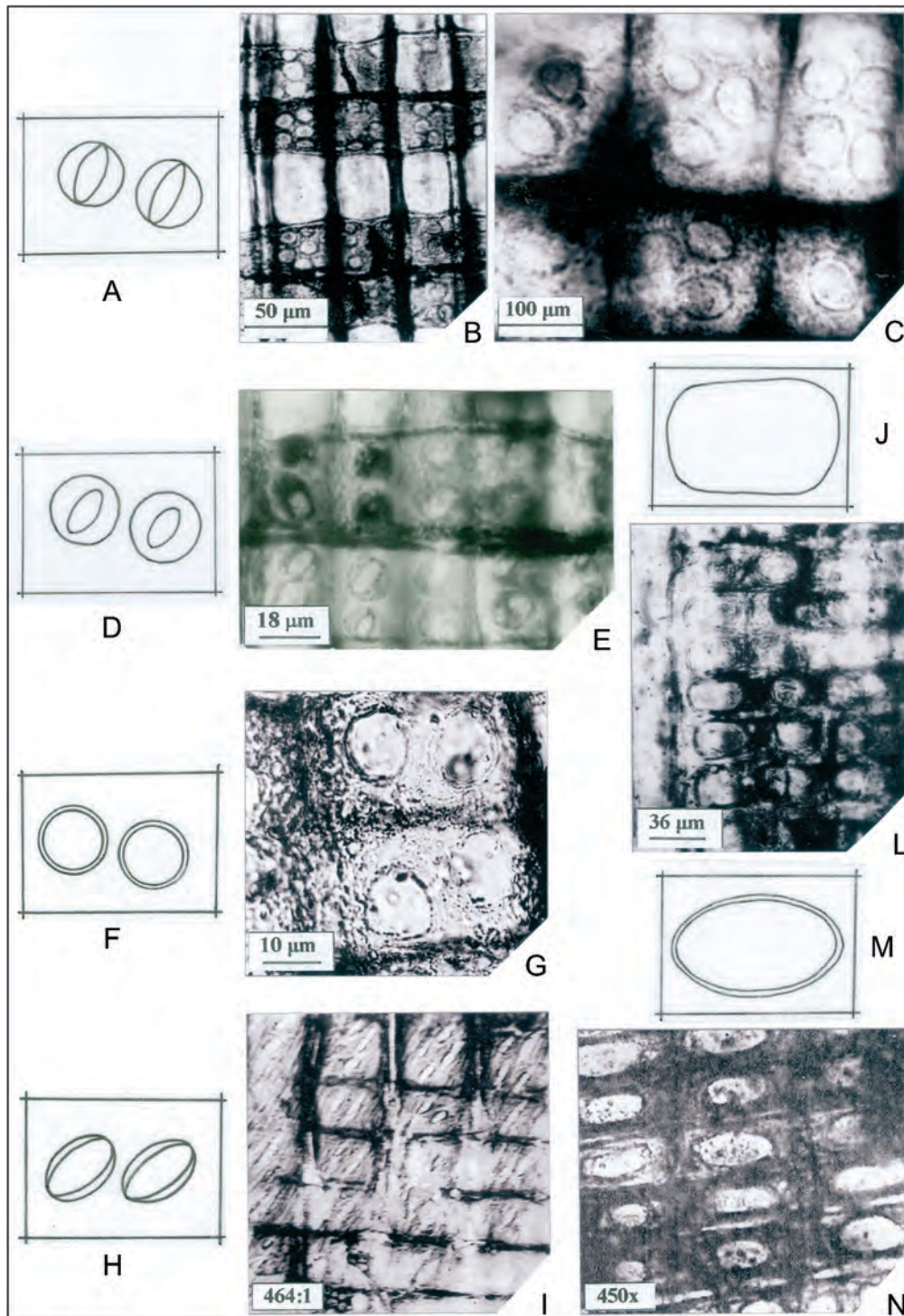


Figura 6. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: Representação esquemática da pontuação cupressóide (baseado no IAWA Committee, 2004, fig. 5). B: *Brasilestiloxylon scleriornatum* in Mussa, 1982. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento araucarióides (extraído de Mussa, 1982, est. 33, fig. 2). C: *Polysolenoxylon manieiroi* Mussa, 1986a. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento cupressóides (extraído de Mussa, 1982, est. 52a, fig. 4). D, E: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Representação esquemática da pontuação podocarpóide e detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento podocarpóides (baseado em Philippe, 1995, p. 48). F, G: *Dadoxylon tordoxiloides* Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992. Representação esquemática da pontuação dacridióide e detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento dacridióides (baseado em Philippe, 1995, p. 48 e extraído de Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992, est. 2, fig. 4). H, I: *Araucarioxylon roxoi* (Maniero) Maheshwari, 1972. Representação esquemática da pontuação taxodióide e detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento taxodióides (baseado no IAWA Committee, 2004, p. 52, fig. 58 e extraído de Kräusel & Dolianiti, 1958, est. 25, fig. 55). J, L: *Retemedulloxylon refer-tum* Merlotti, 1998a. Representação esquemática da pontuação fenestróide e detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento fenestróides (baseado no IAWA Committee, 2004, p. 50, fig. 54). M, N: *Protophyll-cladoxylon dolianitii* Mussa, 1958. Representação esquemática da pontuação filocladóide e detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os campos de cruzamento filocladóides (baseado e extraído de Mussa, 1958, est. 4, fig. 2).

constituem traços de distinção interespecífica. Já o contorno (forma), diâmetro (μm) e a disposição das células tem apenas valor descritivo.

3.3.2. Tipo de pontoações radiais

Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, estas pontoações ocorrem nos traqueídeos e são predominantemente areoladas, mais raramente semi-areoladas e simples. De acordo com o arranjo das pontoações, existem três tipos de lenhos: araucarióide, abietóide e misto, tipos definidos originalmente por Eckhold (1921). O último deles foi utilizado por Kräusel (1917) quando da caracterização das Protopinaceae.

Sob este aspecto destacam-se os trabalhos de Philippe (1993, 1995) e Philippe & Bamford (2008) realizados com lenhos mesozóicos. Philippe (1995) propôs uma tipologia para as pontoações radiais dos traqueídeos e dos campos de cruzamento, e Philippe & Bamford (2008) sugeriram a utilização preferencial dos termos “araucariano” e “abietiano” para as pontoações radiais, tendo em vista que o sufixo “óide” de Eckhold (1921) é atualmente empregado para os tipos de pontoações presentes nos campos de cruzamento. Os autores ainda indicam o termo “misto”, comum na literatura, ao invés de “generalizado” de Grambast (1952).

Com base nas terminologias e definições de Philippe (1995) e Philippe & Bamford (2008) os seguintes os tipos de lenhos podem ser identificados:

i) araucariano – com mais de 90% das pontoações radiais dos traqueídeos contíguas, achatadas ou poligonais, devido ao contato com suas vizinhas, e alternas quando multisseriadas; crássulas ausentes (Fig. 5A).

ii) abietiano – mais de 90% das pontoações radiais dos traqueídeos separadas e de forma arredondada, e opostas, quando multisseriadas; crássulas nem sempre presentes (Fig. 5B)

iii) misto (transicional) – as pontoações radiais dos traqueídeos conjugam, de forma aproximadamente equivalente, as duas condições anteriores (Fig. 5C).

Os três tipos de pontoações radiais encontram-se bem representados nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos. É interessante ressaltar que, segundo Grambast (1952, 1954, 1960a,b), o tipo misto de pontoações é comum nos espécimes austrais desde o Paleozóico Superior, aparecendo no Hemisfério Norte apenas a partir do Mesozóico.

Philippe & Bamford (2008) indicam, ainda, a ocorrência de um quarto tipo de pontoação radial, caracterizado pelo grande achatamento (largura equivalente ao dobro da altura), e pela contigüidade com as pontoações vizinhas, que seria típico do gênero *Xenoxylon* Gothan, 1905, por isso, denominado xenoxileano (Fig. 5D).

O número de séries das pontoações radiais, que variam nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos entre uma e cinco fileiras (mais comumente uma a três) e a percentagem de cada uma, quando observadas radialmente, são aspectos de valor descritivo.

3.3.3. Natureza, número de séries e estrutura das paredes longitudinais radiais e tangenciais dos raios lenhosos

Estes aspectos são igualmente diagnósticos e estão entre os mais importantes.

Quanto à sua natureza em coníferas modernas, os raios lenhosos podem ser classificados como **homocelulares** e **heterocelulares**, termos originalmente propostos por Kribs (1935) para as angiospermas (dicotiledôneas) e que se referem à composição celular do raio individualmente. Os raios podem ser constituídos, respectivamente, por células parenquimáticas, ou por aqueles que contem, além destas, traqueídeos (traqueídeos dos raios). Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos os raios lenhosos são exclusivamente homocelulares.

Sugere-se, aqui, utilizar preferencialmente estes termos em troca dos “homogêneos” e “heterogêneos” de Kribs (1935), amplamente empregados na literatura (Greguss, 1955; Maheshwari, 1972; Prasad, 1982; Mussa, 1986a,b; Pant & Singh, 1987), tendo em vista que estes não se aplicam às coníferas (IAWA, 1957) e referem-se ao formato das células e ao tecido dos raios como um todo. Assim, raios lenhosos homogêneos correspondem, nas dicotiledôneas, ao tecido composto por células de mesmo tipo morfológico (procumbentes ou quadrangulares ou eretas) e raios lenhosos heterogêneos ao tecido constituído por tipos morfológicos distintos (procumbentes, quadrangulares ou eretas) (IAWA, 1957; Metcalfe & Chalk, 1979; Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000). Refuta-se, deste modo, a proposição de Dickison (2000) de utilizar esta nomenclatura para a caracterização dos raios homocelulares e heterocelulares.

O número de séries (largura) é observado com maior detalhe em vista longitudinal tangen-

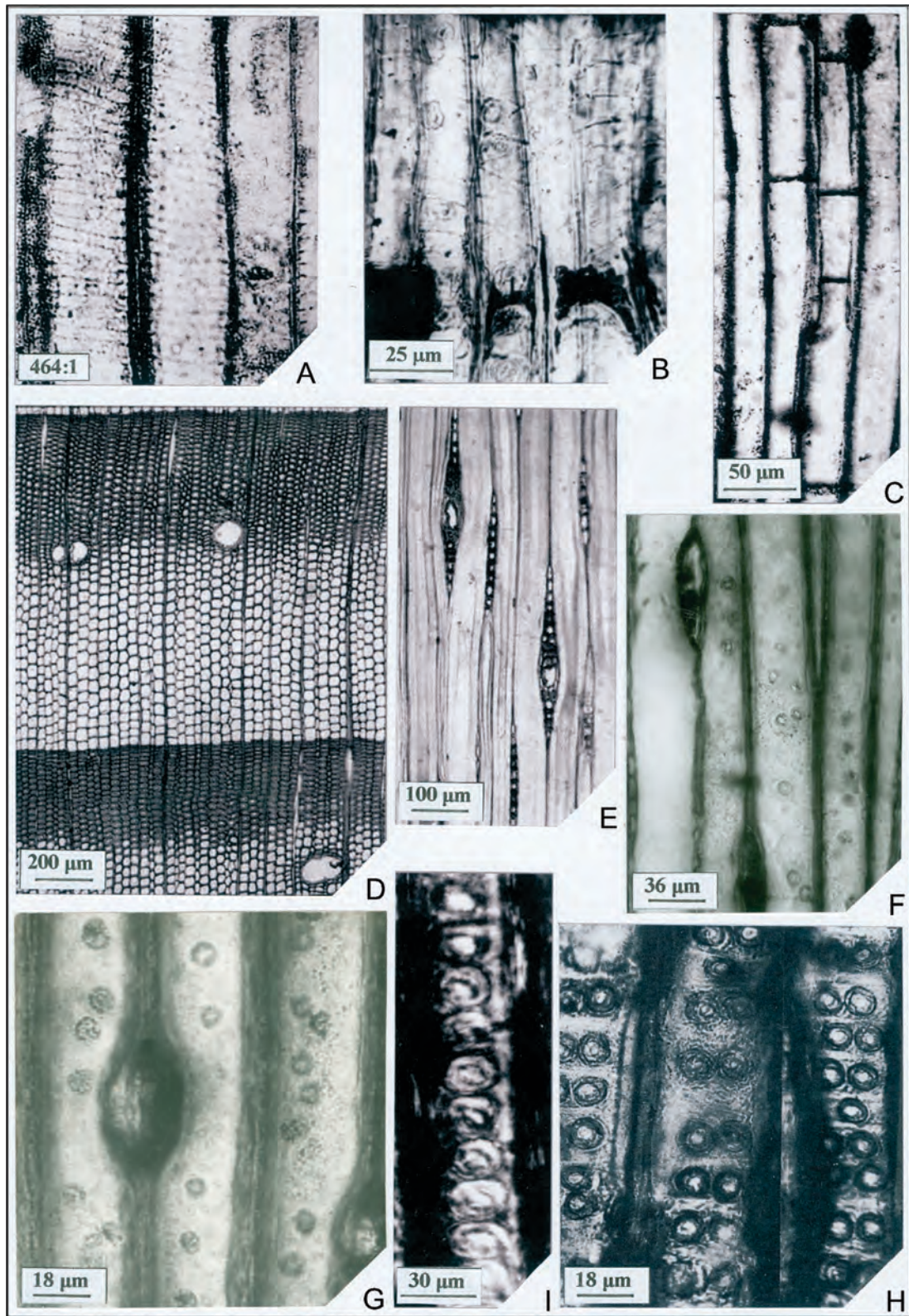


Figura 7. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A, B: *Parataxopitys americana* (Milanez & Dolianiti) Barbosa, 1957 e *Krauselpitys sculpturata* in Mussa, 1982, respectivamente. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando os espessamentos espiralados nas paredes dos traqueídeos (extraído de Kräusel & Dolianiti, 1958 est. 17, fig. 7 e Mussa, 1982, est. 41, fig. 5). C: *Protocallitrixylon kanakense* Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, mostrando o parênquima axial (extraído de Vozenin-Serra & Salard-Cheboldaeff, 1992, est. 4, fig. 8). D, E: *Larix decidua* Miller, 1768. Xilema secundário, em seções transversal e longitudinal tangencial, mostrando, respectivamente, canais resiníferos axiais normais e raios fusiformes. F, G: *Petalopitys rioclarensis* Merlotti, 2000. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal tangencial, mostrando as pontoações tangenciais dos traqueídeos. H: *Australoxylon natalense* Marguerier, 1973. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando as crassulas (extraído de Marguerier, 1973, est. 3, fig. 3). I: *Kaokoxylon rioclarensis* in Mussa, 1982. Detalhe do xilema secundário, em seção longitudinal radial, mostrando as trabéculas (extraído de Mussa, 1982, est. 26, fig. 4).

cial. Na maioria das coníferas atuais os raios lenhosos são unisseriados, ocasionalmente podendo ser bisseriados e, excepcionalmente, trisseriados, os dois últimos sempre em adição aos unisseriados (IAWA Committee, 2004). Segundo Pant & Singh (1987), nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, da mesma forma, os raios são geralmente unisseriados ou parcialmente bisseriados (Fig. 5E), raramente multisseriados (Fig. 5F).

A estrutura das paredes longitudinais radiais (horizontais) e tangenciais (verticais) das células dos raios lenhosos diz respeito à espessura das mesmas, e à presença ou ausência de pontoações, quando observadas em seção transversal e em seção longitudinal tangencial. Em relação a primeira característica, as paredes podem ser finas, ou parcialmente ou totalmente espessadas. Quanto a segunda, as paredes podem ser lisas (íntegras), quando desprovidas de pontoações, ou pontoadas, quando apresentam pontoações pequenas a grandes. Em coníferas recentes cujos raios lenhosos costumam ter paredes finas, a presença ou ausência de pontoações constitui um caráter de distinção interespecífica (Esteban *et al.*, 2002, 2004), com exceção das denominadas pontoações abietóides (Gothan, 1905), que compõem um agrupamento aproximadamente estelar, mais ou menos irregular, permitindo a distinção de diversos gêneros, principalmente entre as Pinaceae (Greguss, 1955).

Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, os raios lenhosos exibem, em geral, paredes longitudinais radiais e tangenciais finas e lisas (fig. 5G). Entretanto, a associação de paredes espessadas e dotadas de pontoações abietóides caracteriza os raios lenhosos de tipo abietóide de Kräusel (1928), utilizado na comparação entre a forma descrita, *Abietopitys*, e os tipos recentes afins ao gênero *Abies*, das Pinaceae (Figs. 5H-I).

A altura dos raios lenhosos, observada principalmente em vista longitudinal tangencial, tem menor importância taxonômica, servindo mais à diferenciação interespecífica. Entretanto, em formas recentes de coníferas, estes têm altura variável entre 1 e 5, e até 60 células (Greguss, 1955), enquanto nos lenhos gondvânicos, a altura é um caráter altamente variável, contendo, em geral, uma baixa frequência de raios com uma célula de altura, seguidos de uma elevação abrupta para 2 a 6 células, seguidos de uma redução gradual da frequência de raios mais altos (Pant & Singh, 1987; Fig. 5H).

Lepekhina (1972) discorda de Maheshwari

(1972), atribuindo à largura (seriação) e à altura dos raios um reduzido valor taxonômico e sugere que sua altura, nos lenhos paleozóicos, varia de 2 ou 3 até 70 a 80 células.

As observações feitas demonstram que os raios lenhosos dos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, à semelhança dos critérios aplicados às coníferas modernas (IAWA Committee, 2004), devam ser considerados muito baixos, quando contendo até 4 células, médios (5 a 15 células), altos (16 a 30 células), e muito altos (mais do que 30 células). Parâmetros como a distância média (número de traqueídeos) entre os raios, analisada em vista transversal, a percentagem de raios quanto ao número de séries e a densidade dos mesmos por mm², mais adequadamente analisados em vista longitudinal tangencial, possuem apenas valor descritivo.

3.3.4. Tipo de pontoações dos campos de cruzamento

Constituem as áreas de contato, em vista longitudinal radial, entre as células parenquimáticas radiais dos raios lenhosos e os traqueídeos verticais (Fahn, 1985) e são o principal traço de diferenciação intergenérica. Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, com base em determinadas características apresentadas, como o tamanho e o contorno da pontoação e a forma, a largura e a posição da abertura, foram identificados seis tipos de pontoações nos campos de cruzamento: cupressóide, podocarpóide, dacridióide, taxodióide, fenestróide e filocladóide. Os diferentes arranjos destas pontoações permitem, por sua vez, a identificação de sete tipos de campos de cruzamento, a saber: araucarióide, cupressóide, podocarpóide, dacridióide, taxodióide, fenestróide e filocladóide. Os tipos de pontoações e de campos de cruzamento são definidos a seguir:

i) cupressóide – pontoação pequena, circular ou oval, com abertura elíptica, mais estreita do que a aréola, e de posição oblíqua a vertical (Phillips, 1948; Greguss, 1955; Philippe, 1995; IAWA Committee, 2004; Fig. 6A). Tais pontoações, quando são arranjadas de modo contíguo e mais ou menos deformadas pelo contato, tendendo a forma poligonal, caracterizam os denominados **campos de cruzamento araucarióides** (Philippe, 1995; IAWA Committee, 2004; Fig. 6B). Quando esparsas e alinhadas horizontalmente ou verticalmente, compõem os **campos de cruzamento cupressóides** (Philippe, 1995; Fig. 6C).

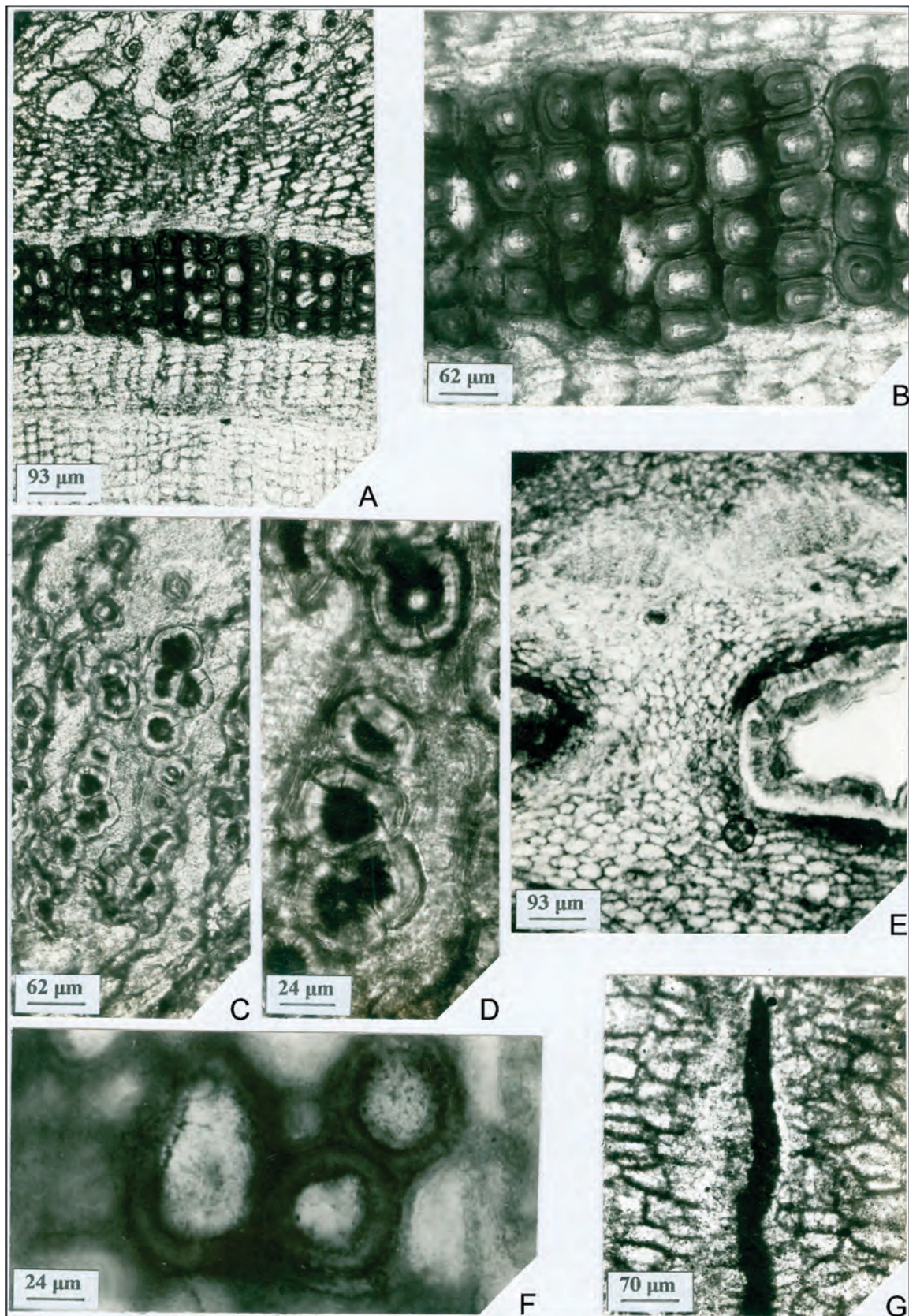


Figura 8. Ilustrações dos caracteres anatômicos de diferenciação inter-taxa. A: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Aspecto geral do lenho, em seção transversal, mostrando, de baixo para cima, o xilema secundário, o câmbio vascular e o floema secundário. B: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Detalhe do floema secundário, em seção transversal, destacando as fibras floemáticas. C, D: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Detalhe do floema secundário, em seção transversal, destacando os esclereídeos dispersos. E: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Aspecto geral do córtex, em seção transversal, mostrando o tecido parenquimático, parte de dois canais secretores e dois traços foliares diploxílicos periféricos. F: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Detalhe do córtex, em seção transversal, destacando as células secretoras. G: *Corticoxylon ampla* Monteiro, 1989. Detalhe do córtex, em seção longitudinal radial, destacando um ducto secretor em meio ao tecido parenquimático.

ii) podocarpóide – pontoação pequena, circular ou oval, com abertura elíptica, quase tão larga quanto a aréola, e de posição oblíqua a vertical (Greguss, 1955; Philippe, 1995; Fig. 6D). Estas pontoações, podem ocasionalmente compor **campos de cruzamento araucarióides**, e ocorrem em número de 1-2 (raramente 3-4) por campo nos **podocarpóides** (Philippe, 1995; Fig. 6E).

iii) dacridióide – pontoação pequena, circular, com abertura circular, grande, e aréola estreita (Greguss, 1955, Philippe, 1995; Fig. 6F). Nos **campos de cruzamento dacridióides** encontram-se 1-2 pontoações ocupando grande parte do campo (Fig. 6G).

iv) taxodióide – pontoação pequena, circular ou oval, com abertura elítica, grande, mais larga do que a aréola, e de posição oblíqua a horizontal (Phillips, 1948; Greguss, 1955; Philippe, 1995; IAWA Committee, 2004; Fig. 6H). Nos **campos de cruzamento taxodióides** ocorrem, em geral, 2 a 5 pontoações alinhadas horizontalmente no campo (Fig. 6I).

v) fenestróide ou “window-like” – pontoação grande, quadrangular a retangular, sem aréola (Phillips, 1948; IAWA Committee, 2004; Fig. 6J). Nos **campos de cruzamento fenestróides** encontram-se 1-2 (raramente 3) pontoações ocupando todo o campo (Fig. 6L).

vi) filocladóide – pontoação grande, oval, com orientação horizontal a levemente oblíqua e aréola estreita (Gothan, 1905; Mussa, 1958; Fig. 6M). Nos **campos de cruzamento filocladóides** ocorre uma pontoação que ocupa todo o campo (Fig. 6N).

É importante salientar que apenas com a observação de um grande número de campos de cruzamento, especialmente do lenho inicial, é possível determinar o tipo mais comum de pontoação (IAWA Committee, 2004). Pontoações piceóides e pinóides não foram, até o momento, observadas nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos (Phillips, 1948; Greguss, 1955; IAWA Committee, 2004).

O diâmetro (μm) das pontoações tem um significado apenas descritivo.

3.3.5. Presença de espessamentos espiralados nas paredes longitudinais radiais e tangenciais dos traqueídeos

Estes espessamentos são característicos das modernas Taxaceae e de alguns gêneros de Cephalotaxaceae e Pinaceae (Greguss, 1955; IAWA Com-

mittee, 2004). Podem se apresentar fortemente desenvolvidos só no lenho inicial ou no lenho final, situação em que, na região oposta, encontram-se fracamente desenvolvidos ou até mesmo ausentes em toda a extensão do anel de crescimento (Esteban *et al.*, 2002, 2004: IAWA Committee, 2004).

Os espessamentos espiralados correspondem a delicadas excrescências em forma de hélice contínua (espira), existentes na face interna da camada terciária da parede celular secundária dos traqueídeos, em seção longitudinal radial, e frequentemente estão associados à pontoações areoladas (Greguss, 1955; Fahn, 1985; Esau, 2000). Devido a esta ocorrência, a camada onde são registrados é denominada por alguns autores de parede terciária (Meier, 1957), e estes inadequadamente referidos como “espessamentos terciários” por alguns autores (Prasad, 1982; Pant & Singh, 1987).

A presença e a estrutura de tais espessamentos constituem importantes traços de diferenciação intergenérica nas coníferas atuais. Podem variar no número de espiras (única, simples, dupla, tripla), no espaçamento (número de espiras por mm presentes nos traqueídeos do lenho inicial, sendo considerado estreito se o número de espiras é maior que 120 por mm, e amplo, se menor que 120 por mm), no ângulo de inclinação com o eixo axial da célula, na espessura (finos ou espessos), na ramificação (presente ou ausente), e na conexão com a parede celular interna (base reduzida frouxamente conectada, ou de base ampla fortemente conectada). Entretanto, tais traços, especialmente o ângulo de inclinação e a espessura, se correlacionam com o espaçamento, são extremamente variáveis e de difícil quantificação (IAWA Committee, 2004).

Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos constituem caracteres de distinção intergenérica apenas a presença dos espessamentos espiralados e, nestes, o número de espiras, o ângulo de inclinação e a espessura (μm), já que os demais traços estruturais não se encontram, em geral, suficientemente preservados para permitir sua adequada visualização em microscopia óptica (Fig. 7A-B).

3.3.6. Presença de parênquima axial

Também denominado parênquima longitudinal ou lenhoso, corresponde a células parenquimáticas alongadas verticalmente, frequentemente com conteúdo escuro, e dotadas de pontoações simples. Em vista transversal estas células podem

se distribuir entre os traqueídeos como feixes únicos, ou em pares, através do anel de crescimento (parênquima difuso), em feixes contínuos, ou em bandas paralelas aos limites dos anéis de crescimento, mais frequentemente na zona de transição dos lenhos inicial e final ou no lenho final (parênquima metatraqueal), ou ainda serem encontradas isoladas ao longo dos limites dos anéis de crescimento na primeira fileira do lenho inicial ou na última do lenho final (parênquima terminal) (Greguss, 1955; Metcalfe & Chalk, 1979; Esteban *et al.*, 2002, 2004; IAWA Committee, 2004).

Constitui importante caráter diagnóstico na diferenciação de grandes grupos de coníferas arbóreas atuais do hemisfério sul e de alguns gêneros do hemisfério norte (Esteban *et al.*, 2004), onde representa uma fração diminuta do lenho e tem ocorrência bastante variável (Mauseth, 1988). Está presente, comumente, no lenho final das *Cephalotaxaceae*, *Cupressaceae* (incluindo *Taxodiaceae*; *sensu* Farjon, 2001 in IAWA Committee, 2004) e na maioria das *Podocarpaceae*. Não ocorre, no entanto, nas *Araucariaceae*, *Phyllocladaceae*, *Sciadopityaceae* e *Taxaceae* (*sensu* Farjon, 2001 in IAWA Committee, 2004). É facilmente observado transversalmente devido ao conteúdo escuro das células, mas sua presença deve ser confirmada em seções longitudinais tangenciais através das terminalizações transversais características que apresentam, as quais podem ser delgadas, espessadas irregularmente ou nodulares (IAWA Committee, 2004).

Os lenhos gimnospérmicos gondvânicos não exibem, em geral, parênquima axial e, deste modo, sua ocorrência, bem como a abundância e distribuição (arranjo), devem ser consideradas importantes características de diferenciação intergenérica. Salienta-se que, nos espécimes fósseis, em virtude da possível ausência de conteúdos escuros, resultante da decomposição durante o processo de fossilização, o parênquima axial é mais seguramente identificado em vista longitudinal tangencial (IAWA Committee, 2004; Fig. 7C).

3.3.7. Presença de canais e/ou ductos resiníferos

Os canais e/ou ductos resiníferos, também denominados canais intercelulares, não foram, até o momento, registrados no xilema secundário dos lenhos paleozóicos. Mas, devido ao seu grande valor diagnóstico nas coníferas arbóreas modernas (*Pinaceae*), merecem algumas considerações.

Tratam-se de estruturas tubulares, revesti-

das por epitélio (células parenquimáticas adjacentes ao canal), orientadas axialmente nos lenhos inicial ou final, mais comumente no lenho final, ou radialmente, na região central do raio lenhoso ou fusiforme, em geral conectados entre si, e normais ou traumáticos em origem (Greguss, 1955; IAWA Committee, 2004).

Os canais axiais normais são, comumente, solitários, pequenos e de contorno regular, enquanto os axiais traumáticos apresentam-se fusionados tangencialmente, com grande diâmetro e contorno irregular (IAWA Committee, 2004). Os primeiros são encontrados nos gêneros de *Pinaceae*, especialmente nas regiões de climas temperados acentuados, como *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga* (axiais e radiais) e *Keteleeria* (axiais), os radiais ocorrendo sempre em adição aos axiais (Phillips, 1948; IAWA Committee, 2004; Fig. 7D). Os canais traumáticos ocorrem nestes mesmos táxons, obedecendo a orientação dos canais normais, e em três outros gêneros da mesma família, *Cedrus* (axiais e radiais), *Abies* e *Tsuga* (axiais). Ocasionalmente, podem estar presentes nas *Cupressaceae* (*Sequoia sempervirens*, segundo Bailey & Fault, 1934, in IAWA Committee, 2004).

Características dos canais normais, especialmente os axiais, como o diâmetro médio (μm), o número e a espessura (fina ou espessa) das células epiteliais, e o grau de lignificação das paredes celulares das mesmas, são utilizadas primariamente para a diferenciação intergenérica e, secundariamente, na distinção interespecífica (Greguss, 1955; Fahn, 1985; IAWA Committee, 2004). Em virtude da natureza fragmentária dos espécimes fósseis, apenas um anel de crescimento ou parte deste pode estar presente, comprometendo a identificação dos canais resiníferos. Seções longitudinais tangenciais devem ser cuidadosamente analisadas para contornar este problema e verificar sua presença nos raios lenhosos ou fusiformes (IAWA Committee, 2004; Fig. 7E).

3.3.8. Presença de pontoações tangenciais

As paredes longitudinais tangenciais dos traqueídeos das coníferas arbóreas apresentam pontoações nas células do limite entre os lenhos inicial e final do anel de crescimento. Estas são areoladas, esparsas, circulares, em geral menores do que as pontoações radiais, e dispostas em uma a duas séries, raramente três (Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000). Segundo Esteban *et al.* (2004),

constituem importante caráter analítico e sua presença indicaria formas mais evoluídas. São utilizadas na diferenciação interespecífica, especialmente entre as Cupressaceae (incluindo Taxodiaceae; *sensu* Farjon, 2001 in IAWA Committee, 2004), onde são abundantes, e as Pinaceae (Phillips, 1948; Greguss, 1955). Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, as pontoações tangenciais são raras, mas de configuração similar à das coníferas modernas e aplicam-se, também, à distinção interespecífica (Fig. 7F-G).

3.3.9. Presença de crássulas e trabéculas

As crássulas, também denominadas Barras de Sanio, correspondem a espessamentos formados pela lamela média e a parede primária das células traqueais, dispostas ao longo das margens superior e inferior das pontoações radiais areoladas unisseriadas e bisseriadas. Estão presentes, com exceção das Araucariaceae, em todas as coníferas arbóreas modernas, onde podem ser utilizadas como um caráter de diferenciação intergenérica (Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000; Esteban *et al.*, 2002, 2004).

Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, as crássulas são, em geral, raramente utilizadas como caráter de diferenciação interespecífica, sendo mais empregadas como um traço de valor descritivo (Fig. 7H). Segundo Weaver *et al.* (1997), sua presença é determinada pela preservação e preparação do material e, deste modo, constitui-se em meio pouco seguro nas diagnoses específicas.

As trabéculas são estruturas em forma de barras cilíndricas na parede celular, de origem não completamente definida, que se projetam radialmente através do lúmen das células traqueais estendendo-se de uma parede tangencial a outra. Estão presentes em várias famílias de coníferas arbóreas modernas, especialmente entre as Cupressaceae, e se dispõem, em geral, em série e sempre na mesma altura, não sendo utilizadas como caráter diagnóstico (Greguss, 1955; Fahn, 1985; Esau, 2000; Esteban *et al.*, 2002, 2004). Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos tais espessamentos tem apenas valor descritivo (Fig. 7I).

Os caracteres anatômicos do xilema secundário de diferenciação intergenérica e interespecífica e de valor descritivo estão sumarizados no

quadro 3.

3.3.10. Unidades do eustelo caular adjacentes ao xilema secundário

O câmbio vascular, o floema, o córtex e a periderme raramente são preservados em virtude do acentuado transporte sofrido pelos fragmentos lenhosos no processo de fossilização, que faz perderem-se estas frações mais externas do eustelo, restando, frequentemente, apenas o xilema secundário e, mais raramente, este associado às regiões mais internas, isto é, o xilema primário e a medula. Este aspecto reduz seu valor diagnóstico entre os fósseis. Nestes se salientam, entretanto, o câmbio vascular, o floema secundário (não se conhecem registros de floema primário) e o córtex, que, quando preservados, revelam alguns caracteres de importância taxonômica (Fig. 8A).

Nas coníferas arbóreas modernas, o floema secundário se compõe de células crivadas, células parenquimáticas, fibras floemáticas e raios floemáticos unisseriados. Esclereídeos e ductos e/ou canais secretores resiníferos também podem ocorrer, os últimos, tanto no sistema axial (vertical) quanto no sistema radial ou horizontal (Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000). Entre as Cupressaceae e as Taxaceae, observa-se, transversalmente, o arranjo em bandas tangenciais alternas das células crivadas, células parenquimáticas e fibras floemáticas, o qual constitui um importante caráter distintivo das Pinaceae, que não contém fibras e sim células crivadas de paredes espessas (Fahn, 1985; Mauseth, 1988; Esau, 2000). Nos lenhos gimnospérmicos gondvânicos, tendo em vista que células crivadas e ductos e/ou canais secretores não foram, até o momento, reportadas no floema secundário, é importante atentar para a disposição em bandas das células parenquimáticas, das fibras floemáticas (Fig. 8B) e dos raios floemáticos, unisseriados à semelhança do observado nas coníferas atuais, e para a presença de esclereídeos dispersos (Fig. 8C-D). No córtex, salienta-se a ocorrência de células secretoras e esclerenquimáticas, ductos e/ou canais secretores e traços foliares ou de ramos (Fig. 8 E-G). Parâmetros como o contorno (forma) e o diâmetro (μm) das células componentes das quatro regiões mencionadas, ou seja, câmbio vascular, floema secundário, córtex e periderme, têm apenas valor descritivo.

Quadro 3. Caracteres anatômicos do xilema secundário de diferenciação intergenérica e interespecífica e de valor descritivo.

Caracteres anatômicos	Diferenciação intergenérica		Diferenciação interespecífica		Valor descritivo
Anéis de crescimento	Demarcação	Distintos Indistintos	Gradação do LI para o LF (gradual ou abrupta) Largura (mm) do LI e LF		Contorno (forma), diâmetro (µm) e disposição das células
Pontoações radiais	Tipos	Araucariano Abietiano Misto Xenoxileano			Nº de séries e percentagem das pontoações
Raios lenhosos	Natureza	Homocelulares	Altura (nº de células)	Baixos Médios Altos a muito altos	Distância média (nº de traqueídeos) entre os raios Percentagem de raios quanto ao nº de séries Densidade por mm²
	Nº de séries (largura)	1s 2-3s			
	Estrutura das paredes longitudinais radiais e tangenciais	Finas Espessadas			
		Lisas (íntegras) Pontoadas			
Campos de cruzamento	Tipos de pontoações	Cupressóide Podocarpóide Dacridióide Taxodióide Fenestróide Filocladóide			Diâmetro das pontoações (µm)
	Campos de cruzamento	Araucarióide Cupressóide Podocarpóide Dacridióide Taxodióide Fenestróide Filocladóide			
Espessamentos espiralados	Presença				
	Nº de espiras	Única Simples Dupla Tripla			
		Ângulo de inclinação			
	Espessura (µm)	Finos Espessos			
Parênquima axial	Presença Abundância Distribuição (arranjo)				
Pontoações tangenciais			Presença		
Crássulas Trabéculas					Presença

4. Considerações finais

A constatação de que a medula é a principal unidade taxonômica do eustelo, em virtude da maior variabilidade de arranjos de caracteres que apresenta em relação à estrutura mais conservativa do xilema secundário, pode sugerir, equivocadamente, uma importância menor para este último. Entretanto, como exposto acima, os lenhos fósseis compostos exclusivamente por xilema secundário representam a fração do eustelo mais abundante no registro fóssilífero e devem ser designados taxo-

nomicamente. Deste modo, a taxonomia dos lenhos gimnospermicos gondvânicos caracteriza-se pela dualidade nomenclatural, ou seja, existem gêneros que se aplicam somente a lenhos medulados e gêneros que designam lenhos amedulados. No passado recente, gêneros de lenhos medulados foram aplicados inadvertidamente a frações lenhosas de tipo gimnospermico compostas apenas por xilema secundário, e vice-versa, gerando grande confusão taxonômica e nomenclatural.

Tendo em vista esta confusão, referida apropriadamente como pesadelo por Philippe &

Bamford (2008), salienta-se a importância da observação e descrição precisas das características de valor taxonômico utilizadas na diferenciação inter-taxa e a necessidade de alerta máximo no emprego da dualidade nomenclatural que caracteriza este tipo de lenhos.

Agradecimentos - À Francine Kurzawe, doutoranda do Programa de Pos-Graduação em Geociências, Departamento de Paleontologia e Estratigrafia, Instituto de Geociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pela digitalização das fotomicrografias contidas em Kräusel & Dolianiti (1958) e, em especial, à Berta Lange de Morretes, do Departamento de Botânica, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, pela disponibilização do volume II original da tese de doutoramento de Diana Mussa (IG-USP, 1982), a partir do qual algumas fotomicrografias foram digitalizadas e reproduzidas para compor as ilustrações apresentadas no artigo.

Referências

- Agashe, S.N. & Chitnis, S.R. 1971. Studies of the fossil gymnosperms, 3: *Prototaxoxylon andrewsii*, a new species of taxinean wood from the Lower Gondwana strata. *Paleontographica* 133B(1/3): 52-60.
- Bajpai, U. & Singh, V.K. 1986. *Araucarioxylon kumarpurensis*, a new gymnospermous wood from the Upper Permian of West Bengal. *The Palaeobotanist*, 35(1): 53-56.
- Bamford, M.K. & Philippe, M. 2001. Jurassic-Early Cretaceous Gondwana homoxylous woods: a nomenclatural revision of the genera with taxonomic notes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 113: 287-297.
- Bangert, B. & Bamford, M. 2001. Carboniferous pycnolitic woods from the Dwyka Group of Southern Namibia. *Paleontologia Africana*, 37: 13-23.
- Bertrand, C.E. 1874. Anatomie comparée des tiges et des feuilles chez les Gnétacées et les Conifères. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 5(20): 5-153.
- Brisson, A.L., Philippe, M. & Thevenard, F. 2001. Are mesozoic wood growth rings climate-induce? *Paleobiology*, 27(3): 531-538.
- Chaloner, W.G. & Creber, G.T. 1973. Growth rings in fossil woods as evidence of past climates. In: Tarling, D.H., Runcorn, S.K. (Eds.). *Implications of continental drift to the earth sciences*. London, Academic Press, p. 423-436.
- Chamberlain, C.J. 1965. *Gymnosperms. Structure and evolution*. 3. ed., Chicago, The University of Chicago Press, 484p.
- Costa-Pessôa, R.H.C. 1985. Madeiras gimnospermicas do Irati do Rio Grande do Sul: observações sobre anatomia, sistemática e paleoecologia. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, 1985, Brasília, *Coletânea de Trabalhos Paleontológicos...* Brasília, DNPM, v. 27, nº 2, p. 623-639.
- Creber, G.T. 1977. Tree-rings: a natural data-storage system. *Biological Review*, 52: 349-383.
- Creber, G.T. & Chaloner, W.G. 1984a. Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees. *The Botanical Review*, 50: 357-448.
- Creber, G.T. & Chaloner, W.G. 1984b. Climatic indications from growth rings in fossil woods. In: Brenchley, P. (Ed.). *Fossils and Climate*. Chichester, John Wiley & Sons, p. 49-74.
- Creber, G.T. & Chaloner, W.G. 1985. Tree growth in the Mesozoic and early Tertiary and the reconstruction of palaeoclimates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 52: 35-50.
- Creber, G.T. & Francis, J.E. 1999. Fossil tree-analysis: palaeodendrology. In: Jones, T.P., Rowe, N.P. (Eds.). *Fossil plants and spores: modern techniques*. London, Geological Society, p. 245-250.
- Crisafulli, A. 2001. Leños pérmicos de La Formación Yaguari, República Oriental del Uruguay. *Ameghiniana*, 38(1): 61-72.
- Crisafulli, A. & Lutz, A. 2000. Xiloflora de La Formación Melo (Pérmico Inferior), Uruguay. *Ameghiniana*, 37(1): 73-80.
- Crisafulli, A. & Herbst, R. 2008. Maderas gimnospermicas de la Formación Solca (Pérmico Inferior), provincia de la Rioja, Argentina. *Ameghiniana*, 45(4): 737-751.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. California, Academic Press, 533p.
- Dohms, M.H. 1976. Nova madeira de gimnosperma do Permiano do Rio Grande do Sul. *Revista Brasileira de Geociências*, 6(3): 164-181.
- Doyle, M.H. & Doyle, J. 1948. Pith structure in conifers. I. Taxodiaceae. *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 52B: 15-39.
- Eckhold, W. 1921. Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Koniferen. Hochschulverlag, *Jahrbuch der Preussischen Geologischen Landesanstalt zu Berlin*, 42: 472-505.
- Endlicher, S. 1847. *Synopsis Coniferarum*. Sangalli, Apud Scheitlin & Zollikofer, 419p.
- Esau, K. 2000. *Anatomia das plantas com sementes*. São Paulo, Edgard Blücher, 293p.
- Esteban, L.G., de Palacios, P.P., Casasús, A.G., Esteban, L.Y.G., Duran, I.L., Fernández, L., Labrador, Y.R.,

- Fernández, F.G., Maldonado, I.B. & Atalaya, A.C. 2002. *Anatomia e identificación de maderas de coníferas a nivel de especie*. Madrid, Mundi-prensa, 421p.
- Esteban, L.G., de Palacios, P.P., Casasús, A.G. & Fernández, F.G. 2004. Characterisation of the xylem of 352 conifers. *Investigación Agraria: Sistemas Y Recursos Forestais*, 13(3): 452-478.
- Fahn, A. 1985. *Anatomia vegetal*. Madrid, Pirámide, 599p.
- Falcon-Lang, H.J. 2000a. 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: 775-783.
- Falcon-Lang, H.J. 2000b. The relationship between 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. 2005. Intra-tree variability in wood anatomy and its implications for fossil wood systematics and paleoclimatic studies. *Palaeontology*, 48: 171-183.
- Falcon-Lang, H.J. & Cantrill, D.J. 2002. Terrestrial ecology of an Early Cretaceous high-latitude, volcanic archipelago, Byers Peninsula and President Head, South Shetlands, Antarctica. *Palaios*, 17: 535-549.
- Ferri, M.G., Menezes, N.L. de & Monteiro, W.R. 1981. *Glossário ilustrado de botânica*. São Paulo, Nobel, 197p.
- Font Quer, P. 1953. *Diccionario de botânica*. Barcelona, Labor, 1244p.
- Foster, A. 1938. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 65: 531-556.
- Foster, A. 1941. Comparative studies on the structure of the shoot apex in seed plants. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 68(6): 339-350.
- Gifford, E.M. & Foster, A.S. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3. ed., Nova York, W.H. Freeman, 626p.
- Gothan, W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. *Abhandlungen der Preussischen Geologischen Landesanstalt*, N.F., 44: 1-108.
- Grambast, L. 1952. Sur la signification des structures généralisées chez les Coniférales et la valeur des Protopinacées en tant que groupe. *Note à l'Académie des Sciences, Séance*, 235(23): 1533-1535.
- Grambast, L. 1954. Sur la présence d'une structure généralisée dans un bois de conifère d'âge tertiaire. In: CONGRÈS INTERNATIONALE DE BOTANIQUE, 8., 1954. *Rapports et communications...* Paris, p. 175-177.
- Grambast, L. 1960a. Étude d'un *Dadoxylon* permien du Congo Belge et remarques sur les *Dadoxylon* Permo-carbonifères des territoires à flore de Gondwana. *Annales du Musée Royal du Congo Belge, Série in-8°, Sciences Géologiques*, 30: 11-22.
- Grambast, L. 1960b. Évolution des structures ligneuses chez les Coniférophytes. *Bulletin de la Société Botanique de France, Mémoires*, 107: 30-41.
- Greguss, P. 1955. *Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy*. 1. ed., Budapest, Akadémiai Kiadó, v.1, p. 1-263.
- Greguss, P. 1972. *Xylotomy of the living conifers*. Budapest, Akadémiai Kiadó, 172p.
- Gris, A.M. 1872. Extrait d'un mémoire sur la moelle des plantes ligneuses. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, 5(14): 34-83.
- Guerra, M. 1975. Presença do gênero *Polysolenoxylon* na Formação Irati do Rio Grande do Sul. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1., 1975, Tucumán. *Actas...* Tucumán, APA. v.1, p. 371-400.
- Guerra, M. 1976. Uma nova madeira petrificada na Formação Irati do Rio Grande do Sul. *Ameghiniana*, 13(134): 254-267.
- Guerra-Sommer, M. 1977a. *Dammudoxylon* (Maheshwari) Maheshwari, 1972, um gênero ocorrente no Gondwana do Brasil. *Pesquisas*, 7: 131-144.
- Guerra-Sommer, M. 1977b. Comentário sobre a estrutura de *Vertebraria indica* (Royle) Schopf, 1965. *Boletín de la Asociación Latinoamericana de Paleobotánica y Palinología*, 4(1): 2-7.
- Holms, T. 1921. Morphological study of *Caria alba* and *Juglans nigra*. *Botanical Gazette*, 72: 375-389.
- IAWA, 1957. International glossary of terms used in wood anatomy. *Tropical Woods*, 107: 1-36.
- IAWA Committee, 2004. In: Richter, H.G., Grosser, D., Heinz, I., Garson, P.E. (Eds.). *Iawa list of microscopic features for softwood identification*. *Iawa Journal*, 25: 1-70.
- Jeffrey, E. C. 1912. The history comparative anatomy and evolution of the *Araucarioxylon* type. *Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences*, 48: 531-571.
- Koogan, A. & Houaiss, A. 2000. *Enciclopédia e Dicionário Ilustrado*. 4. ed. Rio de Janeiro, Delta, 1730p.
- Kräusel, R. 1917. Die Bedeutung der Anatomie lebender und fossiler Hölzer für die Phylogenie der Koniferen. *Naturwiss, Wochenschrift*, 16: 305-311.
- Kräusel, R. 1928. Fossile Pflanzenrest aus der Karruformation von Deutsch-Südwestafrika. In: Kräusel, R. 1950. *Versunkene floren. Eine Einführung in die Paläobotanik*. Frankfurt, Verlag, 152p.
- Kräusel, R. 1956. Hölzer aus dem südlichen Gebiet der

- Karru-Schichten Südwest-Afrikas. *Senckenbergiana Lethaea*, 37(5/6): 447-453.
- Kräusel, R. 1962. Antarctic fossil wood. Appendix. *Scientific Reports Geology*, 9: 133-140. (Trans-Antarctic Expedition 1955-1958).
- Kräusel, R. & Dolianiti, E. 1958. Gymnospermenhölzer aus dem paläozoikum brasiliens. *Palaeontographica* 104B(4/6): 115-137.
- Kräusel, R., Maithy, P.K. & Maheshwari, H.K. 1961. Gymnospermous wood with primary structures from Gondwana rocks – a review. *The Palaeobotanist*, 10(1/2): 97-107.
- Kribs, D.A. 1935. Salient lines of structural specialization in the rays of dicotyledons. *Botanical Gazette*, 96(3): 547-557.
- Kubart, B. 1924. Einige Bemerkungen über den diagnostischen Wert des Markkörpers bei Koniferenhölzern. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 42: 273-276.
- Kulkarni, S., Maithy, P.K. & Surange, K.R. 1971. On *Barakroxyton jhariense*. *The Palaeobotanist*, 18(3): 305-308.
- LaMarche, V.C. 1982. Sampling strategies. In: Hughes, M.K., Kelly, P.M., Pilcher, J.R., LaMarche, V.C. (Eds.). *Climate from tree rings*. Cambridge, Cambridge University Press, p. 2-6.
- Lepekhina, V.G. 1972. Woods of palaeozoic pycnoxylic gymnospermous with special reference to North Eurasia representatives. *Palaeontographica* 138B(1/4): 44-106.
- Lepekhina, V.G. & Yatsenko-Khmelevsky, A.A. 1966. Classification and nomenclature of woods of palaeozoic, pycnoxylic plants. *Taxon*, 15(2): 66-70.
- Lutz, A., Crisafulli, A. & Herbst, R. 2003. *Vladiloxylon troncosoi* nov. gen. et sp. (Cycadales) de La Formación La Ternera (Triásico Superior), 3ª Región, Chile. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, n.s., 5(1): 31-38.
- Maheshwari, H.K. 1965. Studies in the *Glossopteris* flora of India – 24. On two new species of fossil wood from the Raniganj Stage of Raniganj Coalfield, Bengal. *The Palaeobotanist*, 13(2): 148-152.
- Maheshwari, H.K. 1967. Studies in the *Glossopteris* flora of India – 28. On some fossil woods from the Raniganj Stage of Raniganj Coalfield, Bengal. *The Palaeobotanist*, 15(3): 243-257.
- Maheshwari, H.K. 1972. Permian wood from Antarctica and revision of some Lower Gondwana wood taxa. *Palaeontographica* 138B(1/4): 1-43.
- Maniero, J. 1951. *Parataxopitys brasiliensis* gen. n. sp. n. – Madeira nova do Permiano Inferior. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 23(1): 105-112.
- Marguerier, J. 1973. Paleoxylologie Du Gondwana Africain: étude et affinités du genre *Australoxylon*. *Paleontologie Africaine*, 16: 37-58.
- Mauseth, J.D. 1988. *Plant anatomy*. California, The Benjamin/Cummings Publishing Company, 560p.
- Meier, H. 1957. Discussion of the cell wall organization of tracheids and fibres. *Holzforschung*, 11(2): 41-46.
- Merlotti, S. 1994. *Lignitaeflora do Município de Pouso Redondo, SC, Formação Rio Bonito, Supergrupo Tubarão, Bacia do Paraná: considerações taxonômicas, filogenéticas, tafonômicas, paleoecológicas e bioestratigráficas*. Rio de Janeiro, 155p. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geologia, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- Merlotti, S. 1998a. *Retemedulloxylon*, novo lenho fóssil com medula diafragmada da Formação Rio Bonito, Estado de Santa Catarina, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*, 2(46/47): 27-44.
- Merlotti, S. 1998b. *Mussaeoxylon*, novo táxon gimnospermico do Gondwana brasileiro. *Acta Geologica Leopoldensia*, 21(46/47): 45-54.
- Merlotti, S. 1999. Um novo lenho gimnospermico da Formação Rio Bonito, Santa Catarina, Brasil – *Aterradoxylon solidum* gen. et sp. nov. *Pesquisas*, 26(2): 79-89.
- Merlotti, S. 2000. *Petalopitys rioclaensis*, uma nova espécie do grupo solenóide da Formação Irati, São Paulo, Brasil. *Acta Geologica Leopoldensia*, 23(51) 43-51.
- Merlotti, S. 2002. Dois novos taxa lenhosos da Formação Serra Alta (Permiano Superior, Bacia do Paraná) do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Universidade Guarulhos, Série Geociências*, 7(6): 5-14.
- Merlotti, S. 2009. Reavaliação taxonômica de lenhos das formações Irati e Serra Alta, Permiano Superior, Bacia do Paraná, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, 36(1): 11-21.
- Merlotti, S. & Kurzawe, F. 2006. Estudo taxonômico do gênero *Australoxylon* Marguerier 1973 com a descrição de *A. catarinensis* sp. Nov. para o Permiano Inferior, bacia do Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 9(1): 73-81.
- Metcalf, C.R. 1979. The stem. In: Metcalf, C.R. & Chalk, L. (Eds.). *Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction*. 2 ed., Oxford, Clarendon Press, v.1, p. 166-180.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1979. *Anatomy of the dicotyledons. Wood structure and conclusion of the general introduction*. 2 ed., Oxford, Clarendon Press, v.2, 297p.
- Monteiro, S.M. 1979. Contribuição ao estudo paleoxilológico da Formação Irati do Rio Grande do Sul. Porto

- Alegre, 143p. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- Monteiro, S.M. 1989. Ocorrência de um fragmento de caule tipo *Cordaite* no Gondwana do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1989. *Anais...* Curitiba, SBP, v.1, p. 151-161.
- Mussa, D. 1958. Conífera fóssil do Carbonífero Superior de Santa Catarina. *Boletim do Departamento Nacional de Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 182: 1-22.
- Mussa, D. 1978a. Estruturas vasculares iniciais em lignoespécimes gondwânicos interpretadas à luz das pesquisas ontogenéticas modernas. *Boletim do Instituto de Geociências*, 9: 95-104.
- Mussa, D. 1978b. *Brasilestiloxyton* e *Solenobrasilioxylon* dois novos gêneros gondwânicos da Formação Irati, Estado de São Paulo. *Boletim do Instituto de Geociências*, 9: 118-126.
- Mussa, D. 1980. Ocorrência do gênero *Antarcticoxylon* Seward, na Formação Irati (Permiano) do Estado de São Paulo. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA/CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 2/1., Buenos Aires. *Actas...* Buenos Aires, APA, v.4, p. 139-155.
- Mussa, D. 1982. *Lignitaflores permianas da Bacia do Paraná (Estados de São Paulo e Santa Catarina)*. São Paulo, 2 v., 463p. Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Geociências, Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo.
- Mussa, D. 1986a. As formas gondwânicas do grupo solenóide e sua distribuição estratigráfica. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 58(1): 61-88.
- Mussa, D. 1986b. Eustelos gondwânicos de medulas diafragmadas e sua distribuição estratigráfica. *Boletim do Instituto de Geociências*, 17: 11-26.
- Pant, D.D. & Singh, V.K. 1987. Xylotomy of some woods from Raniganj Formation (Permian), Raniganj Coalfield, India. *Palaeontographica* 203B(1/3): 1-82.
- Philippe, M. 1993. Nomenclature générique des trachéidoxyles fossiles mésozoïques à champs araucarioides. *Taxon*, 42: 74-80.
- Philippe, M. 1995. Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (NE-France). *Palaeontographica* 236B(1/3): 45-103.
- Philippe, M. & Bamford, M.K. 2008. A key to morphogenera used for Mesozoic conifer-like woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 148: 184-207.
- Phillips, E.W. 1948. Identification of softwoods by their microscopic structure. *Bulletin of Department of the Environment Building Research Establishment, Forest Products Research*, 22:1-56.
- Pires, E.F. & Guerra-Sommer, M. 2004. *Sommerxylon spiralosus* from Upper Triassic in southernmost Paraná Basin (Brazil): a new taxon with taxacean affinity. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76(3): 595-609.
- Prasad, M.N.V. 1982. An annotated synopsis of indian Palaeozoic gymnospermous woods. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 38: 119-156.
- Prasad, M.N.V. 1986. Xylotaphoflora of the Kamthi Formation, Indian Lower Gondwana with remarks on the biostratigraphic importance of its taphoflora. *Palaeontographica* 201B(5/6): 111-134.
- Prasad, M.N.V. & Chandra, S. 1980. *Palaeospiroxylon*, a new gymnospermous wood from Raniganj Coalfield, India. *The Palaeobotanist*, 26(3): 230-236.
- Rothert, W. 1899. Ueber parenchymatische Tracheiden und Harzgänge in der Mark von *Cephalotaxus*-Arten. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 17: 275-290.
- Schimper, W.P. 1870. *Paléontologie Végétale*. Paris, J. B. Baillière et Fils, v.2, 966p.
- Steinbock, H. 1926. Über den anatomischen Bau des Markkörpers einiger Koniferen-Hölzer. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 75(4/6): 65-84.
- Stewart, W.N. & Rothwell, G.W. 1993. *Paleobotany and the evolution of plants*. 2. ed. Cambridge, Cambridge University Press, 521p.
- Surange, K.R. & Maithy, P.K. 1962. Studies in the *Glossopteris* flora of India – 13. *Barakaroxylon*, a new genus of petrified wood from the Lower Gondwana of India. *The Palaeobotanist*, 10(1/2): 108-113.
- Surange, K.R. & Maithy, P.K. 1963. Studies in the *Glossopteris* flora of India – 14. Two new fossil woods from the Lower Gondwana of India. *The Palaeobotanist*, 11(1/2): 96-102.
- Trachtenberg, S. & Fahn, A. 1981. The mucilage cells of *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. Development, ultrastructure and mucilage secretion. *Botanical Gazette*, 142: 206-213.
- Vozenin-Serra, C. & Salard-Cheboldaëff, M. 1992. Les bois mineralisés Permo-triasiques de Nouvelle Calédonie. Implications phylogénétique et paléogéographique. *Palaeontographica* 225B(1/3): 1-25.
- Weaver, L., McLoughlin, S. & Drinnam, A.N. 1997. Fossil woods from the Upper Permian Bainmedart Coal Measures, northern Prince Charles Mountains, East Antarctica. *Journal of Australian Geology and Geophysics*, 16(5): 655-676.