

La Fm. Lastres del Kimmeridgiense de Asturias: Sedimentología y estudio paleobotánico inicial

The Lastres Fm. of the Kimmeridgian of Asturias: Sedimentology and preliminary paleobotanic study

M. VALENZUELA *, T. E. DÍAZ GONÁLEZ **, M. I. GUTIÉRREZ VILLARIAS **,
y C. SUÁREZ DE CENTI *

RESUMEN

El material objeto del presente estudio pertenece a cuatro sucesiones de la Formación Lastres del Jurásico de Asturias. Dicha formación, de edad Kimmeridgiense, que alcanza más de 500 m de espesor, representa la superposición vertical de pequeños sistemas deltaicos de dominio fluvial alimentados desde el W y SW, que desembocan en una subcuenca marginal restringida (lagoon) controlada tectónicamente.

Los restos se sitúan en facies de «áreas entre canales principales» (subambientes pantanosos con buen drenaje y canales abandonados), en las que aparecen tanto en posición de vida como arrastrados. La mayor parte de ellos presentan fenómenos acusados de transformación, en unos casos parcial por pirita y en la gran mayoría prácticamente total por carbonato.

Se establece que las muestras estudiadas referidas a ramas foliosas corresponden a *Brachyphyllum* Brongniart (1828) y las de leño fósil a dos géneros diferentes: *Protocupressinoxylon* Eckhold (1921) y *Agathoxylon* Hartig (1848). De la estructura del leño y de las características morfológicas de *Brachyphyllum*, parece deducirse que vivían bajo un paleoclima cálido y relativamente seco, sin acusadas fluctuaciones estacionales.

* Dpto. de Geología. Universidad de Oviedo.

** Dpto. de Biología de Organismos y Sistemas. Universidad de Oviedo.

Palabras clave: Anatomía, *Brachyphyllum*, *Protocupressinoxylon*, *Agathoxylon*, Kimmeridgiense, Paleoclimatología, Asturias, NO de España.

ABSTRACT

The studied vegetable remains belong to four different sections of the Jurassic (Kimmeridgian) Lastres Formation. This formation is more than 500 meters thick and is formed by vertically stacked deltaic sequences. Delta systems were small and fluvially dominated. They were fed from the W and SW and entered into a restricted tectonically controlled sub-basin (lagoon).

The vegetable remains are mainly located in interchannel well-drained swamps and within abandoned channels. They appear both in growth position and as dragged fragments. Most of them were partially to fully replaced by pyrite or carbonate during diagenesis.

It is concluded that the samples of foliated branches studied belong to *Brachyphyllum* Brongniart (1828) and those of fossilized wood, to *Protocupressinoxylon* Eckhold (1922) and *Agathoxylon* Hartig (1848). From the structure of the latter and from the morphological characteristics of the former, it can be deduced that they lived under a rather warm and relatively dry paleoclimate, without strong seasonal fluctuations.

Key words: Anatomy, *Brachyphyllum*, *Protocupressinoxylon*, *Agathoxylon*, Kimmeridgian, Paleoclimatology, Asturias, NW Spain.

INTRODUCCIÓN

La sucesión jurásica de Asturias consta de dos megasecuencias deposicionales separadas entre sí por una importante discontinuidad. La parte jurásica de la megasecuencia inferior, que comienza con el Trías, ha sido denominada Grupo Villaviciosa (Valenzuela, 1988), y tiene una edad comprendida entre el Hettangiense y el Bajociense Inferior. Se trata de una unidad principalmente carbonatada y margosa, que incluye las Formaciones Gijón y Rodiles (Valenzuela, García-Ramos & Suárez de Centi, 1986).

La segunda megasecuencia, denominada Grupo Ribadesella, de edad Jurásico Superior (al menos en parte Kimmeridgiense), está separada de la anterior por una discordancia con paleorrelieve, asociada a pulsaciones tectónicas distensivas que están comenzando a afectar al margen septentrional de la microplaca Ibérica. Consiste en una unidad esencialmente terrígena que comprende las Formaciones La Ñora, Vega, Tereñes y Lastres. Schudak (1987), a partir de datos de carofitas y algunos ostrácodos, data el Kimmeridgiense muy cerca de su base.

A lo largo de las unidades que constituyen el Grupo Ribadesella, son frecuentes los restos vegetales (restos de plantas, ramas y troncos, tanto en posi-

ción de vida como arrastrados), siendo la Fm. Lastres la que presenta una mayor abundancia.

La Fm. La Ñora está constituida en su mayoría por conglomerados silíceos. Representa inicialmente el relleno de un amplio paleovalle de orientación aproximada SW-NE, que una vez colmatado da paso a un sistema de abanicos aluviales. La Fm. Vega, de carácter fluvial, representa el equivalente lateral hacia el NE de la Fm. La Ñora, y consta de alternancias de conglomerados silíceos, areniscas, y lutitas, organizadas en ciclos granodecrecientes de espesor métrico. El depósito tuvo lugar en una llanura aluvial surcada por cauces fluviales efímeros de cierta sinuosidad. Por encima se sitúan los materiales de la Fm. Tereñes, sucesión lutítico margosa de tonos grises oscuros a negruzcos, con frecuentes capas y nódulos carbonatados, lumaquelas de bivalvos y gasterópodos, y algunos bancos areniscosos hacia la parte baja. Representa el relleno de una pequeña cuenca marginal restringida o lagoon, separada de mar abierto por un umbral de origen tectónico que impidió la entrada de fauna pelágica. La Fm. Lastres, que alcanza más de 500 m de espesor en los alrededores de Ribadesella, consta de alternancias de areniscas grises, beige y pardo-amarillentas, con cemento carbonatado, en capas de espesor variable, junto con limolitas, lutitas, margas, capas calcáreo-dolomíticas y términos margoso-lumaquéllicos con predominio de bivalvos, estos últimos en facies similares a las de la Fm. Tereñes. Localmente se encuentran algunos niveles conglomeráticos con cantos intra y/o extraformacionales, dispuestos por lo general en cuerpos canaliformes.

CARACTERÍSTICAS DE LA Fm. LASTRES

La edad de la Formación es Malm (al menos Kimmeridgiense), a juzgar por la fauna de ammonites encontrada en los alrededores de La Atalaya (Ribadesella), dentro de la parte alta de la sucesión: *Aspidoceras longispinum* y *Aulacostephanus cf. eudoxus* (Dubar, 1925; Dubar & Mouterde, 1957). En estos últimos años, Olóriz et al. (1988), en base al descubrimiento de un nuevo ejemplar de ammonites en el tramo 19 de la sección de «Arroyo Solero», clasificado como *Eurasenia sp. aff. manicata* (Schneid), identifican aquí por primera vez la parte alta del Kimmeridgiense Inferior (sensu gallico); esta última datación representa, por el momento, la más baja conocida del Jurásico Superior en el margen septentrional de la subplaca ibérica.

Dentro de los pequeños sistemas fluvio-deltaicos, cuya superposición vertical generó la sucesión eminentemente terrígena que conocemos con el nombre de Fm. Lastres, se identificaron diversos subambientes (Valenzuela, 1988). Así, se reconocieron aquí términos de llanura aluvio-deltaica, frente deltaico, y prodelta, intercalados con los del lagoon, que actúa en este caso como cuenca receptora o lugar de acumulación final de los aportes (subcuenca marginal).

Dentro de la llanura aluvio-deltaica, la mayoría de las facies representadas pertenecen a la llanura deltaica inferior, aunque en ocasiones aparecen algunas de la superior, o incluso del tránsito de esta última con la llanura aluvial. Se han identificado facies que corresponden a canales principales, depósitos de desembocamiento y áreas entre los canales, bahías, marismas, términos lacustres *s.l.*, y pantanos con buen drenaje y canales abandonados.

Parte de los cuerpos areniscosos más gruesos de la Fm. Lastres corresponden a depósitos del frente deltaico (facies de barra de desembocadura de canal, o de transición entre aquélla y éste). Dado que la instalación del frente deltaico tuvo lugar sobre un amplio lagoon sin gran influencia del oleaje o de las corrientes de marea, las acumulaciones de sedimentos en las desembocaduras de los canales se conservan prácticamente intactas después del depósito.

Las facies del prodelta son alternancias de capas muy delgadas de areniscas de grano muy fino y limolitas, con lutitas grises oscuras. La bioturbación nunca es aquí intensa, permitiendo la conservación del aspecto laminado característico. La macrofauna, principalmente de bivalvos, aparece dispersa. El paso de estos términos a los de lutitas y margas lumaquéllicas (facies «tipo Tereñes»), propios del lagoon en el que están incluidos, oscila de gradual a neto.

Las facies pertenecientes al ambiente de lagoon son margas, lutitas margosas grises oscuras a negras, y calizas en lentejones y capas delgadas, algunas de estas últimas muy continuas lateralmente, con acumulaciones lumaquéllicas de diverso carácter, principalmente de bivalvos y gasterópodos.

Se interpreta esta unidad como el resultado de la superposición vertical de múltiples sistemas fluvio-deltaicos de pequeño tamaño, que desembocaban en la misma cuenca restringida en la que se acumuló la Fm. Tereñes (lagoon separado del mar abierto por un umbral de control tectónico en relación con procesos distensivos de rifting); no obstante, aquí hubo ya comunicaciones esporádicas con el mar abierto, permitiendo la entrada de algún ammonites, que fue de gran utilidad para la datación de la serie (Olóriz et al., 1988).

Aparte de la escasa fauna de ammonites han aparecido numerosas variedades de bivalvos, además de gasterópodos, ostrácodos, foraminíferos, huesos de reptiles, algas, restos de peces, etc. La relación detallada de los restos fósiles de invertebrados que han aparecido hasta el momento actual dentro de la Formación, puede consultarse en Dubar (1925), Almela, Ríos & Revilla (1955), Dubar & Mouterde (1957), Almela & Ríos (1962), Ramírez del Pozo (1969), Suárez Vega (1974) y Olóriz et al. (1988).

Las huellas de actividad orgánica son abundantes. Entre ellas se han identificado las siguientes: *Thalassinoides suevicus*, *Thalassinoides paradoxicus*, *Pelecypodichnus* sp., *Planolites* sp., *Diplocraterion parallelum*, *Arenicolites* sp., *Gyrochorte comosa*, *Rhizocorallium jenense*, *Rhizocorallium irregulare*, *Teichichnus* sp., *Monocraterion* sp., *Cylindrichnus* sp., coprolitos de vertebrados, pistas onduladas, *Fuersichnus comunis*, *Muensteria* sp., *Ophiomorpha saxonica*, etc. (Valenzuela, 1988).

El estudio de los afloramientos costeros de estas sucesiones fluvio-deltaicas del Kimmeridgiense, han proporcionado gran cantidad y variedad de icnitas de dinosaurios pertenecientes tanto a Therópodos como a Ornitópodos y Saurópodos (García-Ramos & Valenzuela, 1977 y 1981; Valenzuela, 1988; Valenzuela *et al.*, 1986 y Valenzuela, García-Ramos & Suárez de Centi, 1988). Las mayores concentraciones de icnitas de dinosaurios se dan dentro de ambientes de llanura deltaica de la Fm. Lastres (Valenzuela *et al.* 1986), concretamente en facies ricas en fango pertenecientes a canales distributarios abandonados. Existe en este caso un claro predominio de huellas de cuadrúpedos (en su mayor parte saurópodos) sobre las de bípedos.

Estos canales de sustrato arenoso compacto y relleno final de fango bajo una pequeña lámina de agua, representan aquí el único lugar de paso de los reptiles hacia el interior del lagoon. Las bahías interdistributarios y las zonas pantanosas mal drenadas, debían de representar trampas mortales por enterramiento en fango, o zonas problemáticas para el desplazamiento.

La elevada proporción y variedad de icnitas conservadas en esta región es característica de zonas intertropicales, especialmente si están sometidas a un clima cálido y húmedo, como supone Leonardi (1989).

MATERIAL ESTUDIADO

El material objeto del presente estudio pertenece a cuatro sucesiones de la Formación Lastres: Oles-W, Arroyo Solero, Tereñes-El Faro y Borines. Fig. 1

Para la localización de las muestras en columna se ha seguido la nomenclatura utilizada en las columnas estratigráficas de Valenzuela (1988) Fig.2:

Arroyo Solero (Fig.3): muestras FCOMA0120 y FCOMA0121 recolectadas en el tramo F14; muestras FCOMA0126, FCOMA0127, FCOMA0128, FCOMA0129, FCOMA0137, FCOMA0138 y FCOMA0139, en el tramo 19 de la serie, en el mismo tramo en que apareció el ammonites mencionado en Olóriz *et al.* (1988).

Tereñes-El Faro (Fig. 4): muestras FCOMA0150 y FCOMA0151 recogidas en el tramo 17.

Borines: muestra FCOMA0165.

Oles-W (Fig. 5): FCOMA0107, FCOMA0108, FCOMA0109, FCOMA0110, FCOMA0111, FCOMA0113 y FCOMA0114, muestras de troncos recogidas a lo largo del tramo 8 de la serie.

Las muestras FCOMA0120, FCOMA0121 y FCOMA0129, corresponden a troncos en posición de vida. Las demás se obtuvieron en troncos arrastrados más o menos fragmentados (algunos con 11 m de longitud).

La mayor parte de los troncos de árboles que aparecen en la Fm. Lastres presentan fenómenos acusados de transformación, en unos casos parcial por piritita, y en muchos otros prácticamente total por carbonato; en ocasiones, el material leñoso se ha convertido a su vez en azabache. Este cambio diagenético

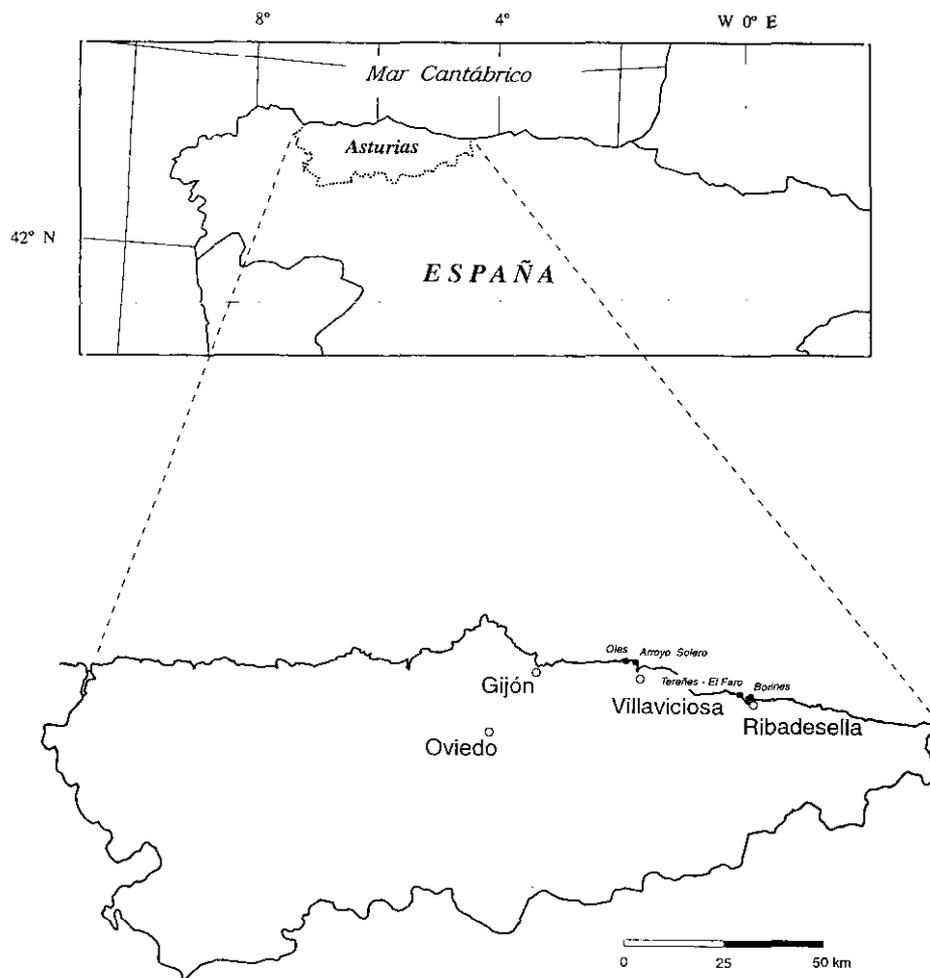


FIG. 1.—Esquema de situación.

FIG. 1.—Schematic map showing the location of the studied localities.

co es debido a la litología, no sólo de las facies que engloban estos restos, sino también de las situadas por encima y por debajo de ellas, ya que pueden favorecer una mayor o menor circulación de soluciones a su través, modificando la composición de los troncos.

Los restos vegetales aparecen en la Fm. Lastres en diversos subambientes. Dentro de las facies de canales, en las que su relleno arenoso incorpora también a veces restos vegetales muy fragmentados y fragmentos de troncos; éstos alcanzan las mayores concentraciones hacia la parte más superior y de grano más fino de los mismos, que representa las etapas de abandono.

LEYENDA DE LA FM. LASTRES

ICNOFAUNA Y BIOTURBACION

- BURROWS VERTICALES
- BURROWS HORIZONTALES
- BURROWS OBLICUOS
- BITURBACION LIGERA
- BITURBACION MEDIA
- BITURBACION INTENSA
- PERFORACIONES ORGANICAS (BORINGS)
- DEFORMACIONES DE PISADA DE DINOSAURIOS
- HUELLAS DE PISADA DE D. TRIDACTILOS
- HUELLAS DE PISADA DE D. CUADRUPEDOS
- RASTRO DE PISADAS DE DINOSAURIOS

FLORA

- RESTOS VEGETALES
- TRONCOS ARRASTRADOS
- ARBOLES EN POSICION DE VIDA
- RAICES
- PLANTAS

CICLICIDAD

- SECUENCIA POSITIVA
- SECUENCIA NEGATIVA

ESTRUCTURAS INORGANICAS

- LAMINACION PARALELA
- LAMINACION CRUZADA DE BAJO ANGULO
- ESTRATIF. CRUZADA EN SURCO A PEQUEÑA ESCALA
- ESTRATIF. CRUZADA EN SURCO A MEDIANA ESCALA
- ESTRATIFICACION CRUZADA DEFORMADA
- RIPPLES EN GENERAL
- RIPPLES EN GENERAL
- LENTES DE RIPPLES
- RIPPLES EN EL TECHO DE CAPAS
- RIPPLES DE OLAJE
- RIPPLES DE CRESTAS APLANADAS
- LOAD-CASTED RIPPLES
- ACRECION LATERAL
- ESCAPE DE FLUIDOS
- ACUÑAMIENTOS DE CAPAS
- DEFORMACIONES DE CARGA
- PILLOWS
- SLUMPING
- GRIETAS DE RETRACCION (SINERESIS O DESECACION)
- GUTTER-CAST
- CANALES
- GROOVE-MARKS
- FLUTE-MARKS
- GRADACION POSITIVA
- GRADACION NEGATIVA
- MEGARIPPLES

LITOLOGIAS

- LUTITAS
- LUTITAS CON FAUNA
- LIMOLITAS Y AREN DE GRANO MUY FINO
- ARENISCAS (GRANO FINO, MEDIO)
- ARENISCAS (GRANO GRUESO Y MUY GRUESO)
- AREN. CONGLOMERATICAS Y CONGL. ARENOSOS
- CALIZAS
- CALIZAS LIMOSAS
- CALIZAS ARENOSAS

FAUNA

- FAUNA EN GENERAL
- FAUNA DE CONCHA FINA
- FAUNA DE CONCHA GRUESA
- LAMELIBRANQUIOS
- OSTRACODOS
- GASTEROPODOS
- RESTOS DE PECES
- AMMONITES

ICNOGENEROS

- PLANOLITES
- CHONDRITES
- THALASSINOIDES
- OPHIOMORPHA
- PELECYPODICHNUS
- ARENICOLITES
- DIPLOCRATERION
- RHIZOCORALLIUM

TIPOS DE CONTACTOS

- SUPERFICIES EROSIVAS
- CONTACTO GRADUAL
- CONTACTO NETO

COMPONENTES Y OTROS

- NODULOS
- PIRITA
- SIDERITA
- CARBONATO
- NODULOS DE METEOR DIFERENTE
- METEORIZACION ALVEAR
- NODULOS MICRITICOS
- CAPAS MICRITICAS NODULOSAS
- CLASTOS SILICEOS
- CLASTOS BLANDOS
- CLASTOS CARBONATADOS
- GRIETAS DE DELOMITIZACION
- J.L. MUESTRAS

PALEOCORRIENTES

- CRESTAS DE RIPPLES SIMETRICOS
- EJES DE CANALES
- GROOVE-MARKS Y SCOURS
- FRAGMENTOS DE VEGETALES
- CONCHAS DE BIVALVOS
- PELECYPODICHNUS
- EJES DE SURCOS
- RIPPLES DE CORRIENTE
- FLUTE-MARKS

Fig. 2.—Leyenda de las figuras 3, 4 y 5.

FIG. 2.—Legend of symbols used in figures 3, 4 and 5.

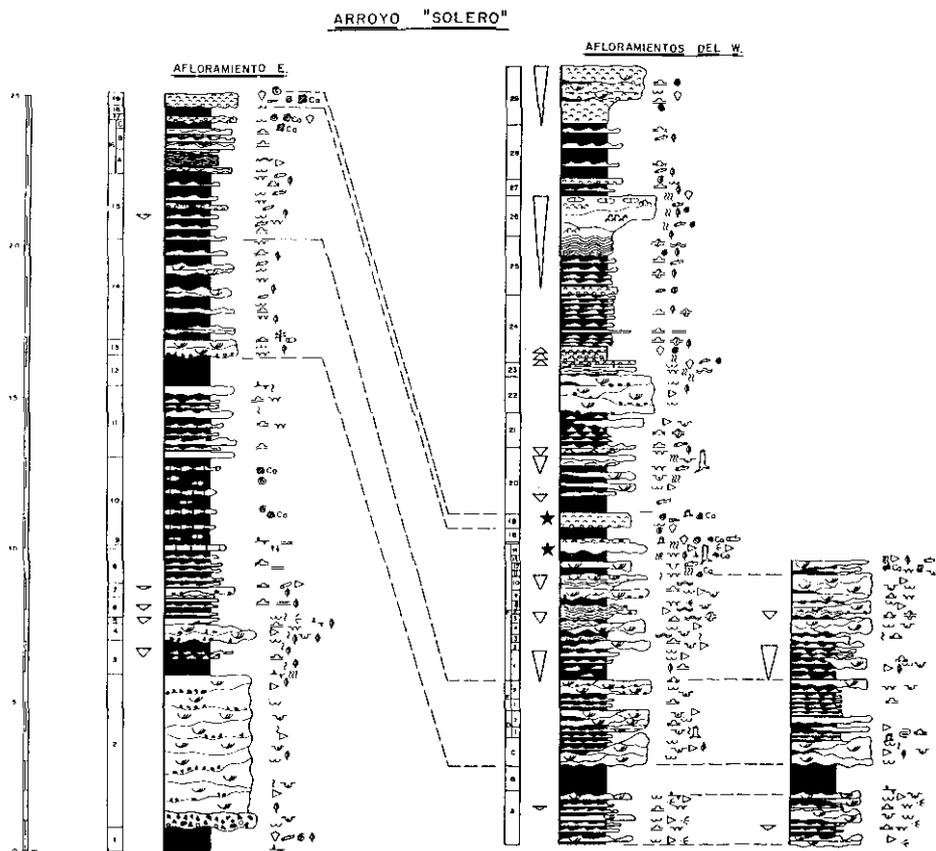


FIG. 3.—Columna estratigráfica parcial de la sección de «Arroyo Solero». Valenzuela (1988).

FIG. 3.—Partial stratigraphic log of «Arroyo Solero» section. Valenzuela (1988).

Tanto las facies de bahías, como los términos de lagoon, pueden contener fragmentos de troncos vegetales flotados. En las facies de marismas son frecuentes las huellas de raíces y los restos vegetales.

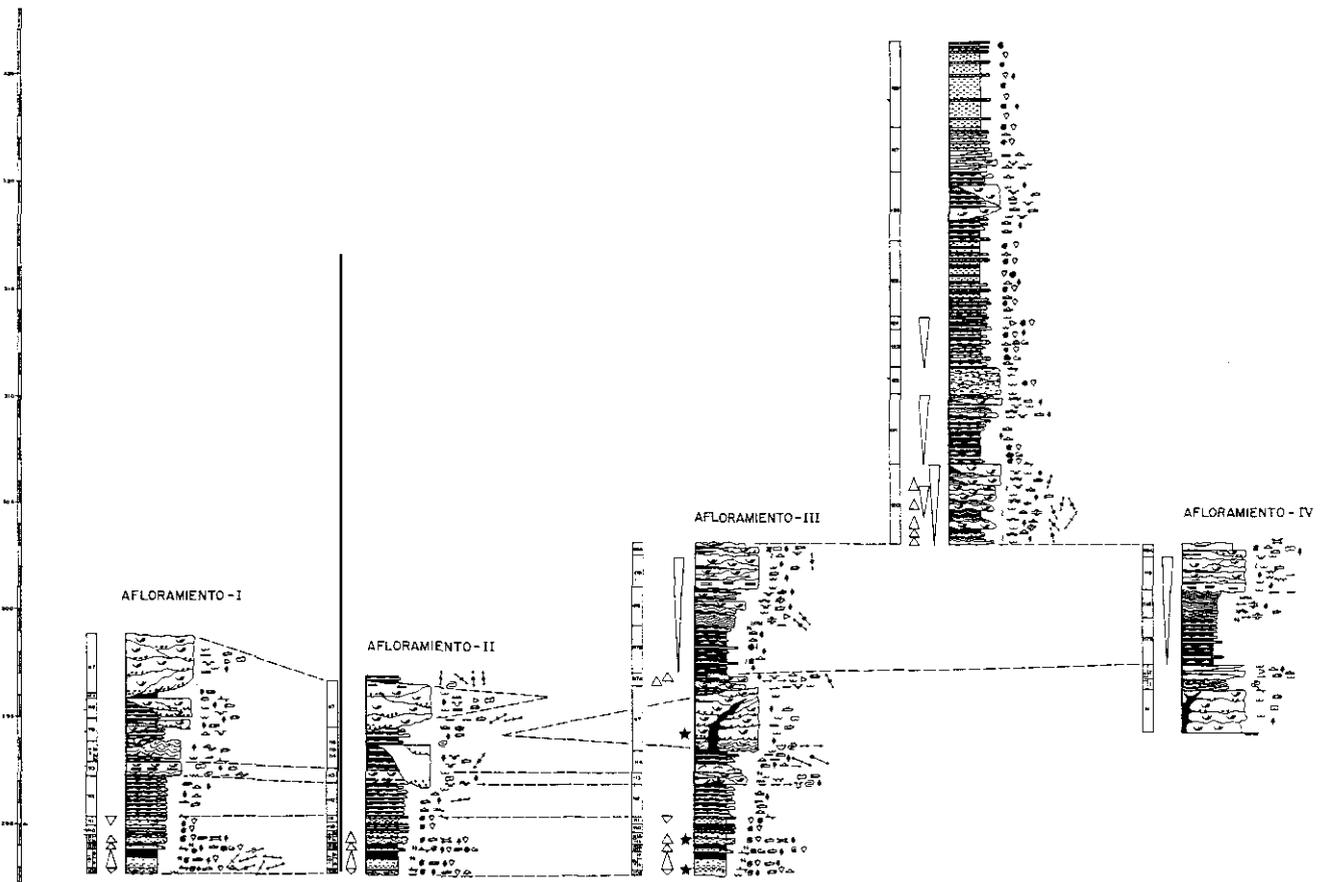
En cuanto a los pantanos con buen drenaje y canales abandonados, uno de los rasgos más característicos de este subambiente es la presencia de troncos de árboles, tanto en posición de vida como arrastrados, y de troncos en conexión orgánica con raíces. Los restos vegetales de todo tipo, y las huellas de pisadas de dinosaurios, son también aquí abundantes.

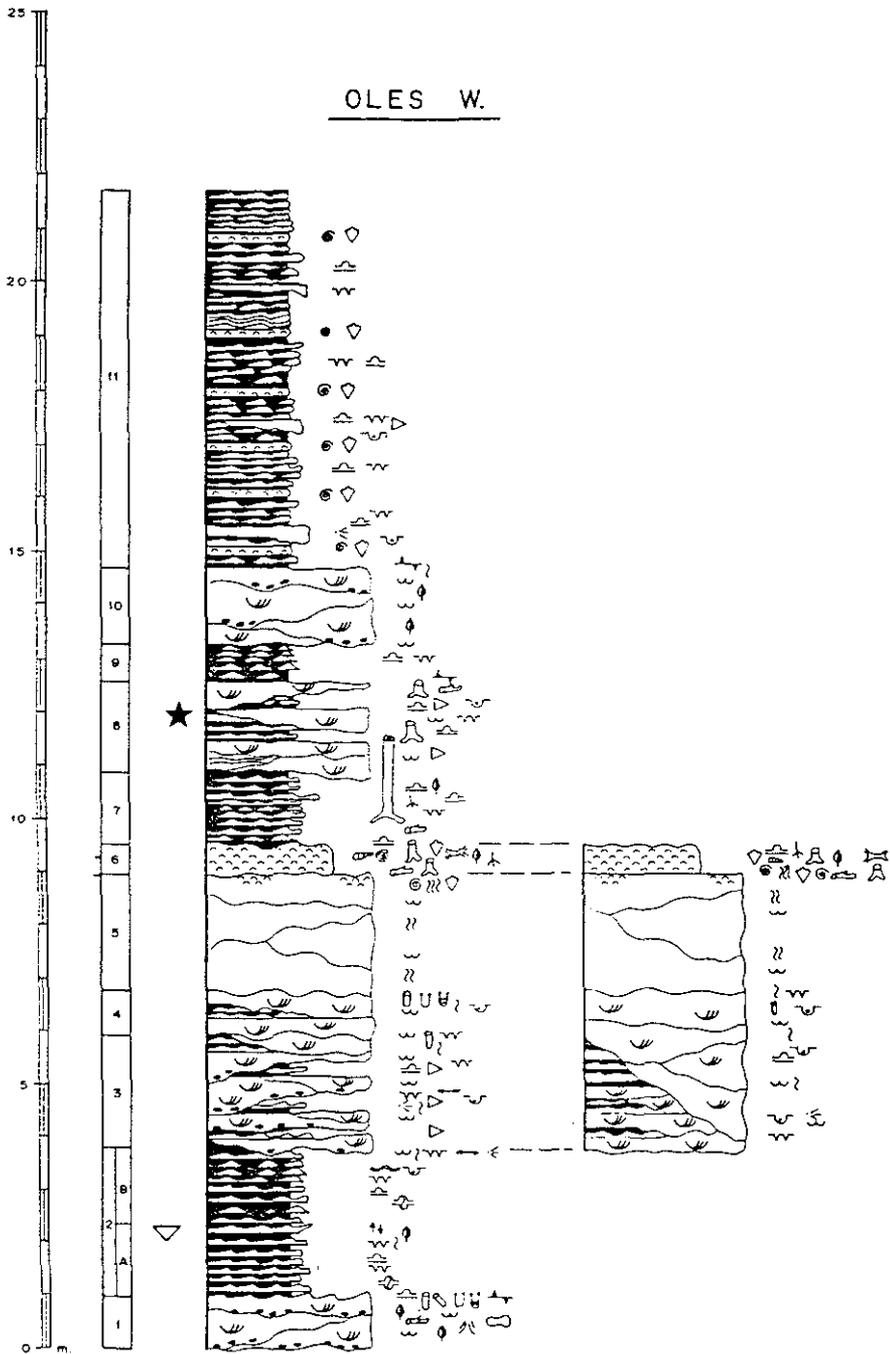
Uno de los mejores ejemplos de colonización por vegetación arbórea del techo de un canal, y de las zonas más deprimidas adyacentes al mismo, se apre-

FIG. 4.—Columnas estratigráficas parciales de la sección de «Tereñes-El Faro». Valenzuela (1988).

FIG. 4.—Partial stratigraphic logs of «Tereñes-El Faro» section. Valenzuela (1988).

TEREÑES - EL FARO





cia en los tramos 6, 7 y 8 de la sección de Oles W, que son correlacionables lateralmente con los tramos 11 a 20 de la de Arroyo Solero W.

METODOLOGÍA

Para el estudio anatómico se han realizado láminas delgadas (secciones transversales y longitudinales), procediéndose en algunos casos a la tinción de carbonatos según el método de Dickson (1965).

Se han realizado las observaciones en un fotomicroscopio ZEISS, y se han tomado microfotografías en distintas visiones (transversales, tangenciales y radiales).

Los caracteres analizados se reflejan en las Tablas 1 y 2.

DESCRIPCIÓN E IDENTIFICACIÓN DE LAS MUESTRAS

Una de las muestras analizadas contiene fragmentos de ramas con hojas pequeñas, mientras que el resto corresponden a fragmentos de troncos, todos ellos permineralizados. La primera corresponde a *Brachyphyllum* Brongniart y el leño fósil a dos taxones diferentes: *Protocupressinoxylon* Eckhold y *Agathoxylon* Hartig. A continuación se realiza una descripción de los mismos.

- *BRACHYPHYLLUM* BRONGNIART (1828)
[Orden Coniferales, Clase Coníferas, Gimnospermas]

1. *Estudio de la morfología externa* (Fig. 6)

Se trata de una muestra recogida en Borines (FCOMA0165) en la que aparecen restos de ejes terminales (ramas) con un diámetro de 1,5 mm, portadores de hojas pequeñas (micrófilos), imbricadas y fuertemente aplicadas contra los ejes, con disposición espiralada, probablemente con una filotaxis 2/5.

Dichas hojas presentan forma piramidal, su longitud es de 1,5-1,7 mm ($X = 1,57$ mm), la parte libre tiene una longitud de 0,29-0,5 mm ($X \approx 0,35$ mm) siendo más corta y de anchura inferior en la parte basal. El ápice está recurvado hacia el eje.

Sobre otros ejes aparecen unas estructuras de aspecto globoso que hasta el momento no hemos identificado.

FIG. 5.—Columna estratigráfica parcial de la sección de «Oles W». Valenzuela (1988).

FIG. 5.—Partial stratigraphic log of «Oles W» section. Valenzuela (1988).

TABLA 1 (<i>Protocupressinoxylon</i> Eckhold) (N.C. : no condificable)									
CARACTERES	Muestras: FCOMA0120 FCOMA0121	Muestras: FCOMA0126, FCOMA0127 FCOMA0128	Muestra: FCOMA0129	Muestras: FCOMA0137 FCOMA0138 FCOMA0139	Muestra: FCOMA0107	Muestras: FCOMA0108 FCOMA0109	Muestras: FCOMA0110 FCOMA0111	Muestras: FCOMA0113 FCOMA0114	Conjunto de muestras
Grosor de las bandas de células anchas (*) (mm)	N.C.	1,67 - 2,03 ($\bar{X}=1,85$)	N.C.	2,27 - 2,60 ($\bar{X}=2,43$)	N.C.	N.C.	N.C.	4,35	1,67 - 4,35 ($\bar{X}=2,88 / \sigma_{\bar{x}}=1,30$)
Grosor de las bandas células estrechas (**) (mm)	N.C.	0,15 - 0,28 ($\bar{X}=0,23$)	N.C.	0,15 - 0,20 ($\bar{X}=0,18$)	N.C.	N.C.	0,15 - 0,23 ($\bar{X}=0,19$) (6 cél. grosor)	0,18 - 0,25 ($\bar{X}=0,21$) (10 cél. grosor)	0,15 - 0,28 ($\bar{X}=0,20 / \sigma_{\bar{x}}=0,03$) (6 - 10 cél. grosor)
Forma de las traqueidas en sección transversal	Poligonales a \pm cuadradas	\pm cuadradas (isodiamétricas)	Poligonales a \pm cuadradas	Poligonales a \pm cuadradas	N.C.	N.C.	Poligonales a \pm cuadradas	Poligonales a \pm cuadradas	De poligonales a \pm cuadradas (isodiamétricas)
Diámetro radial de las traqueidas en sección transversal y sin pared (en μ m)	10 - 17 ($\bar{X}=13,5$)	20 - 40 ($\bar{X}=27,3$)(*) 7 - 17 ($\bar{X}=12,5$)(**)	25 - 40 ($\bar{X}=30$)	20 - 35 ($\bar{X}=25,6$)(*) 5 - 18 ($\bar{X}=9,5$)(**)	N.C.	N.C.	15 - 35 ($\bar{X}=25,6$)(*) 10 - 22 ($\bar{X}=14,4$)(**)	17 - 35 ($\bar{X}=21,8$)(*) 10 - 18 ($\bar{X}=14,3$)(**)	15 - 40 ($\bar{X}=26,1 / \sigma_{\bar{x}}=2,9$)(*) 5 - 22 ($\bar{X}=12,8 / \sigma_{\bar{x}}=2,0$)(**)
Diámetro tangencial de las traqueidas en sección transversal y sin pared (en μ m)	5 - 15 ($\bar{X}=11,1$)	17 - 35 ($\bar{X}=27,5$)(*) (5-) 10 - 21 ($\bar{X}=14$)(**)	18 - 35 ($\bar{X}=27,3$)	20 - 35 ($\bar{X}=27$)(*) 10 - 15 ($\bar{X}=13$)(**)	N.C.	N.C.	24 - 34 ($\bar{X}=30$)(*) 15 - 30 ($\bar{X}=23,9$)(**)	17 - 30 ($\bar{X}=23,4$)(*) 13 - 25 ($\bar{X}=18,3$)(**)	17 - 35 ($\bar{X}=27,0 / \sigma_{\bar{x}}=2,3$)(*) (5-) 10 - 30 ($\bar{X}=16,0 / \sigma_{\bar{x}}=5,1$)(**)
Presencia de mentos entre las traqueidas	NO	NO	NO	NO	N.C.	N.C.	NO	NO	NO
Número de radios en el mm horizontal, en sección transversal	10	8	8	9	N.C.	N.C.	7	10	7 - 10 ($\bar{X}=8,67 / \sigma_{\bar{x}}=1,21$)
Elementos secretores	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
Parénquima vertical	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO	NO
Grosor radios(μ m) / grosor traqueidas (Sección transversal)	Más estrechos que traqueidas	10 - 14 ($\bar{X}=11,4$) Más estrechos que traqueidas	10 - 15 ($\bar{X}=13$) Más estrechos que traqueidas	8 - 16 ($\bar{X}=11$) Más estrechos que traqueidas	N.C.	N.C.	Más estrechos que traqueidas	Más estrechos que traqueidas	8 - 16 ($\bar{X}=11,8 / \sigma_{\bar{x}}=1,06$) Más estrechos que traqueidas
Nº de traqueidas entre 2 radios (Sección transversal)	2 - 8 ($\bar{X}=5,4$)	4 - 8 ($\bar{X}=5,75$)	4 - 9 ($\bar{X}=6,75$)	2 - 11 ($\bar{X}=6,5$)	N.C.	N.C.	5	(1-) 3 - 10 ($\bar{X}=6$)	(1-) 2 - 11 ($\bar{X}=5,9 / \sigma_{\bar{x}}=0,66$)
Tipo de puntaduras de las traqueidas en sección radial	Mixtas	Mixtas	N.C.	Mixtas	Mixtas	Mixtas	N.C.	N.C.	Mixtas
Diámetro de las puntaduras de las traqueidas en sección radial (μ m)	9 - 14 ($\bar{X}=10,5$)	10 - 14 ($\bar{X}=11,5$)	N.C.	8 - 15 ($\bar{X}=11,2$)	12 - 14 ($\bar{X}=13,5$)	9,5 - 11 ($\bar{X}=10,3$)	N.C.	N.C.	8 - 15 ($\bar{X}=11,4 / \sigma_{\bar{x}}=1,27$)

TABLA 1.—Caracteres anatómicos estudiados en *Protocupressinoxylon* Eckhold.
 TABLE 1.—Anatomical characters of *Protocupressinoxylon* Eckhold.

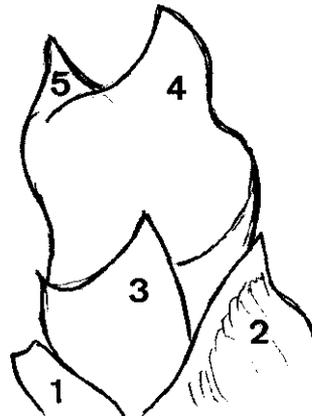
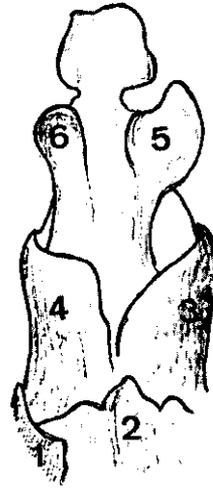
Diámetro de las aperturas de las punteaduras de las traqueidas en sección radial (μm)	2 - 4 ($\bar{X}=3,5$)	3 - 6 ($\bar{X}=4,4$)	N.C.	4 - 6 ($\bar{X}=4,7$)	3 - 4 ($\bar{X}=3,6$)	2 - 4 ($\bar{X}=3,5$)	N.C.	N.C.	2 - 6 ($\bar{X}=3,94 / \sigma_{n-1}=0,57$)
Abundancia de punteaduras (n° punteaduras / $60\mu\text{m}$)	4 - 5 ($\bar{X}=4,7$)	4 - 5 ($\bar{X}=4,4$)	N.C.	3,5 - 6 ($\bar{X}=4,7$)	4 - 5 ($\bar{X}=4,25$)	4 - 5 ($\bar{X}=4,5$)	N.C.	N.C.	3,5 - 6 ($\bar{X}=4,51 / \sigma_{n-1}=0,19$)
Diámetro punteaduras / diámetro traqueidas (sección radial)	Más estrechas que las traqueidas	Más estrechas que las traqueidas	N.C.	En general más estrechas que las traqueidas	En general más estrechas que las traqueidas	Más estrechas que las traqueidas	N.C.	N.C.	En general más estrechas que las traqueidas
Disposición de las punteaduras en las traqueidas	Uniseriadas, por zonas	Uniseriadas, por zonas	N.C.	Uniseriadas, por zonas	Uniseriadas, por zonas	Uniseriadas, por zonas	N.C.	N.C.	Uniseriadas, por zonas
Tipos de radios medulares (homogéneos ó heterogéneos)	Homogéneos	Homogéneos	N.C.	Homogéneos	Homogéneos	Homogéneos	N.C.	N.C.	Homogéneos
Tipo de punteaduras de los campos de cruce	Cupresoides	Cupresoides	N.C.	Cupresoides	Cupresoides	Cupresoides	N.C.	N.C.	Cupresoides
N° punteaduras de los campos cruce	(1-) 2 - 4	4	N.C.	4	(1-) 2 - 4 (-5)	2 - 4 (-5)	N.C.	N.C.	(1-) 2 - 4 (5)
Disposición de las punteaduras en los campos de cruce	Columnas	Columnas	N.C.	Columnas	Rombos o columnas	Rombos o columnas	N.C.	N.C.	Rombos o columnas
Altura de las células de los radios (μm) en sección radial	10 - 15 ($\bar{X}=12,6$)	15 - 30 ($\bar{X}=22,9$)	N.C.	18 - 35 ($\bar{X}=25,5$)	13 - 30 ($\bar{X}=19,1$)	13 - 28 ($\bar{X}=20,8$)	N.C.	N.C.	10 - 35 ($\bar{X}=20,18 / \sigma_{n-1}=4,86$)
Anchura de las células de los radios (μm) en sección radial	45 - 53 ($\bar{X}=48,3$)	80 - 103 ($\bar{X}=92,6$)	N.C.	100 - 155 ($\bar{X}=126$)	N.C.	80 - 165 ($\bar{X}=109,7$)	N.C.	N.C.	45 - 165 ($\bar{X}=94,15 / \sigma_{n-1}=33,47$)
Paredes de las células de los radios	Lisas	Lisas	N.C.	Lisas	Lisas	Lisas	N.C.	N.C.	Lisas
Punteaduras en las paredes tangenciales y horizontales de las células de los radios, en sección radial	NO	NO	N.C.	NO	NO	NO	N.C.	N.C.	NO
Anchura de los radios (sección tangencial)	N.C.	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	Uniseriados	N.C.	Uniseriados
Altura (n° de células) de los radios (sección tangencial)	N.C.	2 - 7 (-9) ($\bar{X}=4,6$)	(1-) 2 - 6 ($\bar{X}=3,3$)	2 - 7 ($\bar{X}=4,4$)	(1-) 2 - 7 (-8) ($\bar{X}=4,0$)	1 - 6 ($\bar{X}=4,0$)	2 - 7 (-9) ($\bar{X}=4,4$)	N.C.	1 - 7 (-9) ($\bar{X}=4,12 / \sigma_{n-1}=0,47$)
Forma de las células de los radios (sección tangencial)	N.C.	\pm cuadradas a rectangulares (ángulos redondeados)	\pm rectangulares (ángulos redondeados)	Rectangulares (ángulos redondeados)	Rectangulares a casi cuadradas (ángulos redondeados)	Rectangulares a casi cuadradas (ángulos redondeados)	Rectangulares (ángulos redondeados)	N.C.	Rectangulares a \pm cuadradas (ángulos redondeados)
N° de radios / mm^2 (sección tangencial)	N.C.	73 - 75	70	N.C.	88 - 90	N.C.	50 - 51	N.C.	50 - 90 ($\bar{X}=70,87 / \sigma_{n-1}=15,85$)
N° de radios en el mm horizontal (sección tangencial)	N.C.	10	10	8 - 10	10	10	7	N.C.	7 - 10 ($\bar{X}=9,33 / \sigma_{n-1}=1,21$)

(Continuación)

TABLA 2 (<i>Agathoxylon</i> Hartig) (N.C. : no codificable)	
CARACTERES	Muestras: FCOMA0150 y FCOMA0151
Grosor de las bandas de células anchas (*) (mm)	N.C.
Grosor de las bandas células estrechas (**) (mm)	0,06 (4 células de grosor)
Forma de las traqueidas en sección transversal	Rectangulares a ± cuadradas (isodiamétricas)
Diámetro radial de las traqueidas en sección transversal y sin pared (en µm)	20 - 38 ($\bar{X}=26,7 / \sigma_{n-1}=5,76$) (*) 10 - 20 ($\bar{X}=13,9 / \sigma_{n-1}=4,78$) (**)
Diámetro tangencial de las traqueidas en sección transversal y sin pared (en µm)	15 - 30 ($\bar{X}=22,3 / \sigma_{n-1}=3,82$) (*) 13 - 26 ($\bar{X}=19,6 / \sigma_{n-1}=3,71$) (**)
Presencia de meatos entre las traqueidas	SI
Número de radios en el mm horizontal, en sección transversal	8 - 9
Elementos secretores	NO
Parénquima vertical	NO
Grosor radios(µm) / grosor traqueidas (Sección transversal)	11 - 17 ($\bar{X}=13 / \sigma_{n-1}=2,7$) (Más estrechos que traqueidas)
Nº de traqueidas entre 2 radios (Sección transversal)	(1 -) 3 - 6 (-7) ($\bar{X}=5,1 / \sigma_{n-1}=1,21$)
Tipo de punteaduras de las traqueidas en sección radial	Araucarianas
Diámetro de las punteaduras de las traqueidas en sección radial (µm)	14 - 23 ($\bar{X}=17,9 / \sigma_{n-1}=2,29$)
Diámetro de las aperturas de las punteaduras de las traqueidas en sección radial (µm)	5 - 8 ($\bar{X}=6,4 / \sigma_{n-1}=0,8$)
Abundancia de punteaduras (nº punteaduras / 60µm)	8 - 10 ($\bar{X}=9$)
Diámetro punteaduras / diámetro traqueidas (sección radial)	En general más estrechas que las traqueidas
Disposición de las punteaduras en las traqueidas	Uniseriadas en columna o biseriadas, alternas y por zonas
Tipos de radios medulares (homogéneos ò heterogéneos)	Homogéneos
Tipo de punteaduras de los campos de cruce	Podocarpoides
Tipo de campos de cruce	Araucarioides
Nº punteaduras de los campos cruce	2 - 8 ($\bar{X}=4,85 / \sigma_{n-1}=2,37$)
Disposición de las punteaduras en los campos de cruce	Sin orden
Altura de las células de los radios (µm) en sección radial	15 - 28 (- 38) ($\bar{X}=21,4 / \sigma_{n-1}=5,9$)
Anchura de las células de los radios (µm) en sección radial	(50 -) 80 - 180 ($\bar{X}=125,9 / \sigma_{n-1}=37,8$)
Paredes de las células de los radios	Lisas
Punteaduras en las paredes tangenciales y horizontales de las células de los radios, en sección radial	NO
Anchura de los radios (sección tangencial)	Uniseriados (raro biseriados)
Altura (nº de células) de los radios (sección tangencial)	2 - 8
Forma de las células de los radios (sección tangencial)	± Cuadradas a rectangulares (ángulos redondeados)
Nº de radios / mm ² (sección tangencial)	35
Nº de radios en el mm horizontal (sección tangencial)	10

TABLA 2.—Caracteres anatómicos estudiados en *Agathoxylon* Hartig.TABLE 2.—Anatomical characters studied in *Agathoxylon* Hartig.FIG. 6.—*Brachyphyllum* Brongniart.

- A. Muestra FCOMA0165. Eje con escamas. Escala = 400µm. Serie de «Borines» (Ribadesella).
Sample FCOMA0165. Micrography of an axis with scales. Scale bar = 400 µm. «Borines» Section (Ribadesella).
- B. Muestra FCOMA0165. Esquema de la microfotografía anterior. La secuencia de inserción de las escamas sigue la numeración correlativa del 1 al 6.
Sample FCOMA0165. Diagrammatic representation of the previous micrography. The sequence of insertion of the scales is numerated from 1 to 6.
- C. Muestra FCOMA0165. Eje con escamas. Escala = 400 µm.
Sample FCOMA0165. Micrography of an axis with scales. Scale bar = 400 µm.
- D. Muestra FCOMA0165. Esquema de la microfotografía anterior. La secuencia de inserción de las escamas sigue la numeración correlativa del 1 al 5.
Sample FCOMA0165. Diagrammatic representation of the previous micrography. The sequence of insertion of the scales is numerated from 1 to 5.



2. *Discusión*

La muestra presenta caracteres coincidentes con los de *Brachyphyllum*, «género forma» artificial propuesto por Brongniart para los restos fósiles de ejes vegetativos de coníferas con hojas cortas dispuestas en espiral y que debe reservarse a ramas estériles (cf. Seward, 1919).

El género más próximo a *Brachyphyllum* es *Pagiophyllum* Heer, estableciéndose la diferencia entre ellos basándose en la forma de las hojas, fundamentalmente en su parte libre; debido a que nuestros materiales tienen hojas cuya parte libre es más corta e inferior a la anchura de la base foliar (frente a parte libre de la hoja de longitud mayor que la anchura de la base foliar, característica de *Pagiophyllum*) se trataría de ejemplares pertenecientes a *Brachyphyllum*. La imposibilidad de realizar un estudio de epidermis no nos permite una mayor precisión taxonómica.

- *PROTOCUPRESSINOXYLON* ECKHOLD (1922)
[Orden Coniferales, Clase Coníferas, Gimnospermas]

1. *Estudio anatómico* (Tabla 1 y Figs. 7 y 8)

Las muestras correspondientes a este taxón han sido recogidas en los acantilados de «Arroyo Solero» (Figs. 1, 2 y 3), al NW del Faro de Tazones, Astu-

FIG. 7.—*Protocupressinoxylon* Eckhold.

A. Muestra FCOMA0128. Sección transversal de un eje, vista general: filas de traqueidas separadas por radios xilemáticos (señalados por flechas). Escala = 200 μ m. Serie de «Arroyo Solero W» (Villaviciosa), tramo 20.

Sample FCOMA0128. Transverse section of an axis, general view with rows of tracheids spaced by xylematic rays (arrows). Scale bar = 200 μ m. «Arroyo Solero W» Section (Villaviciosa), level 20.

B. Muestra FCOMA0128. Sección transversal, falso anillo de crecimiento (1. «Leño temprano»; 2. «Leño tardío»). Escala = 100 μ m.

Sample FCOMA0128. Transverse section, false-ring (1. «Early-wood», 2. «Late-wood»). Scale bar = 100 μ m.

C. Muestra FCOMA0128. Esquema de la microfotografía anterior.

Sample FCOMA0128. Diagrammatic representation of the previous micrography.

D. Muestra FCOMA0126. Sección radial, punteaduras radiales mixtas. Escala = 30 μ m. Serie de «Arroyo Solero W» (Villaviciosa), tramo 20.

Sample FCOMA0126. Radial section, mixed-type radial pitting. Scale bar = 30 μ m. «Arroyo Solero W» Section (Villaviciosa), level 20.

E. Muestra FCOMA0126. Sección radial. Esquema de los campos de cruce con oculiporos cupresoides. Escala = 10 μ m.

Sample FCOMA0126. Radial section. Diagrammatic representation of the crossfields with cupressoid oculipores. Scale bar = 10 μ m.

F. Muestra FCOMA0127. Sección tangencial, radios uniseriados, señalados por flechas. Escala = 100 μ m. Serie de «Arroyo Solero W» (Villaviciosa), tramo 20.

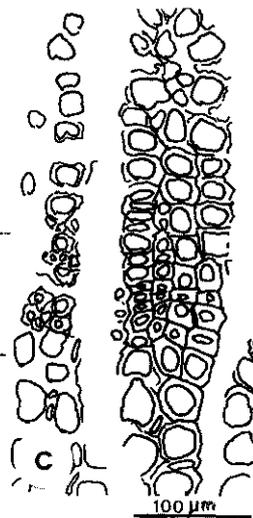
Sample FCOMA0127. Tangential section, uniseriate rays (arrows). Scale bar = 100 μ m. «Arroyo Solero W» Section (Villaviciosa), level 20.



200 μm



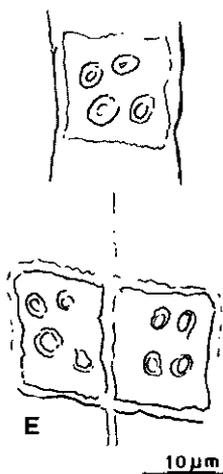
100 μm



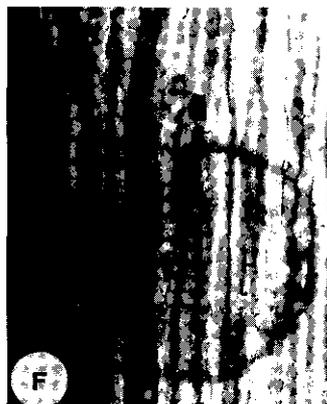
100 μm



30 μm



10 μm



100 μm

rias (FCOMA0120, FCOMA0121, FCOMA0126 a 0129 y FCOMA 0137 a 0139) y en los acantilados de «Oles-W» (Figs. 1, 2 y 5), Asturias (FCOMA0107 a 0111, FCOMA0113 y 0114). Se trata de fragmentos de tronco que corresponden a un leño típicamente homoxilado.

1.1. Láminas delgadas transversales

El leño carece de elementos secretores. En algunas muestras —FCOMA0128 (Fig. 7, B y C), FCOMA0139 y FCOMA0113 (Fig. 8, A)— se aprecia una zona constituida por unas 6 a 10 filas de células de anchura, que por su diámetro y el grosor de sus paredes podría interpretarse como un falso anillo de crecimiento (tipo 2 según Philippe, 1995). Esta zona está constituida por traqueidas con luz aplastada radialmente y paredes, en ocasiones, más gruesas que las restantes, las cuales presentan un lumen más ancho en dirección radial. El grosor de la banda de «leño temprano» es de 1,67–4,35 mm ($X = 2,88$ mm), mucho más ancha que la del «leño tardío»: 0,15–0,28 mm ($X = 0,20$ mm).

Las traqueidas se disponen en filas radiales y, salvo en los casos anteriores, son prácticamente iguales en cada fila, variando sin embargo de tamaño de una fila a otra, en filas contiguas; su forma varía de poligonal a más o menos cuadrada (isodiamétricas). Las situadas en la banda de células anchas presentan un diámetro radial de 15–40 μm ($X = 26,1$ μm) y un diámetro tangencial de 17–35 μm ($X = 27$ μm), mientras que las situadas en la banda de células estrechas presentan unas dimensiones de 5–22 μm ($X = 12,8$ μm) x (5-) 10–30 μm ($X = 16$ μm). No se observan meatos entre las traqueidas.

Los radios, uniseriados, son más estrechos que las traqueidas de la banda de

FIG. 8.—*Protocupressinoxylon* Eckhold.

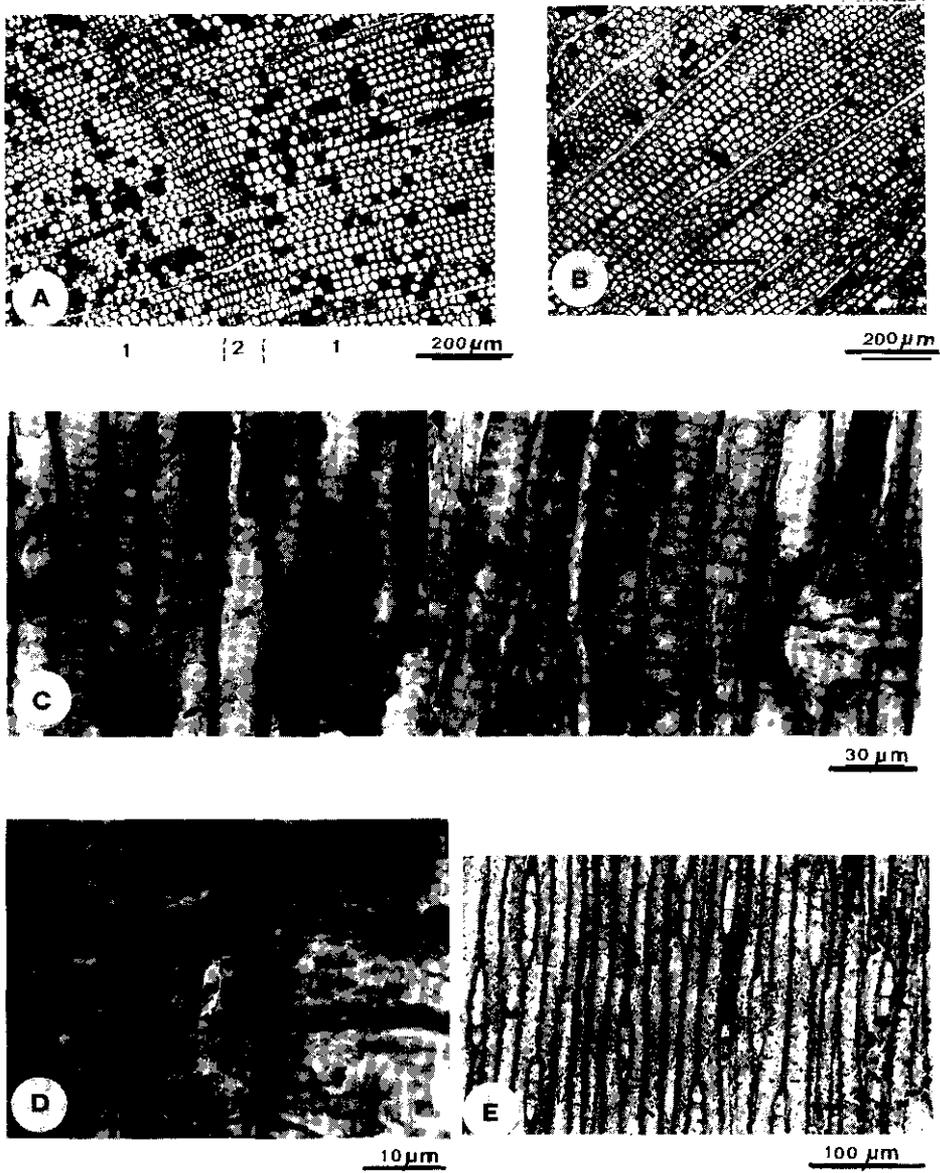
A. Muestra FCOMA0113. Sección transversal de un eje, vista general: falso anillo de crecimiento (1. «Leño temprano»; 2. «Leño tardío»). Escala = 200 μm . Serie de «Oles-W» (Villaviciosa), tramo 8. Sample FCOMA0113. Transverse section of an axis, general view: false-ring (1. «Early-wood»; 2. «Late-wood»). Scale bar = 200 μm . «Oles-W» section (Villaviciosa), level 8.

B. Muestra FCOMA0113. Sección transversal de un eje, vista general: filas de traqueidas y radios xilemáticos señalados por flechas = 200 μm . Sample FCOMA0113. Transverse section of an axis, general view with rows of tracheids xylematic rays (arrows). Scale bar = 200 μm .

C. Muestra FCOMA0108. Sección radial: punteaduras de las traqueidas, de tipo mixto. Escala = 30 μm . Serie de «Oles-W» (Villaviciosa), tramo 8. Sample FCOMA0108. Radial section: mixed-type pitting. Scale bar = 30 μm . «Oles-W» section (Villaviciosa), level 8.

D. Muestra FCOMA0108. Sección radial: punteaduras de los campos de cruce. Escala 0 10 μm . Sample FCOMA0108. Radial section: crossfields pitting. Scale bar = 10 μm .

E. Muestra FCOMA0110. Sección tangencial: traqueidas y radios xilemáticos uniseriados. Escala = 100 μm . Serie de «Oles-W» (Villaviciosa), tramo 8. Sample FCOMA0110. Tangential section: tracheids and uniseriate rays. Scale bar = 100 μm . «Oles-W» section (Villaviciosa), level 8.



células anchas y aproximadamente de igual anchura que las de la banda de células estrechas: 8 – 16 μm ($X = 11,8 \mu\text{m}$), contándose de 7 a 10 radios en el mm horizontal-tangencial. El número de traqueidas entre cada dos radios varía de (1-) 2 - 11 ($X = 5,9$).

Aunque en algunos casos (muestra FCOMA0113, Fig. 8 A, B) se observan acúmulos oscuros (resina) en esta sección, una cuidadosa observación permite comprobar que dicho material no sólo aparece en el interior de células sino que también está disperso por toda la preparación; asimismo en las láminas delgadas tangenciales y radiales se aprecia que no tiene localización precisa y que no hay ninguna estructura que nos permita confirmar la existencia de parénquima vertical. El resto de las muestras carecen claramente de parénquima.

1.2. Láminas delgadas tangenciales

Radios uniseriados, cortos (40 – 100 μm), constituidos por 1 – 7 (-9) ($X = 4$) células, las cuales tienen forma variable, en ocasiones son rectangulares y en otras casi cuadradas y con ángulos redondeados.

La densidad de radios ($n.^{\circ} / \text{mm}^2$) es de 50 – 90 ($X = 70,87$) y se cuentan 7 a 10 radios en el mm horizontal-tangencial.

1.3. Láminas delgadas radiales

Las caras radiales de las traqueidas están provistas de punteaduras areoladas, en general más estrechas que las traqueidas, con un diámetro de 8 – 15 μm ($X = 11,4 \mu\text{m}$) y lumen circular de 2 – 6 μm ($X = 3,94 \mu\text{m}$). Dichas punteaduras son uniseriadas y se disponen bien contiguas, no o ligeramente aplastadas (coeficiente de aplastamiento = 0,9 – 0,77) en la zona de contacto -tipo araucariano- o bien separadas por un pequeño espacio y no aplastadas, presentando forma circular (tipo abietíneo). Un estudio más detallado de las mismas, refleja que un 60% son araucarianas y un 40% abietíneas, tratándose, por lo tanto, de un leño de tipo mixto. La abundancia es de 3,5 a 6 punteaduras por 60 μm de longitud y su distribución a lo largo de las traqueidas es desigual, agrupándose en ciertas zonas mientras que en otras están total o casi totalmente ausentes.

Radios homogéneos, formados por células de forma rectangular y tamaño variable, con una altura de 10 – 35 μm ($X = 20,18 \mu\text{m}$) y una anchura de 45 – 165 μm ($X = 94,15 \mu\text{m}$), sus paredes son lisas y no se aprecian punteaduras en las tangenciales ni en las horizontales. Los campos de cruce, de forma rectangular a casi cuadrada, presentan (1-) 2 – 4 oculiporos cupresoides, en ocasiones difíciles de observar, con apertura ligeramente elíptica y oblicua (aproximada-

mente en un ángulo de 45°) y dispuestos en columnas, unos debajo de otros, o en disposición romboidal.

2. *Discusión*

El leño estudiado se caracteriza por presentar punteaduras de tipo mixto en las paredes radiales de las traqueidas y pertenece, por lo tanto, según Kraüsel (1949) al grupo de las Protopináceas que engloba los siguientes géneros: *Xenoxylon* Gothan, *Protopodocarpoxyton* Eckhold, *Protocupressinoxylon* Eckhold, *Araucariopitys* Jeffrey, *Protophyllocladoxylon* Kraüsel, *Planoxylon* Stopes, *Palaeopiceoxylon* Kraüsel, *Pinoxylon* Knowlton, *Protopinuxylon* Eckhold, *Protojuniperoxylon* Eckhold, *Arctoxylon* Kraüsel, *Brachyoxyton* Jeffrey, *Anomaloxylon* Gothan y *Prototaxodioxylon* Vogelgehner. Así mismo pueden incluirse los géneros *Protelicoxyton* Philippe y *Simplicioxyton* Andreanszky emd. Philippe, con punteaduras radiales mixtas.

La ausencia de canales secretores normales o traumáticos en nuestras muestras, permite eliminar los géneros *Palaeopiceoxylon*, *Pinoxylon*, *Protopinuxylon*, *Protojuniperoxylon*, *Arctoxylon*, *Brachyoxyton* y *Anomaloxylon*.

El hecho de que las paredes tangenciales y horizontales de las células radiales carezcan de punteaduras permite, asimismo, eliminar los géneros *Araucariopitys*, *Planoxylon*, *Palaeopiceoxylon*, *Pinoxylon*, *Protopinuxylon* y *Protojuniperoxylon*.

Los géneros *Xenoxylon* y *Protophyllocladoxylon*, con ooporos en los campos de cruce, también deben ser descartados.

La ausencia de engrosamientos espiralados, crásulas y barras horizontales en las traqueidas del material estudiado, permite eliminar el género *Protelicoxyton*.

La presencia de oculiporos de tipo cupresolde en los campos de cruce de las muestras analizadas permite desechar *Protopodocarpoxyton*, *Prototaxodioxylon* y *Simplicioxyton*, inclinándonos a asignar las muestras estudiadas al género *Protocupressinoxylon*. Philippe (1993) considera este nombre superfluo y sinónimo de *Protobrachyoxyton* Holden (1913).

Basándonos en los caracteres de las distintas especies de *Protocupressinoxylon* recopilados por Salard (1968), que a su vez se basa en los datos de Eckhold (1919, 1922, 1949), Kraüsel (1949) y Roggeveen (1932), nuestros materiales parecen estar relacionados con *P. dockumense* (Torrey) Kraüsel (1949) y *P. malayense* Roggeveen (1932), ya que no presentan anillos de crecimiento marcados, las punteaduras de las caras radiales de las traqueidas son de tipo mixto y uniseriadas, carecen de canales secretores, los radios son uniseriados, cortos, con paredes lisas y las punteaduras de los campos de cruce tienen apertura estrecha y elíptica, si bien ambos taxones son del Terciario por lo cual, por el momento, no podemos pronunciarnos sobre el rango específico de nuestros materiales.

- *AGATHOXYLON* HARTING (1848)
[= *Araucarioxylon* Kraus (1870), *Dadoxylon* Endlicher (1847)]
[Orden Coniferales, Clase Coníferas, Gimnospermas]

1. *Estudio anatómico.* (Tabla 2 y Figs. 9 y 10).

El material estudiado procede de los acantilados costeros de «Tereñes-El Faro» (Figs. 1, 2 y 4), al E de Ribadesella, Asturias (muestras FCOMA0150 y 0151).

1.1. Láminas delgadas transversales

Leño homoxilado, sin elementos secretores. En la muestra FCOMA0150 (Fig. 9, A y B) aparece una banda constituida por unas 4 filas de células (de 0,06 mm de grosor), con lumen radialmente aplastado y que podría interpretarse como un falso anillo de crecimiento (tipo 2 según Philippe, 1995), similar al descrito por Tidwell & Medlyn (1993) en *Araucarioxylon hoodii* de la Formación Morrison, en Utah (Jurásico Superior); las traqueidas de dicha banda presentan un diámetro radial de 10 – 20 μm ($X = 13,9 \mu\text{m}$) y un diámetro tangencial de 13 – 26 μm ($X = 19,6 \mu\text{m}$), mientras que el resto tienen unas dimensiones de 20 – 38 μm ($X = 26,7 \mu\text{m}$) x 15 – 30 μm ($X = 22,3 \mu\text{m}$) y tienen forma rectangular a más o menos cuadrada (isodiamétricas). Entre las traqueidas existen meatos claramente visibles.

Los radios son más estrechos que las traqueidas: 11 – 17 μm ($X = 13 \mu\text{m}$) y se cuentan 8 – 9 en el mm horizontal-tangencial. El número de traqueidas entre cada dos radios es de (1-) 3 – 6 (-7) ($X = 5$). No se ha observado parénquima vertical.

FIG. 9.—*Agathoxylon* Hartig.

A. Muestra FCOMA0150. Sección transversal de un eje, vista general: falso anillo de crecimiento (1. «Leño temprano»; 2. «Leño tardío»). Escala = 400 μm . Serie de «Tereñes-El Faro» (Ribadesella), tramo 117-I.

Sample FCOMA0150. Transverse section of an axis, general view: false-ring (1. «Early-wood»; 2. «Late-wood»). Scale bar = 400 μm . «Tereñes-El Faro» section (Ribadesella), level 117-I.

B. Muestra FCOMA0150. Sección transversal de un eje, vista general: falso anillo de crecimiento (1. «Leño temprano»; 2. «Leño tardío»). Escala = 100 μm .

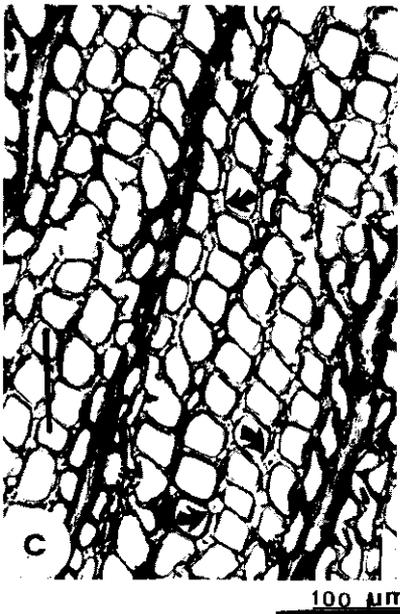
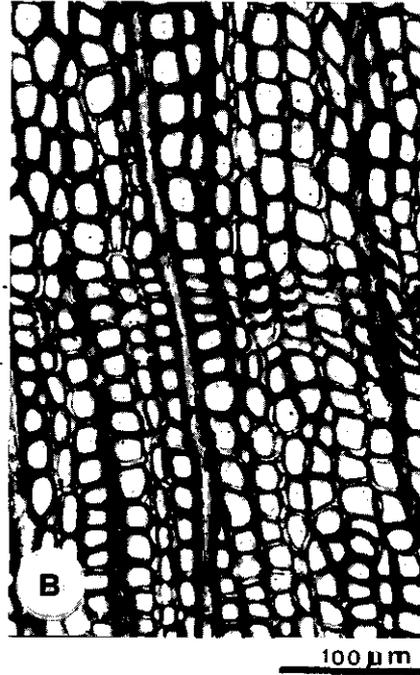
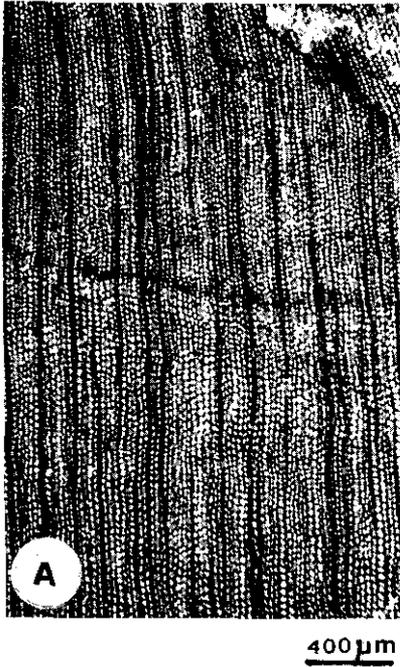
Sample FCOMA0150. Transverse section of an axis, general view: false-ring (1. «Early-wood»; 2. «Late-wood»). Scale bar = 100 μm .

C. Muestra FCOMA0150. Sección transversal de un eje, vista general. Las flechas señalan los meatos entre las traqueidas. Escala = 10 μm .

Sample FCOMA0150. Transverse section of an axis, general view the intercellular axial spaces are indicated by arrows. Scale bar = 10 μm .

D. Muestra FCOMA0151. Sección tangencial: radios y traqueidas. La flecha señala un radio biseriado. Escala = 100 μm . Serie de «Tereñes-El Faro» (Ribadesella), tramo 117-I.

Sample FCOMA0151. Tangential section: rays and tracheids. The arrow indicates a biseriolate ray. Scale bar = 100 μm . «Tereñes-El Faro» section (Ribadesella), level 117-I.



1.2. Láminas delgadas tangenciales

Los radios son en general uniseriados, sólo esporádicamente se observa alguno biseriado; la densidad ($n.^{\circ} / \text{mm}^2$) es de 35 y su número en el mm horizontal-tangencial es de 10. Son cortos (40 – 110 μm), constituidos por 2 – 8 células cuya forma varía de cuadrada a más o menos rectangular y con ángulos redondeados. No se observa parénquima vertical.

1.3. Láminas delgadas radiales

Las caras radiales de las traqueidas presentan punteaduras areoladas, con un diámetro de 14 – 23 μm ($X = 17,9 \mu\text{m}$) y luz de 5 – 8 μm ($X = 6,4 \mu\text{m}$), normalmente uniseriadas aunque de forma esporádica aparecen algunas biseriadas. Cuando son uniseriadas, la mayoría (80%) tienen forma hexagonal, son contiguas y están aplastadas (coeficiente de aplastamiento 0,9 – 0,66), aunque aparecen algunas (aproximadamente el 10%) contiguas pero no aplastadas y más o menos circulares y el resto (10%) son circulares y ligeramente separadas. En el caso de las biseriadas tienen disposición alterna, son hexagonales, contiguas y aplastadas. Pese a la presencia de punteaduras circulares y separadas, consideramos que su escasa proporción frente al resto, entra dentro del rango de variación admitido para las punteaduras típicamente araucarianas. Se cuentan 8 – 10 punteaduras en una longitud de 60 μm .

Radios homogéneos, con células de tamaño muy variable, siempre mucho más anchas (50 –) 80 – 180 μm ($X = 125,9 \mu\text{m}$) que altas, 15 – 28 (–38) μm ($X = 21,4 \mu\text{m}$); sus paredes son lisas y carecen de punteaduras tanto en las tangenciales como en las horizontales.

FIG. 10.—*Agathoxylon* Hartig.

A. Muestra FCOMA0151. Sección radial: punteaduras araucarianas en las paredes de las traqueidas. Escala = 100 μm . Serie de «Tereñes-El Faro» (Ribadesella), tramo 117-I.

Sample FCOMA0151. Radial section: araucarian pits on the walls of the tracheids. Scale bar = 100 μm . «Tereñes-El Faro» section (Ribadesella), level 117-I.

B. Muestra FCOMA0151. Sección radial: punteaduras araucarianas en las paredes de las traqueidas. Escala = 40 μm .

Sample FCOMA0151. Radial section: araucarian pits on the walls of the tracheids. Scale bar = 40 μm .

C. Muestra FCOMA0151. Sección radial, traqueida con punteaduras biseriadas. Escala = 40 μm .

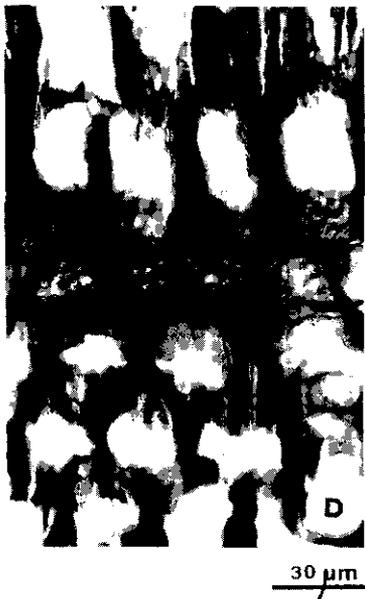
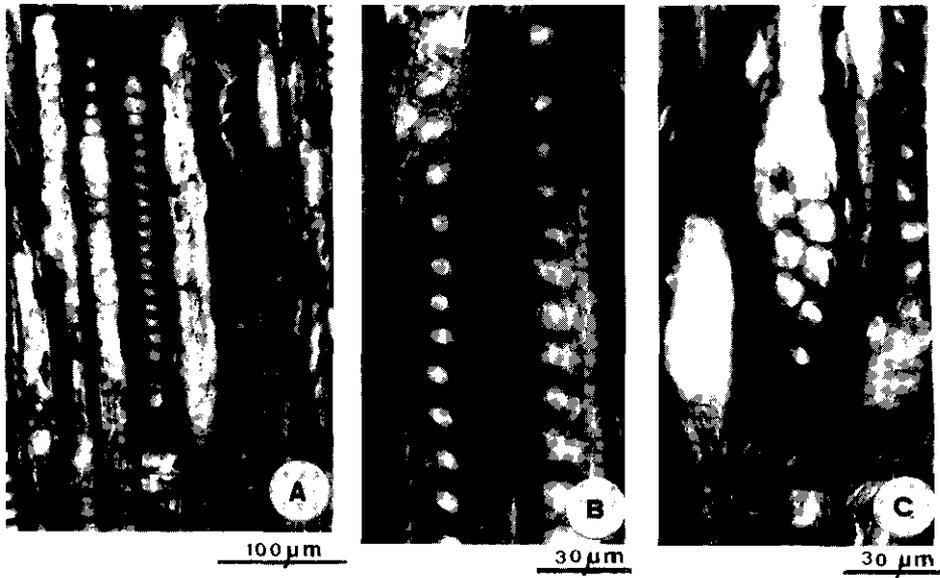
Sample FCOMA0151. Radial section, biseriolate pits on a tracheid. Scale bar = 40 μm .

D. Muestra FCOMA0151. Sección radial. Campos de cruce araucarioides con oculiporos podocarpoideos. Escala = 40 μm .

Sample FCOMA0151. Radial section. Araucarioid crossfields with podocarpoid oculipores. Scale bar = 40 μm .

E. Muestra FCOMA0151. Sección radial. Campos de cruce araucarioides con oculiporos podocarpoideos. Escala = 10 μm .

Sample FCOMA0151. Radial section. Araucarioid crossfields with podocarpoid oculipores. Scale bar = 10 μm .



Campos de cruce araucarioides de forma casi cuadrada, con oculiporos numerosos: 2 – 8 ($X = 4,85$) de tipo podocarpoide, dispuestos sin orden. Tampoco en esta sección se observa parénquima vertical.

2. *Discusión*

Las características que presentan las muestras estudiadas: punteaduras radiales araucarianas, ausencia de canales resiníferos, campos de cruce araucarioides con 2-8 oculiporos podocarpoides, radios en su mayoría uniseriados (rara vez biseriados), paredes horizontales y tangenciales de las células radiales sin punteaduras y ausencia de parénquima axial, nos conduce a asignar este leño al género *Agathoxylon* Hartig (1848) (cf. Philippe, 1993, 1995) y permiten diferenciarlo de los siguientes géneros: *Baieroxylon* Greguss (1961), cuyas traqueidas presentan engrosamientos espiralados en las paredes radiales, así como extremos que divergen de la vertical a nivel de los radios; *Brachyoxylon* Hollick & Jeffrey (1909), con punteaduras radiales mixtas; *Cupressinoxylon* Göppert (1850) emd. Gothan (1905), con punteaduras radiales abietíneas y campos de cruce con 2-4 oculiporos cupresoides; *Protelicoxylon* Philippe (1995), con punteaduras radiales mixtas y parénquima axial presente; *Protophyllocladoxylon* Kraüsel (1939) emd. Vogelgehner (1968), con 1-2 ooporos elípticos por campo de cruce; *Prototaxodioxylon* Vogelgehner (1968), con 2 (1, 3 o 4) oculiporos taxodioides en los campos de cruce y punteadura radial araucariana o mixta; *Simplicioxylon* Andreanszky (1949) emd. Philippe (1995), con radios siempre uniseriados con paredes de dos tipos, finas o gruesas y *Xenoxylon* Gothan (1905), que presenta 1(2) ooporos en los campos de cruce.

En cuanto al rango específico, hemos realizado un análisis comparativo con aquellas especies descritas del género *Agathoxylon* o afines (basándonos en las obras de Barale, 1981; Boureau, 1951; Gazeau, 1969a, 1969b, 1969c; Greguss, 1967; Knowlton, 1888; Koeniguer, 1972; Lemoigne, 1966; Lemoigne & Demarcq, 1967; Nishida & Oishi, 1982; Ogura, 1960; Seward, 1919, Tidwell & Medlyn, 1993 y Philippe, 1995), que presentan los mismos caracteres comprobados en nuestros materiales, es decir, sin parénquima vertical, sin punteaduras en las caras tangenciales de las traqueidas, sin traqueidas septadas ni resiníferas, sin tílides, con radios uni o biseriados constituidos por pocas células de altura (radios cortos) y con más de una punteadura por campo de cruce.

De los resultados de este análisis se concluye que nuestros materiales no pueden corresponder a las especies que a continuación se citan, ya que las mismas no poseen alguno de estos caracteres: presencia de falsos anillos de crecimiento (tipo 2); ausencia de parénquima vertical; ausencia de punteaduras en las caras tangenciales de las traqueidas; ausencia de traqueidas septadas; ausencia de tílides; presencia de radios uniseriados (rara vez biseriados), consti-

tuidos por pocas células de altura (radios cortos) y presencia de 2-8 punteaduras podocarpoides por campo de cruce. Estos nos permite eliminar: *Dadoxylon pannonicum* Greguss (Cretácico Inferior de Hungría), *Araucarioxylon resiniferum* Greguss (Lías superior de Hungría), *D. septentrionale* Gothan (Triásico de Spitzbergen), *D. (A.) breveradiatum* (Lignier) Seward (Francia), *D. alpinum* Lemoigne (Francia), *Dadoxylon (A.) sidugawaense* Shimakura (Jurásico del Japón), *D. (A.) aegyptiacum* Unger (Africa), *D. (A.) septatum* Boureau (Africa), *D. (A.) koufraense* Batton (Africa), *D. (A.) paumierii* Loubière (Africa), *Agathoxylon desnoyersii* (Lemoigne) Philippe (Jurásico de Calvados, Francia), *Dadoxylon (A.) japonicum* Shimakura (Jurásico y Cretácico Inferior de Japón), *Araucarioxylon hoodii* Tidwell & Medlyn (Jurásico Superior, USA), *Araucarioxylon arizonicum* Knowlton (Triásico, USA), *Dadoxylon (A.) zuffardii* Negri (Cretácico de Africa), *D. (A.) mokattamensis* Krausel (Africa), *D. (A.) dallonii* Boureau (Africa), *D. (A.) pseudoparenchimatsum* Gothan (Cretácico Superior o Terciario, Islas Seymour), *A. novaezeelandiae* Stopes (Cretácico, Nueva Zelanda), *Dadoxylon arduennense* Lemoigne & Demarcq (Cretácico Inferior, Francia), *Dadoxylon (A.) chevalieri* Boureau (Africa), *D. (A.) aff. chevalieri* Boureau (Africa), *D. (A.) lugriense* Boureau (Africa), *D. (A.) aff. lugriense* Boureau (Africa), *D. (A.) furonii* Veillet-Bartoszewska (Africa), *D. (A.) parafuronii* Boureau & Koeniguer (Africa), *D. (A.) dantzii* Potonié (Weald, Africa), *D. (A.) termieri* Attims (Lías, Africa), *D. (A.) aff. termieri* Attims (Lías, Africa), *D. (A.) sahariense* Veillet-Bartoszewska (Africa), *D. (A.) aff. sahariense* Veillet-Bartoszewska (Africa), *D. (A.) distichum* Veillet-Bartoszewska (Africa), *D. (A.) aff. distichum* Veillet-Bartoszewska (Africa) y *Araucarioxylon hoppersiae* Knowlton (Cretácico Inferior, USA), *Agathoxylon continii* Philippe (Toarciense medio, Francia), *Dadoxylon franconicum* Vogellehner, *D. reticulatum* Vogellehner, *D. ourikense* Desplats & al., *Araucarioxylon jimoense* Zhang & Wang, *Agathoxylon mecksekense* Greguss (Lías, Hungría), *Dadoxylon bindrabunense* Sah & Jain (Turonense del Japón) y *Araucarioxylon colani* Serra.

Únicamente dos especies descritas de regiones próximas (Francia) presentan los caracteres antes mencionados: *Dadoxylon divescense* Lignier (Oxfordiense, Normandía) y *Brachyoxylon trautii* (Barale) Philippe (*D. (A.) trautii* Barale) (Bajociense, Doubs); sin embargo la primera tiene 1 a 4 filas de punteaduras y radios de 8 a 11 células de altura (en nuestras muestras hay solo 1 o 2 filas de punteaduras y los radios tienen de 2 a 8 células), por lo que no corresponde a nuestros materiales. Por su parte, *B. trautii* difiere de nuestros materiales por carecer de meatos entre las traqueidas y por presentar todos los radios uniseriados (en las muestras estudiadas aparecen meatos entre las traqueidas y hay algunos radios biseriados). Por otro lado este taxón presenta punteaduras araucarianas en las ramificaciones jerarquizadas y de tipo mixto en los ejes principales (Philippe, 1991). Por estas razones, y ante los escasos materiales de que disponemos, nos abstenemos de asignarles, por el momento, categoría específica.

PALEOCLIMA

La estructura del leño de los árboles es un reflejo del clima en el que crecen (Creber, 1977; Creber & Chaloner, 1984a, 1984b; Ash & Creber, 1992). La ausencia de anillos de crecimiento en las muestras de *Protocupressinoxylon* y *Araucarioxylon* -salvo en algunas en las que aparecen anillos muy tenues que posiblemente estén relacionados con fenómenos como la floración o la aparición de hojas (Chaloner & Creber, 1990) y similares a los hallados por Tidwell & Medlyn (1993)- parece indicar un paleoclima regional con ausencia de estacionalidad marcada, lo cual, en principio, concuerda con lo expuesto por Chaloner & Creber (1990), los cuales señalan que, en este periodo geológico, entre los 32° N y 32° S de paleolatitud existía una amplia zona isotérmica con un gradiente de temperatura, ecuador a polo, mucho menor que el actual y por ello la mayoría de fósiles de árboles encontrados en esta zona carecen de anillos de crecimiento o tienen sólo algunos irregulares o tenues. Estos hechos son reafirmados por Chaloner & McElwain (1997), los cuales indican que los árboles que crecen en un clima más o menos sin estacionalidad (como el actual tropical húmedo) generalmente muestran leño casi uniforme, mientras que cuando lo hacen bajo un clima con estacionalidad marcada (húmedo/seco o cálido/frío) generalmente muestran anillos de crecimiento controlados estacionalmente.

Por ello se puede aventurar que el paleoclima regional de este periodo era similar al de otras zonas (Francia, W de Europa), con paleoflora análoga (Barale, 1981; Florin, 1963; Lemoigne & Thierry 1968); cálido desde el punto de vista térmico (Barale, 1981; Donn, 1989; Hallam, 1985; Krassilov, 1981; Lemoigne, 1975; Lemoigne & Thierry, 1968; Tidwell & Medlyn, 1993) y relativamente seco (Hallam, 1985; Lemoigne, 1975; Philippe & Thevenard, 1996), afirmación que se ve reforzada por la presencia de restos de *Brachyphyllum* que presentan caracteres xeromórficos: escamas foliares pequeñas, imbricadas y fuertemente aplicadas contra los ejes (Barale, 1981), pese a que algunos autores estiman que este periodo era húmedo (Creber, 1977; Moore et al., 1992; Tidwell & Medlyn, 1993).

CONCLUSIONES

El estudio taxonómico de las muestras de leño, permite identificar por primera vez en el Jurásico de Asturias (Kimmeridgiense superior) dos géneros de gimnospermas: *Protocupressinoxylon* Eckhold y *Agathoxylon* Harteg. Se estudian asimismo fragmentos de ramas con hojas, que se asignan a *Brachyphyllum* Brongniart. Tanto de la estructura del leño como de la morfología externa de los ejes foliosos parece deducirse que vivieron bajo un paleoclima cálido y relativamente seco, sin acusadas fluctuaciones estacionales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su agradecimiento a la doctora Carmen Diéguez por la lectura crítica y sugerencias sobre el manuscrito. Este trabajo ha sido realizado en el marco de los proyectos TA-95-215-1 y IFD97-0461-C02-01, subvencionados respectivamente por la Universidad de Oviedo y con Fondos FEDER.

REFERENCIAS

- ALMELA, A. & RÍOS, J. M. (1962): *Investigación del Hullero bajo los terrenos mesozoicos de la Costa Cantábrica (zona de Oviedo - Gijón - Villaviciosa - Infiesto)*. ENADIMSA., Madrid, 171 pp.
- ALMELA, A.; RÍOS, J. M. & REVILLA, J. de la (1955): «Acerca de la edad de la facies Wealdense del N de Asturias». *Not. y Com. Inst. Geol. Min, Esp.*, 37: 113-131, Madrid.
- ASH, S. R. & CREBER, G. T. (1992): «Paleoclimatic interpretation of the wood structures of the tree in the Chile Formation (Upper Triassic) Petrified Forest National Park, Arizona, USA». *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 96: 299-317.
- BARALE, G. (1981): «La paléoflore jurassique du Jura français; étude systématique, aspects stratigraphiques et paléocologiques». *Docum. Lab. Géol. Lyon*, n.º 81, 467 pp.
- BOUREAU, E. (1951): «Étude Paléoxylologique du Sahara (XIII): Sur une nouvelle espèce du Continental intercalaire du Sahara Soudanais». *Dadoxylon (Araucarioxylon) septatum* n. sp., *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 23(1): 231-237.
- CHALONER, W. G. & CREBER, G. T. (1990): «Do fossil plants give a climatic signal?». *J. Geol. Soc. London*, 147: 343-350.
- CHALONER, W. G. & McELWAIN, J. (1997): «The fossil plant record and global climatic change». *Rev. Palaeobotany and Palynology*, 95: 73-82.
- CREBER, G. T. (1977): «Tree Rings: A natural data-storage system». *Biological Rev.*, 52: 349-383.
- CREBER, G. T. & CHALONER, W. G. (1984a): «Influence of environmental factors on the wood structure of living and fossil trees». *Botanical Rev.*, 50: 358-448.
- CREBER, G. T. & CHALONER, W. G. (1984b): «Climatic indications from growth rings in fossil woods». In Brenchley, P. (edit.). *Fossils and Climate*, Wiley, Chichester: 49-74.
- DICKSON, J. A. D. (1965): «A modified staining technique for carbonates in thin section». *Nature*, 205, pp. 587.
- DONN, W. L. (1989): «Paleoclimate and polar wander». *Palaeogeogr., palaeoclimatol., palaeoecol.*, 71: 225-236.
- DUBAR, G. (1925): «Sur la présence du Kimméridgien dans les Asturies». *Ann. Soc. Géol Nord.*, 50: 51-52, Lille.
- DUBAR, G. & MOUTERDE, R. (1957): «Extension du Kimméridgien marin dans les Asturies depuis Ribadesella jusqu'à Gijón». *C. R. Acad. Sc. Paris, Sér. D.*, 244: 99-101.
- FLORIN, R. (1963): «The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space». *Acta Horti Bergiani*, 20(4): 121-312, Uppsala.
- GARCÍA-RAMOS, J. C. & VALENZUELA, M. (1977): «Huellas de pisada de vertebrados (dinosaurios y otros) en el Jurásico Superior de Asturias». *Estudios Geol.*, 33(3): 207-214.
- GARCÍA-RAMOS, J. C. & VALENZUELA, M. (1981): «Estudio e interpretación de la icnofauna (vertebrados e invertebrados) en el Jurásico de la costa asturiana». *Cuad. Geol.*, Univ. Granada, 10: 13-32.

- GAZEAU, P. E. (1969a): «Sur la présence de *Dadoxylon (Araucarioxylon) aff. sahariense* Veillet-Bartoszewska dans le Mésozoïque du Moyen Atlas». In: Sur quelques structures de bois Mésozoïques du Maroc. *Notes et Memoires Serv. Géol. Maroc*, 210: 95-102.
- GAZEAU, P. E. (1969b): «Étude d'un nouvel échantillon de *Dadoxylon (Araucarioxylon) aff. termieri* Attims». In: Sur quelques structures de bois Mésozoïques du Maroc. *Notes et Memoires Serv. Géol. Maroc*, 210: 103-107.
- GAZEAU, P. E. (1969c): «Étude du *Protophyllocladoxylon maurianum* Gazeau 1967 du Jurassique du haut Atlas». In: Sur quelques structures de bois Mésozoïques du Maroc. *Notes et Memoires Serv. Géol. Maroc*, 210: 108-117.
- GREGUSS, P. (1967): *Fossil Gymnosperm Woods in Hungary. From the Permian to the Pliocene*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 136 pp.
- HALLAM, A. (1985): «A review of Mesozoic climates». *J. Geol. Soc. London*, 142: 433-445.
- KNOWLTON, F. H. (1888): «New species of fossil wood (*Araucarioxylon arizonicum*) from Arizona and New Mexico». *Proc. U. S. Natn. Mus.*, 11: 1-4.
- KOENIGUER, J. C. (1972): «Les structures homoxylées du Continental intercalaire saharien (III)». *Comptes rendus du. 93^{ème} Congr. National Soc. Savantes, Tours 1968*, t. III: 11-22, Paris, Bibl. Nationale.
- KRASSILOV, V. A. (1981): «Changes of Mesozoic vegetation and the extinction of dinosaurs». *Palaeogeogr. Paleoclimatol. Palaeoecol.*, 34: 207-224.
- KRAÜSEL, R. (1949): Die fossilen Koniferen-Hölzer II. *Palaeontographica*, Abt. B, 88: 83-203.
- LEMOIGNE, Y. (1966): «Sur une nouvelle espèce de Coniférale Jurassique provenant des «Terres Noires» du Bassin de la Durance (*Dadoxylon alpinum* n. sp.)». *Bull. Soc. Géol. France*, 8: 393-397.
- LEMOIGNE, Y. (1975): «Paléoflores et provinces paléofloristiques au cours des temps géologiques». *Bull. Soc. Géol. France*, (7), 17 (5): 67-877.
- LEMOIGNE, Y. & DEMARCO, G. (1967): «Nouvelle espèce de *Dadoxylon* à tracheides septées provenant du Wealdien de Feron-Glageon (Nord)». *Bull. Soc. Géol. France*, (7), 9: 53-56.
- LEMOIGNE, Y. & THIERRY, J. (1968): «La paléoflore du Jurassique moyen de Bourgogne». *Bull. Soc. Géol. France*, (7), 10: 323-333.
- LEONARDI, G. (1989): «Inventory and statistics of the South American dinosaurian ichnofauna and its paleobiological interpretation». In: Gillette, D. D. y Lockley, M. G. (eds.); *Dinosaur Tracks and Traces*. Cambridge University Press: 165-178.
- MOORE, G. T., HAYASHIDA, D. N., ROSS, C. A. & JACOBSON, S. R. (1992): «Paleoclimate of the Kimmeridgian/Tithonian (Late Jurassic) world: I. Results using a general circulation model». *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 93: 113-150
- NISHIDA, M. & OISHI, T. (1982): «The identity of *Araucarioxylon mineense* and the new species of *Protocedroxylon* from the Trias of Miné. Yamaguchi Prefecture». *Jpn. J. Bot.*, 57: 97-104.
- OGURA, Y. (1960): «Tyloses in tracheids in *Araucarioxylon*». *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. III (Bot.)*, 7: 501-509.
- OLORIZ, F.; VALENZUELA, M.; GARCÍA-RAMOS, J. C. & SUÁREZ DE CENTI, C. (1988): «The first record of the genus *Eurasenia* (Ammonitina) from the Upper Jurassic of Asturias (northern Spain)». *Geobios*, 21(6): 741-748.
- PHILIPPE, M. (1992): «Un déterminisme architectural pour les bois de Conifères à ponctuation mixte (Protopinaceae Krausel, 1917)?». *Can. J. Bot.*, 70: 1834-1839.
- PHILIPPE, M. (1993): «Nomenclature générique des trachéidoxyles fossiles mésozoïques à champs araucarioïdes». *Taxon*, 42: 74-80.
- PHILIPPE, M. (1995): «Bois fossiles du Jurassique de Franche-Comté (NE France)». *Palaeontographica* Abt. B, 236: 45-103.

- PHILIPPE, M. & THEVENARD, F. (1996): «Distribution and palaeoecology of the Mesozoic wood genus *Xenoxylon*: palaeoclimatological implications for the Jurassic of Western Europe». *Rev. Paleobotany and Palynology*, 91: 353-370.
- RAMÍREZ DEL POZO, J. (1969): «Bioestratigrafía y Paleogeografía del Jurásico de la costa asturiana (Zona de Oviedo-Gijón-Villaviciosa)». *Bol. Geol. Min.*, 80(4): 307-332, Madrid.
- SALARD, M. (1968): «Contribution à la connaissance de la flore fossile de la Nouvelle Calédonie (Avec une introduction stratigraphique de Jacques Avias)». *Palaeontographica Abt. B*, 124: 1-44.
- SCHUDACK, M. (1987): «Charophytenflora und fazielle entwicklung der grenzsichten mariner Jura/Wealden in den nordwestlichen Iberischen Ketten (mit vergleichen zu Asturien und Kantabrien)». *Palaeontographica, Abt. B*, 204: 1-180.
- SEWARD, A. C. (1898-1919): *Fossil Plants. A text-book for students of Botany and Geology*. Hafner Pub. Co., 543 pp.
- STEWART, W. N. (1983): *Paleobotany and the evolution of plants*. Cambridge University Press, 505 pp.
- SUÁREZ VEGA, L. C. (1974): «Estratigrafía del Jurásico de Asturias». *Cuad. Geol. Ibérica*, 3(I y II), 368 pp., Madrid.
- TIDWELL, W. D., & MEDLYN, D. A. (1993): «Conifer wood from the Upper Jurassic of Utah, Part II: *Araucarioxylon hoodii* sp. nov». *The Palaeobotanist*, 42(1): 70-77.
- VALENZUELA, M. (1988): *Estratigrafía, Sedimentología y Paleogeografía del Jurásico de Asturias*. Tesis Doctoral, Servicio de Publ., Univ. de Oviedo, 2 v., 748 pp., 326 láms.
- VALENZUELA, M., GARCÍA-RAMOS, J. C. & SUÁREZ DE CENTI, C. (1986): «The Jurassic sedimentation in Asturias (N Spain)». *Trabajos de Geología*, 16: 121-132.
- VALENZUELA, M., GARCÍA-RAMOS, J. C. & SUÁREZ DE CENTI, C. (1988): *Las huellas de dinosaurios del entorno de Ribadesella*. Ed. Central Lechera Asturiana, 35 pp.

Manuscrito recibido: 20 de Septiembre de 1997

Manuscrito aceptado: 1 de Diciembre de 1998